

W. ERNST

Schwermetallvegetation der Erde



Bestellkarte

Ich bestelle aus dem Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, über die Buchhandlung:

Tüxen · Geobotanical selecta / Weitere Bände der Reihe

..... Expl. Band I · Braun-Blanquet · Die inneralpine Trockenvegetation, DM 120,—

..... Expl. Band II · Quézel · La Végétation du Sahara, DM 160,—

..... Expl. Band III · Zohary · Geobotanical Foundations of the Middle East, DM 390,—

..... Expl. Band IV · Horvat/Glavac/Ellenberg · Vegetation Südosteuropas, DM 360,—

..... Expl. Expl.

..... Expl. Expl.

(Bestellmöglichkeiten für die am Schluß des Buches angezeigten Titel)

Preisänderungen vorbehalten

Datum: Unterschrift:

Wenn Sie sich über weitere Neuerscheinungen des GUSTAV FISCHER VERLAGS, STUTTGART, auf Ihrem Fachgebiet unterrichten wollen, schicken wir Ihnen auf Wunsch laufend kostenlos Informationen zu.

Bitte kreuzen Sie Ihre Interessengebiete an, und lassen Sie uns diese Karte ausgefüllt wieder zu-gehen.

Medizin

- ☐ Anthropologie
- ☐ Genetik, Evolutionsforsch.
- ☐ Histochemie, Zytochemie
- ☐ Anatomie, Histol., Zytol.
- ☐ Physiologie, Biochemie, Biophysik
- ☐ Patholog. Anatomie, Patholog. Physiologie
- ☐ Innere Medizin
- ☐ Chirurgie, Orthopädie, Urologie, Narkose
- ☐ Gynäkologie
- ☐ Pädiatrie
- ☐ Strahlenkunde, Physikal. Medizin
- ☐ Neurologie
- ☐ Psychiatrie, Psychotherapie, Psychologie
- ☐ Ophthalmologie, HNO, Zahnheilkunde
- ☐ Dermatologie, Venerologie
- ☐ Pharmakologie

- ☐ Pharmakognosie
- ☐ Hygiene, Mikrobiologie, Bakteriologie, Serologie
- ☐ Sozialmed., Begutachtung
- ☐ Statistik, Literaturdok., Krankenhauswesen
- ☐ Laboratoriumstechnik
- ☐ Krankengymnastik, Massage, Schwesternliteratur
- ☐ Med. Assistenzberufe
- ☐ Geschichte der Medizin
- ☐ Veterinärmedizin

Naturwissenschaften

- ☐ Allgemeine Biologie
- ☐ Zytologie, Physiologie
- ☐ Mikrobiologie
- ☐ Wasser-, Boden- und Lufthygiene
- ☐ Botanik
- ☐ Angewandte Botanik/Pharmakognosie
- ☐ Zoologie

- ☐ Anthropologie, Evolution, Genetik
- ☐ Geographie
- ☐ Physik, Chemie, Geologie, Astronomie
- ☐ Geschichte der Naturwiss.

Wirtschafts- und Sozialwissenschaften

- ☐ Theoretische Volkswirtschaftslehre
- ☐ Wirtschaftspolitik
- ☐ Finanzwissenschaft
- ☐ Statistik und Ökonometrie
- ☐ Außenwirtschaft und Entwicklungsländer
- ☐ Wirtschaft u. Sozialforsch.
- ☐ Wirtschaft u. Sozialgesch.
- ☐ Soziologie — Politische Wissenschaft
- ☐ Arbeits- u. Wirtschaftsrecht

Diese Karte entnahm ich dem Buch

Absender
(Studenten bitte Heimatanschrift angeben):

Bitte
ausreichend
frankieren

Werbeantwort/Postkarte

Beruf:

Gustav Fischer Verlag

Ich bitte um kostenlose Zusendung von

- ☐ Teilverzeichnis Medizin
☐ Teilverzeichnis Naturwissenschaften
☐ Teilverzeichnis Wirtschafts- und Sozialwissenschaften

D-7000 Stuttgart 72

Postfach 720143

Ernst. Bd. V. IX. 74. 1,2. nn. Printed in Germany

Absender
(Studenten bitte Heimatanschrift angeben):

Bitte
ausreichend
frankieren

Werbeantwort/Postkarte

Beruf:

Gustav Fischer Verlag

Ich bitte um kostenlose Zusendung von

- ☐ Teilverzeichnis Medizin
☐ Teilverzeichnis Naturwissenschaften
☐ Teilverzeichnis Wirtschafts- und Sozialwissenschaften

D-7000 Stuttgart 72

Postfach 720143

Ernst. Bd. V. IX. 74. 1,2. nn. Printed in Germany

W. ERNST

Schwermetallvegetation der Erde

Geobotanica selecta

Herausgegeben von

Professor Dr. Drs. h.c. R. TÜXEN

Band V

W. Ernst · Schwermetallvegetation der Erde

Bereits erschienen:

Band I: Braun-Blanquet · Die inneralpine Trockenvegetation

Band II: Quézel · La Végétation du Sahara

Band III: Zohary · Geobotanical Foundations of the Middle East

Band IV: Horvat/Glavač/Ellenberg · Vegetation Südosteuropas

Schwermetallvegetation der Erde

Von

Prof. Dr. WILFRIED ERNST, Amsterdam

45 Abbildungen und 100 Tabellen




GUSTAV FISCHER VERLAG · STUTTGART · 1974

Anschrift des Verfassers:

Professor Dr. Wilfried H. O. Ernst, Biologisch Laboratorium
Vrije Universiteit Amsterdam
De Boelelaan 1087, Amsterdam-Buitenveldert/NL

ISBN 3-437-30187-X

© Gustav Fischer Verlag · Stuttgart · 1974
Alle Rechte vorbehalten
Satz und Druck: Buchdruckerei H. Laupp jr, Tübingen
Einband: Großbuchbinderei Heinrich Koch, Tübingen
Printed in Germany



Vorwort

Extreme Standortsfaktoren – sowohl klimatischer als auch edaphischer Art – führen fast immer durch eine verschärfte Selektion zu Besonderheiten in der Vegetation. Sie ermöglichen oft wegen ihrer Einseitigkeit und der Dominanz eines Faktors eine leichte Aufklärung physiologisch-ökologischer Anpassungen. Trotzdem überrascht die lückenhafte Information, die bisher aus sonst gut bearbeiteten Gebieten über solche Standorte vorliegt.

Zu diesen Extremstandorten gehören auch diejenigen Vegetationsflächen, die sich über schwermetallreichen Böden entwickelt haben. FABER (in SCHIMPER-FABER 1935, p. 208) schreibt darüber in seiner „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“: „Auf Galmeiboden (kohlensaurem und kieselsaurem Zink) sollen bestimmte Rassen wachsen, die von den auf gewöhnlichem Boden vorkommenden erheblich abweichen und in all ihren Teilen zinkhaltig sind. Die so modifizierten Pflanzen wachsen auf Zinkboden in großer Menge und Üppigkeit und sollen seine Grenze nicht überschreiten“. Fast zwanzig Jahre später konstatiert KRAUSE (1958, p. 799) über den Stand der Erforschung dieser Vegetation: „Die Intensität der Aufnahme (der Schwermetalle) stuft sich nach Standorten, Elementen, Pflanzenarten, Organen und Jahreszeiten auf das vielseitigste ab, weshalb das Problem dieser Spezialisten von einer generellen Klärung noch weit entfernt ist“. Heute jedoch scheint mir das Problem der Schwermetallpflanzen so weit geklärt, daß es an der

Zeit ist, die vielfältigen Ergebnisse, Erkenntnisse und Lösungsansätze unter globalen Gesichtspunkten zu sichten und in kausale Zusammenhänge zu bringen.

Es ist mir ein großes Bedürfnis, den Förderern dieser Arbeit zu danken. Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. W. Baumeister, dem Direktor des Instituts für Angewandte Botanik der Westf. Wilhelms-Universität, Münster, für die ständige Unterstützung der Arbeiten. Außerdem danke ich den Herren Prof. Dr. A. D. Bradshaw, Bangor/Liverpool, Dr. D. B. Fanshawe, Ndola, Prof. Dr. R. Schubert, Halle, und Prof. Dr. H. Wild, Salisbury, für die mir gewährte Gastfreundschaft in ihren Instituten, den Herren OLRat Dr. W. Krause, Aulendorf, und Dr. R. R. Brooks, Palmerston-North, für die Überlassung von nicht publiziertem Material und von Originalfotos. Für die Gewährung von Sach- und Reisebeihilfen bin ich zu Dank verpflichtet der H. und E. Walter-Stiftung, Stuttgart, der Gesellschaft zur Förderung der Westf. Wilhelms-Universität, Münster, dem Landesamt für Forschung des Landes Nordrhein-Westfalen, Düsseldorf, und der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

Herrn Prof. Dr. Drs. h. c. R. Tüxen, Todenmann, bin ich für die Aufnahme der Arbeit in seine Reihe geobotanischer Monographien und dem Verlag für das gezeigte Entgegenkommen und die gute Ausstattung des Buches sehr verbunden.

Amsterdam, im Juli 1974

W. ERNST

Inhalt

Einleitung	1
A. Bodenverhältnisse schwermetallreicher Standorte	2
I. Schwermetallgehalt des Bodens	2
1. Gesamtgehalt	2
2. Pflanzenverfügbare Schwermetallmengen	7
II. Makronährstoffversorgung	10
III. Mikrobielle Aktivität	11
B. Autökologie und Physiologie der Schwermetallpflanzen	12
I. Pathogene Wirkungen schwermetallreicher Substrate	12
II. Mineralstoffhaushalt der Schwermetallpflanzen	16
1. Schwermetallgehalte und Schwermetallverteilung	16
2. Physiologische Untersuchungen zur Schwermetallaufnahme	22
3. Schwermetallresistenz	25
a) Keimung und Schwermetallresistenz	25
b) Schwermetallresistenz adulter Pflanzen	27
c) Regulation des Schwermetallhaushaltes	32
III. Vererbung der Schwermetallresistenz	43
C. Taxonomische Probleme	47
D. Evolution und Verbreitungsgeschichte	50
E. Syndynamische Aspekte der Vegetation schwermetallreicher Böden	57
I. Sukzession	57
1. Vegetationsentwicklung auf Halden	58
2. Sukzessionsstadien auf Schwermetallböden des eurowestsibirischen Florengebietes	60
a) Silene-Stadium	61
b) Minuartia-Stadium	62
c) Euphrasia-Stadium	65
d) Schwermetallpflanzenreiches Stadium	66
e) Achillea-Stadium	68
f) Cladonia-Stadium	69
g) Sukzessionsschema	70
II. Dauergesellschaften	70
1. Vegetationszonierung europäischer Schwermetallböden	71
2. Vegetationszonierung auf Schwermetallböden Afrikas	74
F. Pflanzengesellschaften auf Schwermetallböden	77
I. Schwermetallvegetation des holarktischen Florenreiches	78

1. Euro-westsibirische Schwermetall-Pflanzengesellschaften	78
Violetea calaminariae	78
a) Violetalia calaminariae	78
Galio anisophylli – Minuartion vernae	78
Violetum dubyanae	79
Thlaspietum cepaeifolii	79
Thlaspion calaminariae	82
Thlaspio – Armerietum cantabrigae	84
Armerietum muelleri	84
Thlaspio – Armerietum plantagineae	88
Festuco cinereae – Armerietum plantagineae	89
Violetum calaminariae	89
Minuartio – Thlaspietum alpestris	97
Sileno – Armerietum maritimae metallicolae	97
Armerion halleri	101
Armerietum halleri	103
Armerietum bottendorfensis	109
Armerietum hornburgensis	112
Lychnis alpina – Arenaria norvegica – Ass.	113
Asplenium viride – Cerastium kajanense – Ass.	114
b) Halacsyetalia sendtneri	114
Asplenio serpentini – Festucion glaucae	115
Diantho gratianopolitanae – Armerietum serpentini	117
Asplenio serpentini – Seslerietum calcariae	117
Euphorbio segetariae – Festucetum cinereae	117
Diantho carthusianorum – Festucetum cinereae	119
Alysetum bertolonii	123
Polygonion albanicae	125
Silenetum willdenowii serpentinae	125
Halacsyo – Seselietum rigidae	125
Dorycnio – Scabiosetum leucophyllae	125
Potentillion visianii	128
Linarietum concoloris	128
Euphorbio – Fumanetum bonapartei	129
Brometum fibrosi	132
Minuartia verna – Alyssum repens – Ass.	132
2. Schwermetallvegetation des west- und zentralasiatischen Florengbietes	134
3. Schwermetall-Pflanzengesellschaften der Mediterraneis	134
a) Armerion eriophyllae	134
b) Omphalodion brassicaefoliae	135
c) Schwermetallvegetation Euböas und Attikas	135
4. Schwermetallvegetation des sino-japanischen Florengbietes	135
a) Elsholtzia-Gesellschaften	135
b) Minuartietalia vernae japonicae	137
Drabo – Arenarion katoanae	138
Cerastio – Minuartion vernae japonicae	138
Spiraeon blumei-sikokualpinae	138
Spiraeetum sikokualpinae	138
Spiraeetum blumei	138
Athyrium yokoscense – Calamagrostis hakoensis – Ass.	138
5. Schwermetallvegetation des nordamerikanischen Florengbietes	139
II. Schwermetallpflanzengesellschaften der Paläotropis	141
1. Schwermetallvegetation Afrikas	141
Acrocephalo – Eragrostietea boehmii	141
a) Eragrostio – Bulbostylion metallicolum	141
Loudetietum kagerensis	141
Bulbostylo – Acrocephaletum robertii	143

Eragrostio – Crotalarietum cobalticolae	145
Eragrostio dikuluwensis – Vernonietum ledocteanae	147
Loudetio – Cryptosepaletum maraviensis	148
b) Indigofero – Loudetion flavidae	149
Fimbristylidetum exilis	152
Dicometum niccoliferae	155
2. Schwermetallvegetation der Polynesischen Florenregion	157
a) Neuseeländisches Florengebiet	157
b) Neukaledonisches Florengebiet	158
III. Schwermetallvegetation der Neotropis	158
IV. Schwermetallvegetation Australiens	159
1. Polycarpaeion metallicolae	159
a) Tephrosio polyzygae – Polycarpaeetum synandrae	159
b) Polycarpaeetum glabrae	159
c) Eriachno – Polycarpaeetum spirostylis	160
2. Hybanthion floribundi	161
a) Dodonaco microzygae – Trymalietum myrtilli	161
b) Eremophiletum weldii	161
Literatur	162
Artenregister	181
Ortsregister	191

Einleitung

In Abhängigkeit vom Muttergestein kommen in allen Böden der Erde mehr oder weniger große Mengen an Schwermetallen vor, d. h. Metalle mit einem spezifischen Gewicht $> 5,0$. Von ihnen werden in dieser Arbeit nur diejenigen berücksichtigt, die besondere Wirkungen auf die Vegetation ausüben, wenn sie in größeren Quantitäten vorliegen. Häufig ist der Baumwuchs behindert, und viele in der Umgebung verbreitete krautige Pflanzen fehlen und werden z. T. durch Endemiten ersetzt. Dieses Phänomen ist unabhängig von der Klimazone, in der diese Schwermetallböden liegen.

Die Zusammenhänge von Schwermetallgehalt des Bodens und vom Vorkommen bestimmter Pflanzenarten hat erstmals Thalius 1588 bei der Beschreibung des Standortes von *Minuartia verna* im Harz erkannt: «Reperitur locis asperis secus vias, in montibus item apricis asperis potissimum circa officinas metallicas ad acervos recrementorum metallicorum». Eine typische Schwermetallvegetation ist besonders von zink-, kupfer-, blei-, mangan- und eisenreichen Böden (u. a. Libbert 1930, Schwickerath 1931, Koch 1932, Robyns 1932, Schubert 1952, Duvigneaud 1958, Krause 1960, Nicolls et al. 1965, Ernst 1965, 1966, 1968, Wild 1968, 1970, Putzer 1971), aber auch von nickel-, kobalt- und

chromreichen Böden bekannt (Pichi-Sermolli 1948, Spence 1957, Lyon et al. 1969, Pinto da Silva 1970, Wild 1970, Severne und Brooks 1972, Cole 1973). Doch sind die zuletzt genannten Schwermetalle häufig in Serpentinböden zu finden, die noch weitere chemische Besonderheiten aufweisen. Diese und ebenso die uran-, vanadium- und selenreichen Böden (Cannon 1952, 1960) werden nur insoweit berücksichtigt, als eine Beeinflussung der Vegetation tatsächlich durch höhere Schwermetallmengen gegeben ist.

Im letzten Jahrzehnt hat sich die Kenntnis über die Physiologie und Ökologie der Vegetation schwermetallreicher Böden erheblich vergrößert. Infolge der wachsenden Bedeutung der Biogeochemie für die Erzprospektion (Maljuga 1964, Brooks 1972) sind viele neue Vorkommen von Schwermetallpflanzen in der Welt bekannt geworden. Allerdings hat der rasche Abbau oberflächennaher Lagerstätten dazu geführt, daß häufig schon wenige Jahre nach der Entdeckung nichts mehr von der natürlichen Schwermetallvegetation zu sehen ist. Darum erscheint mir eine umfassende Darstellung dieser von der Vernichtung bedrohten Pflanzenbestände dringend nötig, um besonders auch Hinweise für neue Untersuchungen zu geben.

A. Bodenverhältnisse schwermetallreicher Standorte

Aufgrund der weltweiten Verbreitung schwermetallreicher Substrate kommen Schwermetallböden unter allen Klimaten der Erde vor, von kaltpolaren bis zu tropischen Klimagebieten. Trotz der Unterschiede in der zugeführten Wärme und in den Niederschlägen und der damit verbundenen Verschiedenheit der Pedogenese gibt es für alle Schwermetallböden eine Übereinstimmung, nämlich der hohe Gehalt an Schwermetallen. Dieser chemische Bodenfaktor ist, wie später noch gezeigt wird, für die Ausbildung einer Schwermetallvegetation entscheidend und soll daher ausführlich behandelt werden.

I. Schwermetallgehalte der Böden

1. Gesamtgehalt

Die Abgrenzung des Schwermetall-Standortes gegen die mit diesen Schwermetallen durchschnittlich versorgten Böden läßt sich durch die Höhe der vorliegenden Schwermetallmengen durchführen. In den normalversorgten Böden (Tab. 1) ist der Gehalt an Zink, Kupfer, Blei, Nickel, Kobalt, Kadmium und Chrom mit 0,0001 % bis 0,065 %

im Vergleich zur Konzentration an Mangan und Eisen (0,002 % bis 10,0 %) niedrig. Dabei sind die Schwermetallgehalte in Böden über sauren Gesteinen (z. B. Sandstein) im allgemeinen niedriger als über basischen (z. B. Kreidekalke) (vgl. auch Wedepohl 1953, Vinogradov 1954).

Innerhalb der einzelnen Bodenhorizonte treten erhebliche Unterschiede im Schwermetallgehalt auf. Meistens sind in den humusreichen Horizonten (A_h bzw. A_1) Anreicherungen und in den darunterliegenden Horizonten Verarmungen festzustellen (Tab. 1, Vinogradov 1954, Wehrmann 1954, Presant und Tupper 1966, Warren et al. 1966, Delecour 1968), die schon auf den normalversorgten Böden zu einer Selektion in der Vegetation führen können. So ist vielleicht die Artenarmut des Luzulo-Fagetums eine Folge der Manganakkumulation in der oberen Bodenschicht.

In einigen Gebieten Europas, Asiens, Nordamerikas, der Arktis und Antarktis nimmt in jüngster Zeit der Schwermetallgehalt der Böden bzw. des Eises durch schwermetallhaltige Emissionen von Hüttenwerken (Krüger 1951, Filipović et al. 1959, Wentzel 1960,

Tab. 1: Schwermetallgehalte in einzelnen Bodenhorizonten normalversorgter Böden nach flußsaurem Aufschluß (mg/kg Trockensubstanz)

	Rendzina-Braunerde über Cenomanpläner (Brochterbeck/D)			Ranker-Braunerde über Gault-Sandstein (Brochterbeck/D)			Tropische Rot- erde (Iron Mask Range bei Salisbury/RSR)
	A_h -	(B_v)-	C-	A_h -	(B_v)-	C-	A-Horizont
Fe	77 500	51 000	1 440	7 500	7 050	7 600	100 000
Mn	1 800	1 575	610	154	25	11	935
Zn	167	113	19	210	23	74	48
Cu	22	24	16	31	4	15	22
Co	16	33	40	1	5	14	37
Ni	39	46	85	11	2	18	62
Pb	104	89	66	218	30	35	24
Cr	19	30	25	5	8	20	17
Cd	2	2	5	1	1	1	2

Tab. 2: Durch Emissionen einer Zinkhütte und eines Messingwerkes erhöhter Schwermetallgehalt von Böden in den oberen 10 cm in Westfalen/D (mg/kg trockener Boden)

Emittent	Element	Entfernung vom Emittenten (in m)			10 000
		250	400	4000	
Zinkhütte	Zn	4500	1300	210	—
	Pb	344	230	100	—
	Cd	41	37	5	—
Messingwerk	Zn	4520	350	173	91
	Cu	3520	520	25	13

Ramaut 1964, Kerin 1968, Kobayashi et al. 1969, Garber 1970, Yamagata und Shigematsu 1970, Gordan et al. 1971, Vetter und Mühlhop 1971, De Laval und Demonty 1972, Ernst 1973), durch kupfer-, blei- und arsenhaltige Schädlingsbekämpfungsmittel (van de Caveye et al. 1936, Taschenberg et al. 1961, Bishop und Chisholm 1962, Delas 1963), Herbizide sowie Fungizide (Gibson 1958, Drouineau und Mazoyer 1962, Pochon et al. 1962, Poelt und Huneck 1968, Johnson und Hiltbold 1969, Delas und Dartigues 1970) und nicht zuletzt durch die blei- und kadmiumhaltigen Abgase der Kraftfahrzeuge (Cannon und Bowels 1962, Kloke et al. 1966, Suchodoller 1967, Rühling und Tyler 1968, Heilenz 1970, Lagerwerff und Specht 1970) erheblich zu. Besonders durch Emissionen von Metallhütten werden im Boden über größere Entfernungen hinweg Schwermetallmengen angereichert, die dem Gehalt der später zu beschreibenden Schwermetallböden sehr nahekommen (Tab. 2). Ähnliches gilt auch für den Schwermetallgehalt in den Sedimenten mitteleuropäischer Flüsse (Banat et al. 1972).

Weitere durch die menschliche Tätigkeit entstandene schwermetallreiche Substrate befinden sich in den Bergbaugebieten, wo die mineralischen Rohböden der Bergwerkhalden größere Schwermetallmengen aufweisen können. Doch sollen diese zuletzt genannten Böden in Zusammenhang mit den natürlich schwermetallreichen Böden behandelt werden.

Von Natur aus schwermetallreiche Böden befinden sich über Erzkörpern, die an der Oberfläche ausbeissen oder bis in oberflächennahe Zonen, mindestens bis zu 30 m (Maljuga 1964) vordringen. Wegen der Mannigfaltigkeit der Muttergesteine ist die Vertei-

lung von Qualität und Quantität der Schwermetalle in den natürlich schwermetallreichen Böden recht variabel (Tab. 3). Fast alle Böden enthalten mehr oder minder hohe Eisenmengen (1,6–45,0 %), die aber, wie später gezeigt wird, hauptsächlich in einer pflanzenphysiologisch inaktiven Form vorliegen. Aus diesem Grunde stellen eisenreiche Böden allein keine besonderen physiologischen Probleme an die Pflanzen. Auch der Mangan-gehalt der schwermetallreichen Böden ist im allgemeinen kaum höher als derjenige normalversorgter Böden, selbst wenn Werte von 0,5 % erreicht werden. Bei hohen Mangan-konzentrationen wie z. B. auf den manganreichen Böden von Kisenge/CGO (37 %) und von Drama/GR geht aber auch von diesem Schwermetall eine erhebliche Wirkung auf die Vegetation aus (Duvigneaud et al. 1963, Krause 1960).

Alle übrigen Schwermetalle wirken dagegen mindestens schon bei einer Konzentration von 0,1 % stark selektierend auf die Vegetation. Dabei sind in der Regel zinkreiche Böden (0,1–10,0 % Zn) gleichzeitig auch durch höhere Gehalte an Blei (0,1–3,2 % Pb), jedoch nicht an Kadmium gekennzeichnet, wie Kloke (1972) vermutet. Böden mit hohen Kupfergehalten (0,05–10,0 % Cu) enthalten meist noch eine größere Palette an weiteren Schwermetallen (Zn, Pb, Co, Ni, Cd), wie die Beispiele der Tab. 3 (Grizedale/GB, Eisleben/D, Copper King/RSR, Menda/CGO, Bulman Area/AUS) ausweisen. Die Schwermetalle Nickel, Kobalt und Kadmium können im Extremfall ebenfalls bis zu 10 %, Vanadium bis zu 1,4 %, Uran bis zu 0,5 % (Cannon 1952, Duvigneaud et al. 1963, Wedepohl 1964, Whitehead und Brooks 1969), Arsen bis zu 0,46 % (Warren et al. 1964, Presant und Tupper 1966) und Thorium bis

Tab. 3: Schwermetallgehalte einiger natürlich schwermetallreicher Böden der Erde. Werte in mg/kg trockener Boden. Originalbefunde bzw. 1. nach Duvigneaud et al. 1963, 2. nach Cole et al. 1968, 3. nach Nicolls et al. 1965, 4. nach Allen et al. 1971 und 5. nach Huff 1952

Fundort	Fe	Mn	Zn	Pb	Cu	Co	Ni	Cr	Cd
<i>Europa:</i>									
Aliva/E	47500	1350	103000	300	5	14	50	23	38
Pierrefitte/F	195000	5200	51160	2970	120	300	240	300	60
Blankenrode/D	27000	730	90200	2800	45	14	63	4	58
Eisleben/D	37500	2000	16500	6000	16000	110	100	10	49
Erbendorf/D	28000	930	120	0	25	100	700	330	0
Halkyn/GB	18000	400	40000	50000	33	0	0	0	80
Grizedale/GB	38000	2100	14700	1300	3840	255	350	17	45
Dolfrwynog/GB	17000	265	50	0	17000	2	0	0	0
<i>Afrika:</i>									
Muliashi/Z	23000	1600	10	0	740	40	0	5	0
Copper King/RSR	450000	5500	7900	31500	48400	200	50	130	19
Tipperary Claims/RSR	196000	1500	12	0	40	370	6500	2000	0
Mtoroshanga/RSR	80000	2500	105	0	16	450	4000	2000	0
Noro Mine/RSR	50000	800	30	0	2	150	3500	265	0
Menda/CGO ¹⁾	—	—	—	—	1700	1800	1600	—	—
Kisenge-Kapolo/CGO ¹⁾	—	370000	—	—	—	—	—	—	—
<i>Australien:</i>									
Bulman Area ²⁾	—	—	100000	7000	800	—	—	—	—
Turkey Creek ³⁾	—	—	123	4	6800	—	—	—	—
<i>Nordamerika:</i>									
Copperopolis/USA ⁴⁾	—	—	215	100	7020	—	86	—	—
Yavapai/USA ⁵⁾	—	—	7000	3600	600	—	—	—	—

zu 0,6 % (Pennafranca und Gomes de Freitas 1963) im Boden angereichert sein; doch reicht schon eine viel geringere Dosis dieser Schwermetalle aus, um signifikante Änderungen in der Pflanzendecke hervorzurufen oder zu Schäden an Tieren zu führen. Die meisten natürlich schwermetallreichen Böden sind in Europa und Nordamerika durch bergbauliche Maßnahmen weitgehend zerstört worden; hingegen sind in Afrika, Australien und Südamerika zur Zeit noch völlig ungestörte Schwermetallböden in größerem Umfang zu finden. Doch wird auch diese Zahl durch die zunehmende Ausbeutung der Lagerstätten von Jahr zu Jahr geringer.

Durch die einseitige Auswahl und Gewinnung der Schwermetalle in früheren Jahrhunderten bzw. Jahrtausenden und durch die Anhäufung nicht verhütteter oder nur ungenügend aufgearbeiteter Erze zu Halden sind oft in der Nähe der primär erzreichen Zonen stark veränderte schwermetallreiche Substrate geschaffen worden (Tab. 4, Abb. 1),

die dann den Pflanzen der natürlich schwermetallreichen Böden eine Vergrößerung ihres Areals ermöglichen (Schubert 1952). Hierzu sind auch die mit Pochsanden durchsetzten Terrassen mancher Flüsse, wie z. B. der Innerste und Oker im nördlichen Harzvorland/D zu zählen. Häufig sind noch heute die Sedimente in den Flüssen dieser Gebiete extrem reich an Schwermetallen (Banat et al. 1972, Ernst et al. 1974). Sofern die Halden des alten Bergbaues nicht zwischenzeitlich erneut verarbeitet wurden, ist der Schwermetallgehalt prähistorischer und frühmittelalterlicher Halden im allgemeinen höher als derjenige jüngerer Halden, was sich in der Pflanzendecke deutlich bemerkbar macht. Diese Tendenz läßt sich besonders gut an den leicht datierbaren Halden der Mansfelder Bucht/D zeigen (Schubert 1952, Ernst 1966).

Im allgemeinen ist es heute nicht mehr möglich, in Europa die Ausdehnung der natürlich schwermetallreichen Böden abzuschätzen. Ihre Verbreitung dürfte sich aber in der glei-



Abb. 1: Halden des Zink-Blei-Bergbaues aus dem 19. Jahrhundert bei Clausthal-Zellerfeld im Harz. Im Vordergrund Schwermetallrasen mit *Agrostis tenuis*, *Minuartia verna* und *Silene cucubalus*. Auf Stellen mit geringerem Schwermetallgehalt kümmern Laubhölzer

chen Weise auf die unmittelbare Nähe ausstreichender oder oberflächennaher Erzkörper beschränkt haben, wie es in Afrika und Australien zu beobachten ist (Nicolls et al. 1965, Jacobsen 1967, Ernst 1972a). An einem Beispiel aus dem Nordharz und seinem Vor-

land kann aber gezeigt werden, in welchem Umfang durch die bergbauliche Tätigkeit und durch die weiterverarbeitenden Industrien sekundär schwermetallreiche Substrate geschaffen wurden (Abb. 2). Die anthropogenen Schwermetallböden nehmen in diesem Be-

Tab. 4: Schwermetallgehalte einiger durch den Bergbau veränderter (Schürfgelände) oder neu geschaffener (Halden) schwermetallreicher Standorte in Europa. Werte in mg/kg trockenes Substrat einer Korngröße ≤ 2 mm. nb: nicht bestimmt

Fundort		Cu	Zn	Pb	Mn	Fe	Co	Ni	Cd
<i>Schürfgelände</i>									
Jauken/A		85	145900	3900	nb	nb	nb	nb	nb
Mte. Castello/I		880	132800	1280	nb	nb	nb	nb	nb
Slaley/GB		85	28000	3600	1950	32500	75	200	1500
Lavriion/GR		110	75000	20000	1450	18000	0	170	150
<i>Halden</i>									
Langthwaite/GB		60	6000	3100	250	21250	13	50	450
Hochkönig/A	Prähistorisch	16700	20	0	1750	47500	30	125	0
Marsberg/D	13. Jahrh. n. C.	1700	55	70	1250	39000	25	10	0
Eisleben/D	1200–1400 n. C.	16200	8630	120	1800	41000	85	300	17
Eisleben/D	1400–1670 n. C.	4200	6820	120	1750	41000	81	290	15
Grassington/GB	19. Jahrh. n. C.	525	13500	13400	450	9750	100	25	25

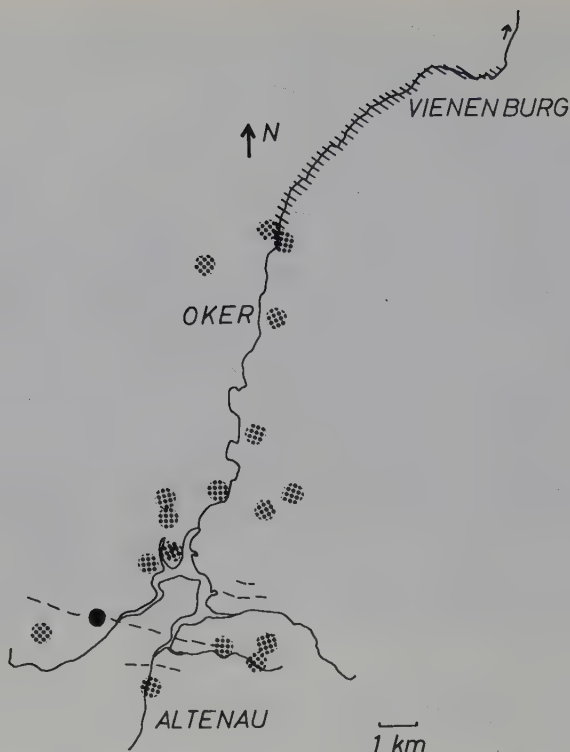


Abb. 2: Verbreitung primär (n. Bode 1928) und sekundär schwermetallreicher Böden im Einzugsgebiet der Oker (Harz/D).
 ● und ---- primäre Schwermetallböden, ▨ alte Verhüttungsstätten für Kupfer-, Blei- und Zinkerze, /// schwermetallreiche Pochsande der Flußterrasse

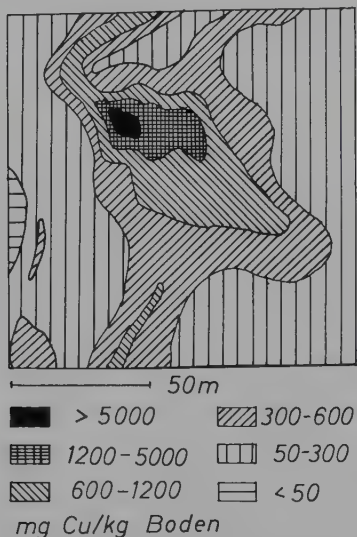


Abb. 3: Verteilung des Kupfers im Boden über dem Ausstreichen eines Erzkörpers in Silver-side North bei Mangula/RSR (verändert nach Jacobsen 1968)

reich bei vorsichtiger Schätzung fast tausendfach größere Areale ein als die dazugehörigen natürlich schwermetallreichen Substrate.

Für das Verständnis der Vegetationszonierungen im Bereich von schwermetallreichen Böden ist ferner der Befund wichtig, daß an jedem Schwermetall-Standort im Hinblick auf die flächenhafte Erstreckung Gradienten in der Schwermetallkonzentration bestehen. Lediglich auf Schwermetallhalden dürfte primär dieses Gefälle fehlen. An denjenigen Stellen, wo schwermetallreiche Gesteine zutage treten, finden sich naturgemäß die höchsten Schwermetallgehalte. Bei entsprechenden Hanglagen können durch Abspülvorgänge manchmal sekundäre Anreicherungen außerhalb der anstehenden Erzkörper erfolgen. In der Regel läßt sich aber in einiger Entfernung vom Anstehenden eine erhebliche Verminderung des Schwermetallgehaltes feststellen (Huff 1952, Nicolls et al. 1965, Ernst 1966, 1968d, Jacobsen 1967, 1968), wie dies am Beispiel eines austreichenden kupfer-

Tab. 5: Schwermetallgehalt eines schwermetallreichen und eines schwermetallarmen Quellwassers im Elpetal bei Ramsbeck/D. Werte in µg/l.

	Zn	Cd	Fe	Cu	Ni	Pb	Mn	Co
schwermetallreich	70000,0	85,0	50,0	20,0	20,0	0,1	0,0	0,0
schwermetallarm	1,0	0,3	5,0	0,3	0,4	0,0	0,0	0,0

haltigen Erzkörpers bei Silverside/RSR verdeutlicht werden kann (Abb. 3).

2. Pflanzenverfügbare Schwermetallmengen

Die bisherigen Analysendaten lassen zwar das absolute Schwermetallpotential der Böden erkennen, geben jedoch keinen Einblick in die den Pflanzen tatsächlich zur Verfügung stehenden Mengen. Im Boden liegen alle Schwermetalle sowohl gelöst als auch in austauschbarer und in fest gebundener Form

vor. Lediglich dort, wo durch schwermetallreiches Quellwasser die Pflanzen ständig mit Schwermetallen versorgt werden, sind diese Schwermetallmengen in vollem Umfang auch pflanzenverfügbar, wie z. B. im zink- und kadmiumreichen Quellwasser der Elpe bei Ramsbeck/D (Tab. 5) oder im kupferreichen Quellwasser der Schwarzwand bei Hüttschlag/A mit 1460 µg Cu/l (Stummerer 1970).

Zur Beurteilung der Pflanzenverfügbarkeit der Schwermetalle in den Böden ist es notwendig, die Bodenlösung zu analysieren,

Tab. 6: Wasserlösliche Schwermetallmengen einiger mit Schwermetallen normalversorgter und einiger schwermetallreicher Böden. Werte in mg/kg trockener Boden. nb = nicht bestimmt

	Zn	Cu	Pb	Cd	Ni	Cr	Mn
<i>Normalversorgte Böden :</i>							
Rendzina-Braunerde/D	0,1	0,004	0,0	0,00	0,0	0,0	0,0
Ranker-Braunerde/D	0,01	0,008	0,0	0,00	0,0	0,0	nb
tropische Roterde/RSR	0,1	0,001	0,0	0,00	0,0	0,0	nb
<i>Schwermetallböden :</i>							
Grizedale/GB	230,0	14,0	25,0	0,40	0,0	0,0	4,0
Slaley/GB	190,0	2,1	0,0	2,80	0,0	nb	4,0
Dolfrwynog/GB	2,0	130,0	0,0	0,00	0,0	0,0	4,0
Halkyn/GB	68,0	0,01	239,0	0,00	0,0	0,0	4,3
Blankenrode/D	180,0	1,0	0,2	0,20	0,0	0,0	3,8
Eisleben/D	21,1	19,6	0,0	0,02	0,0	nb	1,0
Marsberg/D	1,6	13,0	0,0	0,00	0,0	nb	6,4
Erbendorf/D	0,7	0,3	0,0	0,00	6,5	2,0	0,0
Kraubath/A	0,6	0,01	0,0	0,00	10,4	0,0	22,0
Pierrefitte/F	1380,0	3,0	1,0	0,00	0,0	0,0	183,0
Aliva/E	85,0	0,1	1,0	0,00	0,0	0,0	1,0
Muliashi/Z	1,4	13,0	0,0	0,00	0,0	0,0	10,0
Copper King/RSR	5,0	100,0	17,0	0,00	0,0	0,0	1,2
Mtoroshanga/RSR	0,7	0,01	8,0	0,00	24,0	10,4	15,0
Tipperary/RSR	0,1	0,01	0,0	0,00	121,0	1,0	6,0
Kildonan/RSR	0,1	0,01	40,0	0,00	64,0	10,1	11,4
<i>Schwermetallhalden :</i>							
Hochkönig/A	14,0	32,0	0,0	0,50	0,0	0,0	3,2
Lavrion/GR	38,0	6,0	12,0	0,30	0,0	1,0	4,3
Langthwaite/GB	14,0	0,3	0,0	0,01	0,0	nb	0,6
Grassington/GB	60,0	5,2	5,1	0,00	0,0	nb	1,1

Tab. 7: Prozentualer Anteil der organisch gebundenen, wasserlöslichen Schwermetalle an der Gesamtmenge wasserlöslicher Schwermetalle (vgl. Tab. 6)

	Zn	Cu	Pb	Ni
<i>Schwermetallböden :</i>				
Slaley/GB	47,3	100,0	—	—
Dolfrwynog/GB	65,0	100,0	—	—
Halkyn/GB	41,3	100,0	100,0	—
Blankenrode/D	76,7	100,0	100,0	—
Eisleben/D	85,7	93,0	—	—
Marsberg/D	90,0	94,1	—	—
Erbendorf/D	100,0	100,0	—	100,0
Kraubath/A	100,0	100,0	—	100,0
Pierrefitte/F	27,6	100,0	100,0	—
Aliva/E	86,0	100,0	95,0	—
Muliashi/Z	100,0	100,0	—	—
Copper King/RSR	64,0	90,2	97,6	—
Mtoroshanga/RSR	100,0	100,0	—	80,3
Tipperary/RSR	100,0	100,0	—	100,0
Kildonan/RSR	100,0	100,0	—	93,7
<i>Schwermetallbalden :</i>				
Hochkönig/A	100,0	100,0	—	—
Langthwaite/GB	0,7	90,0	—	—
Grassinton/GB	52,2	60,5	100,0	—

deren Ionenzusammensetzung in einem dynamischen Gleichgewicht mit dem Ionenbelag der Bodenpartikel steht. Da es sehr schwierig ist, die Bodenlösung vollkommen zu gewinnen, werden in dieser Arbeit stattdessen die wasserlöslichen Schwermetalle des Bodens bestimmt, indem bei einem Boden: Wasser-Verhältnis von 20:1 extrahiert wird. Entsprechend dem Gesamtschwermetallgehalt des Bodens schwankt auch die Menge der in der Bodenlösung vorhandenen Schwermetalle beträchtlich. Während Eisen und Mangan aufgrund ihrer hohen Oxydierbarkeit bekanntermaßen nur in Spuren im wäßrigen Bodenextrakt vorhanden sind, können Zink und Kupfer sowie Blei, Kadmium und Nickel bis zu Konzentrationen von 1,4% angereichert sein. Im Vergleich zu normalversorgten Böden ist die Menge wasserlöslicher Schwermetalle in schwermetallreichen Böden um das 10–10000fache erhöht (Tab. 6).

Beim Vorliegen von humushaltigen Böden können die Schwermetalle mit den Organo-Verbindungen reagieren, wie es bei normalversorgten Böden nachgewiesen wurde (Beck-

with 1955, Manskaja et al. 1960, Fraser 1961, Tobia und Hanna 1961, Schnitzer und Skinner 1963, 1966, Randhawa und Broadbent 1965, Hodgson et al. 1966). Sofern diese organischen Schwermetallverbindungen wasserlöslich sind (Miller und Ohlrogge 1958, Hodgson et al. 1965), ist ihre quantitative Erfassung aus physiologischen Gründen (Ernst 1968a) von großem Interesse.

Durch Zusatz von Aktivkohle ist es möglich (Schlichting und Blume 1966), Schwermetalle in organischer Bindung aus dem wasserlöslichen Extrakt zu entfernen. Auf diese Weise konnten die organisch gebundenen, wasserlöslichen Schwermetallmengen in Schwermetallböden erfaßt werden (Tab. 7). Wegen der günstigen Stabilitätskonstanten von Blei-, Nickel- und Kupfer-Organo-Komplexen (Martell und Calvin 1952) liegen diese Schwermetalle in den gereiften ungestörten und gestörten Schwermetallböden fast stets vollständig in organischer Bindung in der Bodenlösung vor, während es dagegen beim Zink zwischen 27,6 und 100,0% schwanken kann. In Haldenrohböden mit sehr geringen Gehalten an organischer Substanz kann die Bodenlösung hohe Schwermetallmengen in ionogener Form enthalten, was für die Besiedlung dieser Böden von großem Nachteil ist.

Die wasserunlöslichen, im Boden in vielerlei Weise vorliegenden Schwermetalle können in gewissem Maß, z. B. von den durch die Pflanzenwurzeln ausgeschiedenen Säuren dennoch für die Pflanzen verfügbar gemacht werden (de Mumbrum und Jackson 1956). Darüber hinaus können weitere Schwermetallmengen durch die Aktivität der Mikroorganismen für die höheren Pflanzen aufnehmbar werden. Hierbei kann die Leistung des Bakteriums *Thiobacillus ferro-oxidans* so groß sein, daß dieser Organismus sogar im Bergbau für die Oxydation schwerlöslicher Uran- und Kupfererze eingesetzt wird (Booth und Mercer 1963, Beck 1967, Fletcher 1970, Duncan und Bruynesteyn 1971). Es sind daher für die Ermittlung der Pflanzenverfügbarkeit der Schwermetalle Methoden entwickelt worden, die die aufschließende Wirkung der pflanzlichen Organismen durch Extraktionsverfahren imitieren und damit auch diese Schwermetallmengen erfassen. Von den häufig gebrauchten Verfahren zur Bestimmung der austauschbaren Schwer-

Tab. 8: Mit 1 n Ammoniumazetatlösung austauschbare Schwermetallmengen (mg/kg trockener Boden) schwermetallreicher und normalversorgter Böden

	Fe	Mn	Zn	Cu	Co	Ni	Pb	Cr	Cd
<i>Normalversorgte Böden :</i>									
Rendzina-Braunerde/D	0,0	300,0	10,0	1,8	0,0	3,6	12,0	0,0	1,4
Ranker-Braunerde/D	15,0	10,0	5,0	1,9	0,0	0,4	10,0	0,0	0,0
tropische Roterde/RSR	7,0	123,0	0,4	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Schwermetallböden :</i>									
Grizedale/GB	347,0	20,0	1200,0	10,0	0,0	0,0	150,0	2,5	0,0
Slaley/GB	5,5	66,8	2000,0	3,5	1,5	0,0	158,0	0,0	240,0
Dolfrwynog/GB	10,0	37,0	26,0	4990,0	13,4	4,0	120,0	0,0	0,5
Blankenrode/D	0,0	100,0	1340,0	4,1	0,0	0,0	366,0	0,0	25,5
Eisleben/D	0,0	23,2	740,0	435,0	0,0	0,7	378,0	0,0	11,0
Marsberg/D	0,0	18,0	3,0	750,0	0,0	0,0	12,0	0,0	0,0
Erbendorf/D	10,0	47,0	3,2	0,8	2,6	8,2	100,0	10,0	0,0
Kraubath/A	10,0	204,0	8,0	6,0	13,4	16,0	160,0	0,0	0,0
Pierrefitte/F	0,0	230,0	1800,0	17,5	2,5	1,8	300,0	0,0	8,0
Aliva/E	1,0	52,0	1700,0	2,1	5,0	0,0	75,0	0,0	9,0
Muliashi/Z	440,0	37,0	2,0	25,3	0,0	0,0	40,2	0,0	0,5
Copper King/RSR	2,5	58,0	98,0	1100,0	0,0	0,0	300,0	0,0	1,0
Mtoroshanga/RSR	900,0	37,3	1,4	2,1	0,0	64,2	79,9	10,0	0,2
Tipperary/RSR	7,0	23,7	0,6	0,3	1,5	47,5	0,0	0,0	0,0
Kildonan/RSR	880,0	68,2	0,1	0,0	0,0	64,0	60,0	10,0	0,0
<i>Schwermetallbalden :</i>									
Lavrion/GR	60,0	4,0	474,0	2,0	5,2	8,0	1000,0	2,0	9,0
Grassington/GB	10,0	11,0	705,0	16,7	0,0	0,3	9000,0	0,0	6,5
Hochkönig/A	0,0	23,2	6,0	830,0	1,0	0,0	0,0	0,0	0,7
Langthwaite/GB	6,0	9,5	667,0	2,5	0,0	0,0	900,0	0,0	10,0

metallkomponenten – Extraktionen mit Zitronen-, Essig-, Salpeter- oder Salzsäure bzw. Dithizon (vgl. Scheffer und Schachtschabel 1966, Schlichting und Blume 1966)–, die sich für normalversorgte Böden bewährt haben, weichen die in dieser Arbeit angewandten Methoden deshalb ab, weil eine Übertragung auf Schwermetallböden nicht den Gegebenheiten entsprach (Ernst 1965 a, 1966). Für die folgenden Untersuchungen sind die austauschbaren Schwermetallmengen durch mehrmalige Extraktionen mit Ammoniumazetat (1 n, pH7,0) ermittelt worden (Ernst 1968 d). Zusammen mit dem wasserlöslichen Anteil sind sie als obere Verfügbarkeitsgrenze während der Vegetationsperiode anzusehen, während die wasserlösliche Komponente allein die untere pflanzenverfügbare Menge angibt.

Die austauschbaren Schwermetallmengen der schwermetallreichen Böden erreichen etwa zehnfach höhere Werte als die wasserlöslichen Schwermetallgehalte (Tab. 8). Im einzelnen

ergibt sich, daß die austauschbaren Zinkmengen der zinkreichen Böden bei Slaley/GB, des Pic d’Arailé bei Pierrefitte/F, der Picos de Europa bei Aliva/E und der Bleikuhlen bei Blankenrode/D Werte von mehr als 1000, maximal von 2000 mg/kg Boden erreichen. Trotzdem macht der Anteil des austauschbaren Zinks nur 1,4–11,9 % des Gesamtzinkgehalts aus. Desgleichen sind auch für Kupfer (Copper King/RSR) sowie für Blei (Halde bei Grassington/GB) austauschbare Gehalte von über 1000 mg/kg Boden festgestellt worden, die sich beträchtlich von denen normalversorgter Böden unterscheiden. Nur für Eisen und Mangan sind die austauschbaren Mengen in Normalböden und Schwermetallböden im allgemeinen gleich groß, weshalb diese beiden Schwermetalle bei den weiteren Untersuchungen unberücksichtigt bleiben. Insgesamt ist festzuhalten, daß die austauschbaren Mikronährstoffmengen schwermetallreicher Böden die Höhe austauschbarer

Makronährstoffe (Ca, Mg, K, Na) in normalversorgten Böden erreichen oder übertreffen.

II. Makronährstoffversorgung

Hinsichtlich der Versorgung mit Makronährstoffen unterscheiden sich die natürlich schwermetallreichen Böden nicht von den normalversorgten Böden (Tab. 9). Nicolls et al. (1965) stellen sogar eine bessere Phosphatversorgung kupferreicher Böden Australiens fest. Da keine Angaben über die Phosphatbestimmungsmethode gemacht wurden, ist bei den Befunden dieser Autoren eine Fehlbestimmung durch störende Kupfermengen nicht auszuschließen. Nährstoffärmer als die natürlich schwermetallreichen Böden sind im allgemeinen die Schwermetallhalden und die von Menschen stark gestörten Schwermetallböden (vgl. auch Griffith 1919). Insgesamt ist aber aus den Analysendaten der Tab. 9 zu entnehmen, daß die von Antonovics et al. 1971 vermutete Nährstoffarmut der schwer-

metallreichen Böden niemals ein Charakteristikum dieser Standorte schlechthin ist. Lediglich auf schwermetallreichen Serpentinböden ist das Ca/Mg-Verhältnis zugunsten des Mg verschoben, wie die Analysendaten für Mtoroshanga, Muliashi, Tipperary, Kraubath und Erbdorf zeigen.

Auch bezüglich des Wasserhaushaltes unterscheiden sich Schwermetallböden nicht von Normalböden, indem je nach dem Anteil sandiger und toniger Komponenten die maximale Wasserkapazität von 23,0–60,3 % reichen kann. Nur grobschottrige Haldenrohböden haben eine geringe Wasserkapazität (vgl. Ernst 1965) und führen teilweise zu einem angespannten Wasserhaushalt.

Ebenso verhält es sich mit der Bodenreaktion: Meist ist auf den ungestörten schwermetallreichen Böden ein pH-Wert von 6,5–7,5 (H₂O) gemessen worden (Ernst 1965, 1966). Wenn saure Gesteine schwermetallreich sind, dann reagieren auch die sich daraus entwickelnden Böden naturgemäß

Tab. 9: Bodenreaktion, Wasserkapazität, Gesamtstickstoff, laktatlösliche Phosphorsäure und NH₄-Azetat-austauschbare Kationen in normalversorgten und schwermetallreichen Böden

	pH (H ₂ O)	WK _{max} (%)	N (%)	P ₂ O ₅ (mg/100 g)	K (mcq/100 g Boden)	Na	Ca	Mg
<i>normalversorgte Böden :</i>								
Rendzina-Braunerde/D	6,8	58,5	0,27	18,5	0,58	0,30	39,4	4,93
Ranker-Braunerde/D	5,4	34,7	0,12	11,5	0,22	0,27	2,2	0,30
tropische Roterde/RSR	6,3	23,0	0,09	4,1	0,38	0,21	3,2	1,15
<i>Schwermetallböden :</i>								
Eisleben/D	7,8	39,5	0,09	—	0,28	0,19	24,7	1,25
Aliva/E	7,1	—	—	—	0,57	0,40	16,0	6,56
Blankenrode/D	6,8	48,5	0,12	16,7	0,31	0,27	20,5	0,35
Slaley/GB	6,1	38,0	0,07	4,0	0,20	0,21	20,8	0,43
Copper King/RSR	6,0	51,5	0,17	—	0,15	0,16	3,2	1,15
Pierrefitte/F	5,8	54,5	0,19	13,9	0,10	0,20	2,2	0,21
Grizedale/GB	5,3	60,3	0,14	20,5	0,13	0,26	0,9	0,30
Dolfrwynog/GB	4,7	—	0,08	3,5	0,39	0,30	6,5	5,92
<i>Serpentinböden :</i>								
Kildonan/RSR	6,7	—	—	—	0,45	0,31	2,2	3,95
Mtoroshanga/RSR	6,6	—	—	—	0,44	0,35	5,0	10,68
Kraubath/A	6,6	—	—	1,5	0,09	0,33	6,5	19,75
Erbdorf/D	6,0	—	—	1,4	0,62	0,35	6,7	3,95
Muliashi/Z	4,7	—	—	—	0,51	0,28	0,9	34,60
<i>Schwermetallhalden :</i>								
Lavrión/GR	7,5	—	—	2,2	0,50	0,41	28,0	16,45
Grassington/GB	6,7	28,5	0,04	3,3	0,08	0,17	5,5	0,22
Langthwaite/GB	6,1	25,4	0,02	1,5	0,31	0,23	18,7	0,75

sauer (pH in H₂O von 4,0–5,9) (vgl. Ernst 1968, Cole 1973). Lediglich auf Kupferhalden in Zentralafrika, aus denen das Kupfer mit Schwefelsäure eluiert wurde, sind Aziditäten unter pH 2,0 gemessen worden.

III. Mikrobielle Aktivität

Viele Makronährstoffe, insbesondere der Stickstoff und der Schwefel liegen fast in allen Böden in einer Form vor, die für die Aufnahme durch die höheren Pflanzen ungeeignet ist. Aus diesem Grunde ist eine Mineralisierung dieser Nährstoffe durch Mikroorganismen notwendig. Obwohl sich niedere Pflanzen durch große Mutationsraten auszeichnen und häufig rasch eine Resistenz gegen hohe Schwermetalldosen entwickeln (Williams 1967, Tonomura et al. 1968), ist die mikrobielle Aktivität auf schwermetallreichen Böden im allgemeinen geringer als in Normalböden, da die Zahl der Arten und Individuen gering ist (vgl. Lipman 1926 für Serpentinböden) (Tab. 10). Besonders auf den Schwermetallhalden ist infolge der geringen Wasserkapazität und eines Mangels an organischer Substanz nicht nur eine notwendigerweise geringere Mineralisierung an Stickstoff, son-

dern auch ein verminderter Gehalt an Luftstickstoff bindenden Mikroorganismen zu verzeichnen (Weston et al. 1965, De Laval und Demonty 1972). Wie Untersuchungen an experimentell mit Schwermetallen kontaminierten Böden gezeigt haben, geht die mangelnde Lebenstätigkeit in schwermetallreichen Böden tatsächlich allein auf die Wirkung ionogener Schwermetalle zurück (Premi et al. 1969, Ernst 1973). Erst bei Zufuhr von organischem Dünger ist eine Zunahme jeglicher Aktivität von Mikroorganismen festzustellen (Pochon et al. 1962, Weston et al. 1965, De Laval und Demonty 1972), die auf den günstigeren Bindungszustand der Schwermetalle (Premi et al. 1969) und auf eine Abnahme der Schwermetallkonzentration zurückzuführen ist. Die Beeinträchtigung der Mikroorganismen auf Schwermetallböden zeigt sich häufig in einer Rohhumusbildung (Schwickerath 1931).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß sich die schwermetallreichen Böden von den Normalböden *nur* im Schwermetallhaushalt und in der mikrobiellen Aktivität unterscheiden, nicht hingegen durch andere Bodenfaktoren.

Tab. 10: Mikrobielle Aktivität in einem zinkreichen (Blankenrode/D) und einem kupferreichem (Marsberg/D) Boden sowie in einer mit diesen Schwermetallen normalversorgten Rendzina-Braunerde (Brochterbeck/D): Stickstoff-Mineralisationsvermögen nach Zöttl (1960), Dehydrogenase-Aktivität nach Hirte (1963), Bodenatmung nach Koepf (1954)

	Schwermetall- boden		Rendzina- Braunerde
	Zn	Cu	
N-Mineralisation mg NO ₃ /100 g Boden	19,3	34,2	42,5
Dehydrogenase-Aktivität (Extinktions-Einheiten)	0,056	0,083	0,480
Bodenatmung mg CO ₂ /g Boden	7,3	5,1	52,7

B. Autökologie und Physiologie der Schwermetallpflanzen

I. Pathogene Wirkungen schwermetallreicher Substrate

Von den Schwermetallen werden Eisen, Mangan, Zink, Kupfer, Molybdän und Kobalt von allen Organismen in geringsten Mengen als Enzymaktivatoren im Stoffwechsel benötigt (Hewitt 1958, Schütte 1964). Darüber hinaus ist die Notwendigkeit einer Versorgung mit Nickel, Vanadium und anderen Schwermetallen für höhere Pflanzen nicht erwiesen. In dem gleichen Maße, in dem eine Unterversorgung Mangelerkrankungen zur Folge hat, führt ein erhöhter Schwermetallgehalt des Mediums zu Vergiftungen. Die toxische Wirkung größerer Mangan-, Zink-, Kupfer-, Blei-, Molybdän- oder Nickel-mengen auf Organismen ist allgemein bekannt, wenn auch die eigentliche physiologische Wirkungskette weitgehend ungeklärt ist (Rothstein 1959, Miller et al. 1973). So ist es nicht verwunderlich, wenn die meisten Pflanzen auf schwermetallreichen Substraten überhaupt nicht gedeihen oder schwere Schädigungen aufweisen.

Von wirtschaftlicher Bedeutung sind diese Schäden besonders an Kulturpflanzen: Schäden durch schwermetallhaltige Emissionen in Waldbeständen (Wentzel 1960) und in Gärten (Kerin 1968, Ernst et al. 1974), Schäden an Straßenbäumen (Suchodoller 1967, Ernst 1973) und an den Autobahngrünstreifen (Cannon und Bowels 1962, Klope et al. 1966, Sommer et al. 1971 u. a.), Ernteauffälle bei Getreide und Zuckerrüben (Emmerling und Kolkwitz 1914, Knickmann 1959, Sudzuki-Hills 1963/4), Tabak (Soane und Saunders 1959) und Schäden im Weideland (Henkens 1961, Langner 1963, Alloway und Davies 1971, Tunney et al. 1972). Tiere, die Pflanzen von schwermetallreichen Böden fressen, reichern Schwermetalle an (Stolze 1936) und können ebenfalls geschädigt werden (Ferguson 1944, Federov 1961, Bersin 1963, Hammond et al. 1964, Vetter und Mähle 1971, Leibetseder et al. 1972).

Die Auswirkungen dieser Schäden sollen an zwei Beispielen aus Deutschland verdeutlicht werden: an den durch schwermetallhaltige Hochwässer (Pochsandverlagerungen) stark gefährdeten Ackerflächen der Innerste- und Oker-Terrasse und an Äckern, die in der Nähe von Schwermetallhalden der Mansfelder und der Korbacher Bucht liegen (Abb. 4). Hier wird durch Regenwasser, das von den Halden auf die angrenzenden Äcker fließt, der Boden mit Kupfer- und Zinksalzen angereichert. In beiden Fällen sehen die kontaminierten Pflanzen chlorotisch aus. Das Erscheinungsbild läßt sich zunächst nicht von Eisenmangelchlorosen unterscheiden. Denn die Aufhellungen beginnen z. B. beim Getreide an den jüngsten Blättern. Später rollen sich die Blattspitzen von den Rändern her auf, die Blattspitzen werden weiß und vertrocknen. Bei den dikotylen Pflanzen hellen zuerst die Interkostalfelder auf, während die Blatttrippen noch lange Zeit grün bleiben. Später vertrocknen aber auch hier die Blätter von der Spitze her. Die Ernteauffälle können beträchtlich sein. Diese mißlichen Zustände wurden im Gebiet der Innerste schon von Emmerling und Kolkwitz (1914) beklagt, zumal sich an Stelle der Kulturpflanzen schwermetallresistente Pflanzen wie *Silene cucubalus* und *Armeria maritima* ausbreiten.

Für *Beta vulgaris* f. *altissima* und *Avena sativa* konnte ich die Chlorose eindeutig mit einem erhöhten Schwermetallgehalt der Pflanzen in Verbindung bringen. Der Zinkgehalt von Blättern chlorotischer Rüben lag mit $1450 \mu\text{g-Zn/g}$ Trockensubstanz um das Dreifache über dem grünen Blätter, während in dem gleichen Maße der Zucker in den Zellsäften der chlorotischen Pflanzen (0,4 atm) um mehr als die Hälfte abnahm (1,0 atm in grünen Pflanzen), was natürlich mit der verminderten Photosyntheseaktivität in Zusammenhang steht. Auch in chlorotischen Haferpflanzen lag der Zinkgehalt mit $1740 \mu\text{g Zn/g}$ Trockenmasse wesentlich höher als in grünen Pflanzen ($610 \mu\text{g Zn/g}$).



Abb. 4: Halden des Kupfer-Bergbaus in der Ackerlandschaft bei Frankenberg an der Eder. Der Kupfergehalt der Halden läßt eine agrarische Nutzung nicht zu

Aber nicht nur bei Kulturpflanzen, sondern auch bei Wildpflanzen sind Schädigungen über schwermetallreichem Boden bekannt geworden. So werden auf den kupferreichen Böden Zambias und Rhodesiens *Cryptosepalum maraviense* und die sog. Kupferblume *Becium homblei* zu Beginn der Vegetationsperiode chlorotisch (Ernst 1972). Diese chlorotischen Pflanzen zeichneten sich durch erhöhte Kupfer-, Mangan- und Eisengehalte aus. Ebenso konnten Chlorosen von *Cardaminopsis halleri* und *Agrostis tenuis* über schwermetallreichen Böden Deutschlands und Österreichs auf einen extrem hohen Gehalt an Zink oder Kupfer zurückgeführt werden (Ernst 1965a, Mathys 1972, Tab. 11). Stets kam es zu Veränderungen im Mineralstoffhaushalt, wobei besonders der Mangangehalt und das K/Ca-Verhältnis betroffen wurden.

Eine andere Wirkung der Schwermetalle auf die Pflanzen ist der gelegentlich beobachtete Wechsel in der Blütenfarbe von Pflanzen über schwermetallreichen Böden. Solche Farbabwehlungen konnte ich auf

den Halden von Lavrion/GR an der Crucifere *Malcolmia* cf. *maritima* feststellen. Über einem Boden, der reich an Zink, Blei und Kupfer ist (Tab. 12), schlägt die Blütenfarbe der sonst rosa blühenden Pflanzen teilweise in ein gelbliches Grün um. Dabei weisen die Pflanzen mit den verfärbten Petalen einen erhöhten Zink- und Kupfergehalt auf. Inwieweit diese Anomalie allein auf eine Komplexbildung mit den Anthocyanen zurückzuführen ist (Bayer et al. 1966, Bazilevskaya und Sibireva 1950), kann noch nicht mit Sicherheit gesagt werden. Ähnliche Erscheinungen stellten Maljuga et al. (1959) bei *Papaver commutatum* auf einem an Cu und Mo reichen Boden in Armenien und Brooks (1972) bei *Leptospermum* über Cr-reichem Boden in Neuseeland fest.

Die Veränderungen in der Vegetation können für praktische Belange von großem Interesse sein. So werden in der UdSSR morphologische Veränderungen der Pflanzen, hauptsächlich Mißbildungen an Blättern und Blüten, mit Vorteil für die Erzprospektion

Tab. 11: Mineralstoffgehalte in den Blättern grüner und chlorotischer Pflanzen von *Agrostis tenuis* über zink- und bleireichen Böden von Blankenrode/D und des Elpetales/D. Werte in μg -Atom/g Trockensubstanz* (n. Mathys 1972)

	Zn	Cu	Pb	Cd	Mn	Fe	Ca	Mg	K
<i>Blankenrode</i>									
chlorotisch	6,5	0,21	0,44	0,01	0,32	2,1	239,0	90,9	241,0
grün	5,7	0,25	0,35	0,01	1,20	2,9	149,7	67,9	269,2
<i>Elpetal</i>									
chlorotisch	17,3	0,12	0,01	0,03	0,34	1,4	86,3	115,2	420,8
grün	6,6	0,15	0,01	0,01	0,90	1,4	90,3	78,8	545,6

Tab. 12: Schwermetallgehalte von Blättern der *Malcolmia cf. maritima* mit normaler (a) und veränderter (b) Blütenfarbe auf unterschiedlich schwermetallreichen Böden bei Lavrion/GR

	Schwermetallgehalt des Bodens unter		Schwermetall- gehalt der Blätter von	
	a (mg/kg)	b (mg/kg)	a (μg -Atom/g Trockensubstanz)	b
Zn	67 000	85 000	16,2	19,1
Cu	110	265	1,9	3,3
Pb	1960	2100	0,7	0,8

genutzt (Maljuga 1964). Über blei- und zinkreichen Böden des östlichen Sibiriens weisen *Artemisia palustre*, *Galium verum*, *Betula platyphylla* und *Ledum palustre* starke Stauchungen des Sproßsystems auf (Žbanova und Žbanov 1966). Über nickelreichen Böden im Bereich von Tuva sind die einzelnen Blütenkreise von *Alyssum biovulatum* reduziert (Maljuga und Petrunina 1961). Im Südrural zeigen chlorotische Zwergformen von *Pulsatilla patens* einen erhöhten Nickelgehalt des Bodens an (Maljuga 1964). Über kupfer-, blei- und zinkreichen Böden Armeniens sind neben morphologischen Veränderungen – Zerschlitzung der Petalen – anatomische Deformationen der Gefäße und Milchsaftröhren bei *Papaver macrostomum* (Abb. 5) festgestellt worden (Maljuga et al. 1959).

In Gegenwart von radioaktiven Schwer-

metallen ist nicht nur ein Effekt der Schwermetalle selbst auf die Vegetation zu beobachten, sondern von einer gewissen Strahlendosis ab geht auch von einer α -, β - oder bzw. und γ -Strahlung eine Langzeitwirkung auf die biologischen Systeme aus. Uran- und thoriumreiche Böden wirken aufgrund der Radiochemie des Urans und Thoriums gestaltverändernd auf die Pflanzen, wobei zwei Aspekte zu unterscheiden sind: die Strahlenwirkung der im Boden vorhandenen radioaktiven Elemente, deren höchste Dosis bisher mit 3,2 mR/h in Brasilien (Penna Franca et al. 1963, 1965) und mit 4,0 mR/h in Indien (Mistry et al. 1965) ermittelt wurde, und die Strahlenwirkung, die von den in die Pflanze aufgenommenen Isotopen ausgeht. Nach Nayar et al. (1970) scheint der Beitrag der absorbierten Radionuklide viel bedeutender für die Bildung biologischer Veränderungen zu sein als die Außenstrahlung allein, die von den natürlich radioaktiven Böden ausgeht. Über carnotit- und monazitreichen Böden Brasiliens, Polens, Rußlands, Indiens und Nordamerikas sind durch Strahlung bedingte imperfekte Blütenbildungen und Nanismen der Gesamtpflanzen bekannt geworden (Cannon 1960b, Nair 1961, Osburn 1961, Penna Franca et al. 1965, Skeen und Plummer 1966, Kovalskii et al. 1967, Sarosiek und Leonowicz-Babiokowa 1970): bei der Crucifere *Stanleya pinnata*, bei den Leguminosen *Crotalaria striata*, *Caragana laeta* und *Astragalus borodini*, bei der Compositengattung *Penstemon*, der Borraginacee *Symphytum officinale*

*) Bei der Beurteilung der Prozesse der Schwermetallaufnahme sowie der physiologischen Wirkung von Schwermetallen im pflanzlichen Metabolismus sind wegen der großen Unterschiede im Atomgewicht der diversen Schwermetalle nur Vergleiche auf Atom- bzw. Molekülbasis sinnvoll. Aus diesem Grunde wurde auf die sonst üblichen $\mu\text{g/g}$ (ppm)-Angaben verzichtet

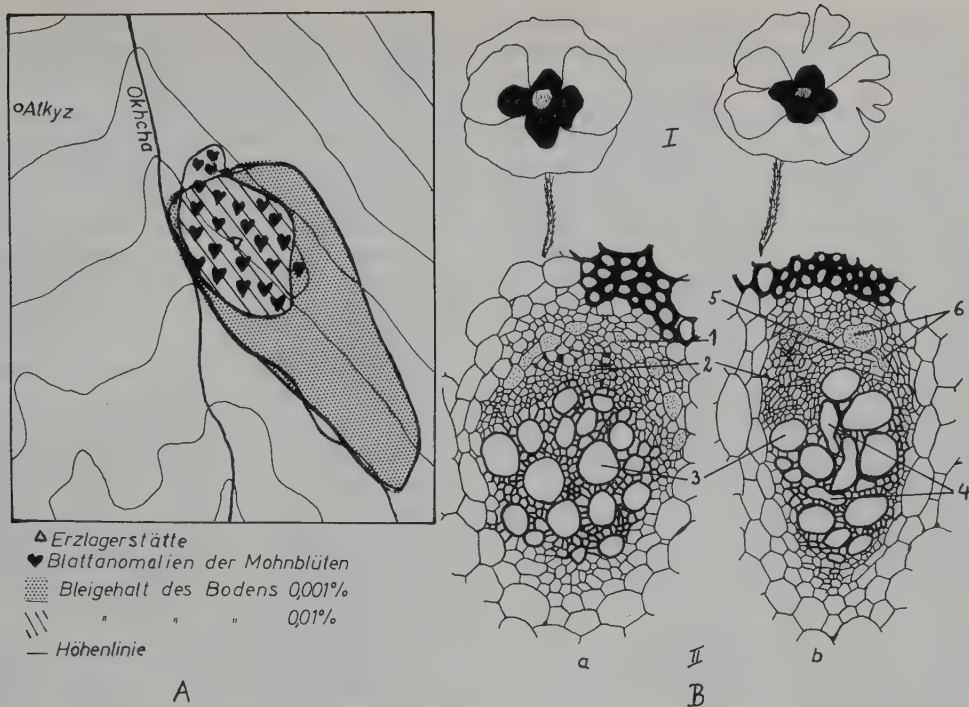


Abb. 5: Einfluss der Bleikonzentration des Bodens auf die Morphologie der Blüte (A, BI) und die Anatomie des Sprosses (BII) von *Papaver macrostomum*. a = Normalform; b = Anomalie. In BII: 1 = Milchsaftröhren, 2 = Phloem, 3 = intakte Gefäße, 4 = deformierte Gefäße, 5 = geschädigte Phloemzellen, 6 = deformierte Milchsaftröhren (n. Maljuga et al. 1959 zusammengestellt)

und der Onagracee *Epilobium angustifolium* (Shacklette 1964). Die Abhängigkeit der Organausbildung von der natürlichen Radioaktivität des Standortes haben Sarosiek und Leonowicz-Babiokowa (1970) besonders gründlich untersucht, wobei mit zunehmender Strahlendosis die Pflanzen kleiner wurden (Tab. 13). Doch treten diese Gestaltsveränderungen an Pflanzen nicht in allen Gebie-

ten mit hoher natürlicher Radioaktivität auf, wie die Arbeiten von Gopal-Ayengar und Mistry (1962), Mistry et al. (1965) sowie Whitehead und Brooks (1971) zeigen.

Stets weisen die Blätter die höchste Radioaktivität auf (Mistry et al. 1965). So besaß die Asclepiadacee *Calotropis gigantea* bei einer Oberflächenaktivität von 2,00 mR/h in den Blättern eine Alpha-Aktivität von 152,2 pCi/g

Tab. 13: Wirkung chronischer Gamma-Strahlung auf die Gestalt von *Symphytum officinale* über einem uranreichen Boden bei Pobiedna in den Sudeten/PL (n. Sarosiek und Leonowicz-Babiokowa 1970)

Strahlung mR/h	Rhizomlänge (cm)	Sproßhöhe (cm)	Zahl der blühenden Triebe	Zahl der Blüten je Trieb
0,85	16,7	0,0	0,0	0,0
0,55	35,5	36,2	3,0	15,6
0,45	31,6	35,5	3,0	14,0
0,24	57,9	60,6	5,0	18,3
0,20	57,5	47,3	4,5	14,0
0,01	79,5	84,7	11,9	30,4

Trockensubstanz, hingegen in den Blüten nur 19,4, im Stamm 2,1 und in den Wurzeln 3,2 pCi/g.

Im Gegensatz zu den Mißbildungen und Schädigungen einzelner Pflanzen zeigen die meisten Pflanzen schwermetallreicher Böden, die sog. «Schwermetallpflanzen» aber keine sichtbaren Beeinträchtigungen durch Schwermetalle, so daß sie offensichtlich mit den erhöhten Schwermetallangeboten im Boden fertig werden. Im folgenden werden unter «Schwermetallpflanzen» jene ökophysiologisch an den schwermetallreichen Boden angepaßten Populationen von Arten verstanden, die sich morphologisch keineswegs von den Populationen normalversorgter Böden unterscheiden müssen, aber können. Auf die weitere Problematik, insbesondere auf die taxonomische Fassung dieser Schwermetallpflanzen komme ich später zurück.

II. Mineralstoffhaushalt der Schwermetallpflanzen

1. Schwermetallgehalte und Schwermetallverteilung

Um die Ursachen für die höhere Schwermetallverträglichkeit der Schwermetallpflanzen zu erfassen, muß zunächst festgestellt werden, ob die Pflanzen schwermetallreicher Böden die Schwermetalle von der Ionenaufnahme auszuschließen vermögen. Schon Risse (1865) und Wirtgen (1865) konnten jedoch durch Aschenanalysen nachweisen, daß die Pflanzen schwermetallreicher Böden die Schwermetalle bei der Ionenaufnahme nicht ausschließen, sondern vielmehr durch hohe Schwermetallgehalte in ihren Organen gekennzeichnet sind. Die seither bekannt gewordenen Schwermetallanalysen von Pflanzen schwermetallreicher Böden sind vornehmlich an Flechten, Moosen und Angiospermen

durchgeführt worden. Die im folgenden angeführten Zahlen sollen darüber orientieren, in welch weiten Grenzen die Schwermetallgehalte der Pflanzen schwermetallreicher Standorte schwanken können, zumal exogene Faktoren, wie z. B. die Mannigfaltigkeit der chemischen Eigenschaften schwermetallreicher Böden, ebenso wie endogene Faktoren, wie z. B. die Kationenumtauschkapazität der Wurzeln, für die Schwermetallanreicherung von erheblicher Bedeutung sein können.

Algenvorkommen in bzw. auf schwermetallreichen Böden sind besonders aus den tropischen und subtropischen Gebieten Afrikas bekannt, wo die Cyanophyceen der Gattungen *Anabaena*, *Microcoleus*, *Nostoc*, *Phormidium*, *Scytonema*, *Oscillatoria* (Wild 1968), *Gelosiphon geniculatus* (Duvigneaud 1958) wie die Diatomee *Hantzschia* (Wild 1968) häufig krustige Überzüge auf dem sonst vegetationsarmen Schwermetallboden bilden. Auch in den kühlgemäßigten Zonen Europas und Amerikas wurden auf den Schwermetallböden Cyanophyceen und Chlorophyceen gefunden, die beträchtliche Mengen an Schwermetallen enthielten (Tab. 14). Durch histochemische Methoden mit äthanolischer Diphenylcarbazidlösung und dem McNary-Gemisch (McNary 1957) konnte sichergestellt werden, daß sich zumindestens das Zink in den untersuchten Cyanophyceen zum größten Teil in der Algenzelle und nicht in der Gallertscheide befindet.

Pilze sind auf schwermetallreichen Böden nur selten anzutreffen. Aus diesem Grund ist die Zahl der vorliegenden Analysenwerte klein. Demoulin et al. (1967) haben die Karpophoren von drei Gastromyceten eines Galmeibodens untersucht und dabei Zinkgehalte ermittelt, die sich nur bei *Lycoperdon spadiceum* mit 11,6–86,8 µg-Atom Zn/g Trockensubstanz von den Pilzen normalversorg-

Tab. 14: Schwermetallgehalte von Algen schwermetallreicher Substrate. Werte in µg-Atom/g Trockensubstanz. Originalbefunde bzw. *) nach Cannon 1955

Gattung (Art)	Fundort	Zn	Pb	Cd	Cu	Ni	Mn	Fe
<i>Phormidium</i> spec.	Copper King/RSR	39,6	32,6	nb	116,1	nb	nb	nb
<i>Gloeocapsa</i> spec.	Elpetal/D	102,1	1,6	0,2	0,3	0,2	3,3	82,6
<i>Ulothrix zonata</i>	Elpetal/D	97,3	5,0	0,5	1,5	2,5	42,0	1035,0
<i>Spirogyra</i> spec.	USA*)	44,3	31,8	nb	14,5	nb	nb	nb

Tab. 15: Schwermetallgehalte von Flechten schwermetallreicher Substrate. Werte in $\mu\text{g-Atom/g}$ Trockensubstanz. Originalbefunde bzw. nach ¹⁾ Lambinon et al. (1964), ²⁾ Noeske et al. (1970)

Art	Provenienz	Zn	Cu	Pb	Cd	Mn	Fe
<i>Krustenflechten:</i>							
<i>Diploschistes scruposus</i>	Eisleben/D	1330,0	29,4	8,8	1,0	173,5	140,0
	La Calamine/B ¹⁾	1428,0	—	—	—	—	—
<i>Acarospora sinopica</i>	Langelsheim/D	310,0	79,6	0,1	0,1	184,0	1090,0
<i>Acarospora smaragdula</i>	Sudmerberg/D ²⁾	5,5	3,3	2,0	—	—	146,0
<i>Lecanora bercynica</i>	Sudmerberg/D ²⁾	4,6	3,0	0,6	0,2	0,0	91,4
<i>Lecanora spec.</i>	Mazel/F	75,3	0,0	0,1	0,0	3,1	89,0
<i>Rhizocarpon oederi</i>	Langelsheim/D	46,0	20,0	0,4	0,1	27,1	84,0
	Weiberg/D	3,5	0,2	0,1	0,4	1,7	11,5
	Lead Hills/GB	9,3	6,6	0,3	0,1	0,7	113,0
<i>Blattflechten:</i>							
<i>Peltigera canina</i>	Elpetal/D	14,9	0,5	2,0	0,0	1,2	27,7
	Blankenrode/D	9,3	0,1	0,0	0,0	0,5	11,4
<i>Strauchflechten:</i>							
<i>Stereocaulon nanodes</i>	Pic d'Araillé/F	72,5	0,1	0,0	0,2	0,1	53,7
	Siebertal/D	12,2	6,5	6,5	0,0	4,9	376,8
	Elpetal/D	7,2	0,4	1,0	0,0	3,4	33,7
	Innerstetal/D	4,1	9,3	13,3	0,1	1,5	178,5
	Hochkönig/A	0,5	18,5	0,0	0,0	1,5	145,0
<i>Cladonia pyxidata</i>	Pierrefitte/F	52,8	0,0	0,1	0,2	0,7	26,3
	Schulenburg/D	9,7	4,7	0,9	0,0	1,9	21,4
	Marsberg/D	1,5	12,7	1,0	0,0	0,6	25,9
	Mazel/F	65,5	0,0	0,2	0,1	0,5	18,4
<i>Cladonia verticillata</i>	Elpetal/D	9,2	0,3	1,6	0,0	6,7	89,6
	Königshof/D	5,0	0,0	2,6	0,0	0,3	18,8
	Blankenrode/D	3,8	0,1	0,1	0,0	0,8	21,4
<i>Cladonia floerkeana</i>	Blankenrode/D	3,3	0,3	0,1	0,0	0,5	33,7
<i>Cladonia squamosa</i>	Marsberg/D	1,4	1,8	0,4	0,0	1,4	15,8
<i>Cetraria islandica</i>	Mazel/F	3,8	0,0	0,1	0,0	0,1	3,4
<i>Cornicularia aculeata</i>	Mazel/F	6,9	0,1	0,1	0,0	0,2	6,5
	Langelsheim/D	6,7	2,2	1,6	0,1	2,4	55,8

ter Böden (6,1 $\mu\text{g-Atom Zn/g}$) unterscheiden. Auf zink- und kupferhaltigem Substrat einer mittelalterlichen Schlackenhalde im Harzvorland bei Langelsheim konnte ich in den Fruchtkörpern derselben Art hingegen nur 2,6 $\mu\text{g-Atom Zn}$ und 5,2 $\mu\text{g-Atom Cu/g}$, in den Karpophoren einer *Galera*-Art jedoch 57,5 $\mu\text{g-Atom Zn}$ und 19,6 $\mu\text{g-Atom Cu/g}$ Trockenmasse nachweisen. Der Pb-Gehalt betrug nur 0,5 $\mu\text{g-Atom/g}$.

Unter den Flechten schwermetallreicher Substrate zeichnen sich vor allem Krustenflechten wegen des besonders innigen Kontaktes zum Substrat durch hohe Schwermetallkonzentrationen aus. So enthielt *Diploschistes scruposus* var. *bryophilus* auf Schlackenhalden in Belgien bis zu 1428 $\mu\text{g-Atom Zn}$, d. h. 9,34 % des Trockengewichtes (Lam-

binon et al. 1964). Wesentlich niedriger liegen die höchsten ermittelten Kupfergehalte von Krustenflechten (Tab. 15). *Acarospora sinopica*, eine charakteristische Flechte erzreicher Gesteine Mitteleuropas, enthielt auf schwermetallreichen Schlacken bei Langelsheim die höchste Kupferkonzentration mit 79,6 $\mu\text{g-Atom Cu/g}$ Trockenmasse. Von den Strauchflechten wachsen auf schwermetallreichen Gesteinen nur die *Stereocaulon*-Arten. Infolgedessen ist es nicht verwunderlich, daß der Schwermetallgehalt dieser Arten der höchste innerhalb dieser Formengruppe ist. Je nach dem Schwermetallgehalt der Gesteine schwankt die Schwermetallkonzentration von *Stereocaulon nanodes*: auf zinkreichen Schlacken bei Angleur/B enthielt die Flechte 134,8 $\mu\text{g-Atom Zn/g}$ (Lambinon et al. 1964), auf

Tab. 16: Eisen- und Zinkgehalt in verschiedenen Thallusbezirken von *Acarospora smaragdula* nach der Punktanalyse mit der Röntgen-Mikrosonde (n. Noeske et al. 1970)

	Impulse/min Fe	Zn
Kruste auf oberer Rindenschicht	47009	211
Obere Rindenschicht	570	731
Algenschicht	876	214
Mark	546	(20)
Untere Rindenschicht	4347	1068
Kruste auf unterer Rindenschicht	18891	211

kupferreichen Gesteinen des Hochkönigs/A 18,5 μg -Atom Cu/g Trockensubstanz. Aber auch die Schwermetallgehalte weiterer Strauchflechtengattungen über schwermetallreichem Boden sind erstaunlich hoch, vor allem diejenigen von *Cornicularia aculeata*, zumal diese Art nur einen spärlichen Kontakt zum Substrat hat. Für die nahverwandte *Cornicularia muricata* wurden über einem zink- und bleireichen Boden in England sogar 86,3 μg -Atom Zn und 58,2 μg -Atom Pb/g Trockenmasse festgestellt (Shimwell und Laurie 1972). Unter den Blattflechten wurden bisher nur Peltigera-Arten auf schwermetallreichem Boden angetroffen, die durch die vielen Rhizinen eng mit dem Substrat verbunden sind, was

sich in einem hohen Schwermetallgehalt widerspiegelt.

Bei den Flechten ist allerdings noch nicht endgültig geklärt, welcher der beiden Symbiosepartner die hohen Schwermetallmengen enthält. Durch histochemische Verfahren (Lange und Ziegler 1963) und durch Punktanalysen mit der Röntgen-Mikrosonde (Noeske et al. 1970) ist nachgewiesen, daß das Eisen vorwiegend in Krusten auf der Oberfläche der Flechtenthalli als auch in der unteren Rindenschicht lokalisiert ist, während das Zink vornehmlich in der unteren und oberen Rindenschicht in größeren Konzentrationen vorliegt (Tab. 16). Also enthält der Pilzpartner die meisten Schwermetalle; doch bleibt

Tab. 17: Schwermetallgehalte von Moosen schwermetallreicher Substrate. Werte in μg -Atom/g Trockensubstanz. Originalbefunde bzw. nach ¹⁾ Persson (1956), ²⁾ Shacklette (1967)

Art	Provenienz	Zn	Cu	Pb	Cd	Mn	Fe
<i>Weisia viridula</i>	Blankenrode/D	141,5	0,29	9,10	0,42	1,7	39,5
	Silberberg/D	150,5	1,08	3,88	0,25	8,4	158,8
	Elpetal/D	33,9	1,20	8,98	0,04	10,1	81,8
	Marsberg/D	2,4	5,70	1,17	0,00	6,1	51,9
<i>Homalothecium sericeum</i>	Elpetal/D	149,0	0,47	2,86	0,23	11,4	108,3
<i>Philonotis fontana</i>	Elpetal/D	105,9	0,38	3,85	0,11	2,6	23,6
<i>Bryum bimum</i>	Elpetal/D						
Gametophyt		387,5	0,25	2,44	0,22	3,7	35,0
Sporophyt		46,7	0,39	1,32	0,00	1,4	10,6
<i>Sphagnum fimbriatum</i>	Elpetal/D	0,9	0,03	0,14	0,12	7,0	10,3
„Kupfermoose“:							
<i>Diplophyllum albicans</i>	Couflens/F	1,0	0,28	0,00	0,00	0,3	269,6
<i>Marsupella emarginata</i>	Elpetal/D	1,1	1,04	0,00	0,00	0,5	368,0
<i>Merceya ligulata</i>	Elpetal/D	1,0	0,30	0,00	0,00	0,2	209,5
	Benasque/E	—	2,20	—	—	—	—
	Schwarzwand/A ¹⁾	—	6,60	—	—	—	—
<i>Mielichhoferia macrocarpa</i>	Alaska/USA ²⁾	2,4	2,42	0,01	—	5,6	13,8
<i>Platydictya jungermannioides</i>	Alaska/USA ²⁾	1,3	1,86	0,02	—	4,3	6,3

die Frage der intra- bzw. extrazellulären Lokalisation noch zu klären. Brown und Slingsby (1972) finden bei *Cladonia rangiformis* das gesamte Blei in der Zellwand des Pilzpartners lokalisiert. Andererseits ist eine extrazelluläre Ablagerung nicht auszuschließen, für die nicht nur die Eisenkrusten auf den Flechtenoberflächen der *Acarospora*-Arten, sondern auch das Auftreten extrazellulärer Kristalle in der Rindenschicht anderer Lichenen sprechen.

Der Gehalt der Moose an Schwermetallen kann über schwermetallreichem Boden ebenfalls recht erheblich sein. Macquinay und Ramaut (1960) geben für *Weisia viridula* (= *W. controversa*) auf einem 3,11 % Zink enthaltenden Boden in Plombières/B einen Zinkgehalt von 233 µg-Atom/g Trockensubstanz an und Shimwell et al. (1972) für *Bryum pseudotriquetrum* bei einer Zinkkonzentration des Bodens von nur 0,18 % den kaum niedrigeren Wert von 217 µg-Atom Zn/g. Aber auch auf anderen schwermetallreichen Böden weisen die Gametophyten der Moose hohe Schwermetall-, insbesondere Zink-, Eisen- und Bleikonzentrationen auf. Innerhalb der untersuchten Moose erreicht der Gametophyt von *Bryum bimum* mit 387,5 µg-Atom Zn/g das Maximum. Selbst der Sporophyt dieser Art enthält mit 46,7 µg-Atom Zn/g noch große Mengen dieses Elementes. Weitere Werte für Moose schwermetallreicher Böden sind in Tab. 17 zusammengestellt.

Demgegenüber sind die Kupfergehalte der sog. «Kupfermoose» aus den Gattungen *Mielichhoferia*, *Merceya*, *Drypotodon* u. a. (Persson 1948, 1956, Poelt 1955, Noguchi 1956, Thyssen et al. 1958, Schofield 1959, Shacklette 1961, 1965, 1967, Warnecke 1968, Brassard 1969, Hartmann 1969, Coker 1971) gering, da die höchsten Gehalte von *Merceya ligulata* bei 6,6 µg-Atom und von *Mielich-*

hoferia elongata bei 7,1 µg-Atom Cu/g Trockensubstanz liegen. Viele Standorte der «Kupfermoose» sind weniger durch einen außergewöhnlichen Gehalt an Kupfer, als vielmehr durch erhöhte Eisen- und Sulfatkonzentrationen und durch eine hohe Azidität (pH 2,1–4,1) des Substrates gekennzeichnet, die für die Ökologie der Arten von großer Bedeutung sein können (Martensson und Berggren 1954, Schatz 1956, Noguchi und Furata 1956, Hartman 1969, Nagano et al. 1969).

Von den Pteridophyten schwermetallreicher Böden liegen nur sehr wenige Werte vor die alle auf eine geringe Schwermetallaufnahme hin deuten (Tab. 18).

Über den Schwermetallgehalt in den Angiospermen schwermetallreicher Böden liegt eine Fülle von Analysendaten vor (u. a. Risse 1865, Wirtgen 1865, Robinson et al. 1947, Cannon 1952, Yamagata und Murakami 1958, Maquinay et al. 1960, Duvigneaud und Denaeyer 1963, Ernst 1965, 1972, Severne und Brooks 1972, Shimwell und Laurie 1972). Hier soll eine Übersicht für einige Standorte in Europa, Afrika und Australien gegeben werden, die gleichzeitig den Unterschieden in der Schwermetallzusammensetzung des Substrates Rechnung trägt (Tab. 19).

Ebenso wie bei den Kryptogamenschwankt der Schwermetallgehalt der Angiospermen schwermetallreicher Standorte in weiten Grenzen. Schon seit den Analysendaten von Risse (1865) ist bekannt, daß die höchsten Zinkgehalte in den Blättern von *Thlaspi alpestre* vorliegen, wobei eine Maximalkonzentration von 2,5 % (384 µg-Atom Zn/g Trockensubstanz) auf dem zinkreichen Boden in Grassington/GB festgestellt wurde. Ebenso hohe Konzentrationen werden vom Nickel erreicht: so enthält auf nickelreichen Serpen-

Tab. 18: Schwermetallgehalte von Schachtelhalmen und Farnen schwermetallreicher Böden (Werte in µg-Atom/g Trockensubstanz). Originalbefunde bzw. ¹⁾ n. Duvigneaud et al. 1963, ²⁾ n. Ritter-Studnicka et al. 1973

Art	Fundort	Zn	Cu	Pb	Cd	Mn	Fe	Ni
<i>Equisetum arvense</i>	Clausthal/D	13,4	0,2	0,2	0,03	0,6	0,1	0,01
<i>Asplenium adiantum nigrum serpentine</i>	Erbendorf/D	1,8	0,3	0,3	0,00	0,3	—	0,02
<i>Notholaena marantae</i>	Vardište/YU ²⁾	—	—	—	—	—	43,5	0,40
<i>Cheilanthes inaequalis</i>	Dikuluwe/CGO ¹⁾	—	1,4	—	—	—	—	—

tin Italiens die Crucifere *Alyssum bertolonii* 348 μg -Atom (Vergnano 1958), in Australien die Violacee *Hybanthus floribundus* 171 μg -Atom (Severne und Brooks 1972) und in Rhodesien die Composite *Dicoma niccolifera*

24,0 μg -Atom Ni/g Trockenmasse. Die höchsten Kupfergehalte wurden auf den Kupferböden Katangas in den Blättern der Labiate *Acrocephalus robertii* mit 40,9 μg -Atom (Duvigneaud und Denaeyer 1963) sowie auf den

Tab. 19: Schwermetallgehalte der Blätter von Schwermetallpflanzen und von einigen verwandten Formen, die auf normalversorgten Böden gedeihen. Originalbefunde bzw. nach ¹⁾ Nicolls et al. 1965, ²⁾ Cole et al. 1968. Werte in μg -Atom/g Trockensubstanz

Art	Fundort	Dominierendes Schwermetall im Boden				Schwermetallgehalt der Blätter			
		Zn	Pb	Cu	Ni	Zn	Pb	Cu	Ni
Europa:									
<i>Viola tricolor</i>	Münster/D	—	—	—	—	0,3	0,00	0,00	0,00
<i>Viola calaminaria</i>	Le Rocheux/B	+				25,7	0,19	1,18	0,00
<i>Viola calaminaria</i>	Blankenrode/D	+	+			18,5	0,09	0,40	0,00
<i>Silene cucubalus</i>	Brochterbeck/D	—	—	—	—	0,4	0,00	0,02	0,00
<i>Silene cucubalus</i>	Le Rocheux/B	+				27,0	0,37	0,08	0,00
<i>Silene cucubalus</i>	Blankenrode/D	+	+			23,3	0,17	0,44	0,00
<i>Silene cucubalus</i>	Langelsheim/D	+	+	+		35,2	0,94	0,71	0,0
<i>Silene cucubalus</i>	Könnern/D			+		0,6	0,00	5,88	0,0
<i>Silene cucubalus</i>	Kraubath/A				+	2,4	0,00	0,07	0,40
<i>Armeria maritima</i>									
var. <i>maritima</i>	Langeoog/D	—	—	—	—	0,4	0,00	0,03	0,0
var. <i>calaminaria</i>	Le Rocheux/B	+				15,8	0,17	0,94	0,0
var. <i>muelleri</i>	Pierrefitte/F	+	+			39,1	0,80	0,66	0,0
var. <i>balleri</i>	Langelsheim/D	+	+	+		30,1	0,24	1,81	0,0
var. <i>balleri</i>	Könnern/D			+		0,7	0,00	9,20	0,0
var. <i>serpentina</i>	Kraubath/A				+	1,3	0,00	0,41	1,1
<i>Minuartia verna</i>	Le Rocheux/B	+				55,9	0,25	1,73	0,0
<i>Minuartia verna</i>	Pierrefitte/F	+	+			59,3	3,23	0,47	0,0
<i>Minuartia verna</i>	Langelsheim/D	+	+	+		80,9	0,48	9,03	0,0
<i>Minuartia verna</i>	Könnern/D			+		2,2	0,00	16,18	0,0
<i>Thlaspi alpestre</i>	Le Rocheux/B	+				143,5	0,48	0,08	0,0
<i>Thlaspi alpestre</i>	Pierrefitte/F	+	+			207,7	2,70	0,63	0,0
<i>Thlaspi alpestre</i>	Grizedale/GB	+	+	+		84,0	1,62	1,41	0,0
Afrika:									
<i>Indigofera setiflora</i>	Makuti/RSR	—	—	—	—	0,2	0,00	0,02	0,0
<i>Indigofera setiflora</i>	Mick Mine/RSR	+	+			4,7	1,69	0,09	0,0
<i>Indigofera setiflora</i>	Silverside/RSR			+		0,5	0,00	1,04	0,0
<i>Indigofera setiflora</i>	Tipperary Claims/RSR				+	0,2	0,00	0,45	7,1
<i>Indigofera dyeri</i>	Copper King/RSR	+	+	+		16,4	1,96	14,00	0,0
<i>Becium homblei</i>	Mick Mine/RSR	+	+			1,6	0,15	0,37	0,0
<i>Becium homblei</i>	Silverside/RSR			+		1,3	0,00	2,28	0,0
<i>Becium homblei</i>	Tipperary Claims/RSR				+	0,2	0,00	0,38	2,9
<i>Fimbristylis exilis</i>	Copper King/RSR	+	+	+		7,5	1,32	6,60	0,0
Australien:									
<i>Fimbristylis schultzei</i>	Bulman ²⁾	+	+	+		22,1	2,48	0,03	0,0
<i>Polycarpaea glabra</i>	Dugald ¹⁾	+				29,7	0,05	0,06	—
<i>Polycarpaea glabra</i>	Dugald ¹⁾			+		0,2	0,02	0,47	—
<i>Polycarpaea synandra</i>	Bulman ²⁾	+	+	+		106,2	5,05	0,06	—
<i>Gomphrena canescens</i>	Bulman ¹⁾	+	+	+		137,9	1,95	0,03	—

Tab. 20: Organspezifität der Schwermetallgehalte ($\mu\text{g-Atom/g}$ Trockensubstanz) einiger Schwermetallpflanzen bei Le Rocheux/B (a) und Langelsheim/D (b)

Organ	<i>Thlaspi alpestre</i>	<i>Silene cucubalus</i>		<i>Minuartia verna</i>		<i>Armeria maritima</i>	
	a	a	b	a	b	a	b
Zn Blätter	147,2	27,8	36,1	56,4	83,0	16,2	30,9
Sproß	48,5	10,2	44,5	76,8	88,7	4,6	17,3
Wurzel	58,0	30,8	34,5	34,5	69,4	63,0	82,0
Cu Blätter	0,08	0,08	0,71	1,73	9,04	0,90	1,81
Sproß	0,03	0,06	0,28	0,58	9,90	0,44	0,71
Wurzel	0,05	0,16	0,90	2,44	12,59	1,15	2,04
Pb Blätter	0,48	0,37	0,92	0,25	0,48	0,17	0,24
Sproß	0,92	0,19	0,42	1,20	1,16	0,10	0,06
Wurzel	0,68	0,29	0,77	0,48	1,30	0,77	2,59

kupferreichen Böden des östlichen Harzvorlandes/D in der Caryophyllacee *Minuartia verna* mit 16,2 $\mu\text{g-Atom Cu/g}$ analysiert. Stets liegen die Kupferkonzentrationen erheblich unter den Zinkgehalten, selbst bei gleich hohen pflanzenverfügbaren Schwermetallmengen im Boden, was nicht allein auf den Zink-Kupfer-Antagonismus, sondern auch auf die unterschiedliche Bindungsform des Kupfers in der Bodenlösung zurückzuführen sein dürfte. In ähnlicher Höhe wie das Kupfer bewegen sich auch die Maximalkonzentrationen von Kobalt, Blei, Arsen, Vanadium, Uran u. a. Folgende Höchstwerte wurden bisher gefunden: 25,5 $\mu\text{g-Atom Co/g}$ in der Labiate *Acrocephalus robertii* bei Kasompi/CGO (Duvigneaud und Denaeys 1960); 55 $\mu\text{g-Atom Pb/g}$ in den Blättern von *Minuartia verna* bei Kosovska Mitrovica/YU; 13 $\mu\text{g-Atom As/g}$ in *Pseudotsuga menziesii* in Canada (Warren et al. 1964); 3,1 $\mu\text{g-Atom U/g}$ in den Wurzeln der Chenopodiaceae *Sarcobatus vermiculatus* in Wamsutter/USA (Cannon 1952).

Das Auftreten der jeweils maximalen Schwermetallkonzentrationen ist nicht nur art-, sondern auch organspezifisch (Tab. 20). So enthält z. B. *Thlaspi alpestre* die höchsten Zinkmengen in den Blättern, während diese bei *Minuartia verna* in den stark verholzten Sprossen vorliegen. *Armeria maritima* hingegen weist die höchsten Zinkwerte in der mächtig entwickelten Hauptwurzel auf. Doch spielen in allen Fällen die Bodenfaktoren eine erhebliche Rolle, wie der Vergleich der Zinkkonzentrationen gleichaltriger Pflanzen der Vorkommen von Le Rocheux (a) und Langelsheim (b) lehrt.

Weiterhin hängt der Schwermetallgehalt der Organe stark vom Entwicklungszustand der Pflanzen ab (Ernst 1964). Er steigt im allgemeinen mit dem Alter der Organe an (Tab. 21), so daß alte Gewebe stets die höchsten Schwermetallkonzentrationen aufweisen.

Innerhalb der einzelnen Organe sind wiederum Unterschiede im Schwermetallgehalt der Gewebe festzustellen. Als Beispiel sind

Tab. 21: Zinkgehalt ($\mu\text{g-Atom Zn/g}$ Trockensubstanz) einiger Organe von *Silene cucubalus* während der Vegetationsperiode auf dem zinkreichen Boden von Blankenrode/D

physiologischer Zustand: Probenentnahme am:	Austrieb 15. 5.	Blütezeit 14. 6.	Samenreife 5. 8.
obere drei Blattpaare	4,9	23,9	46,0
restliche Blattpaare	7,2	37,2	75,5
obere drei Internodien	—	8,0	9,8
restliche Internodien	10,4	11,0	14,6

Tab. 22: Gewebsspezifische Zinkverteilung bei *Silene cucubalus* und *Armeria maritima halleri* von einem Schwermetallboden bei Langelsheim/D (μg -Atom Zn/g Trockensubstanz)

Organ	Gewebe	<i>Silene cucubalus</i>	<i>Armeria maritima</i>
Wurzel	Periderm	42,8	31,8
	Rinde und Phloem	28,8	31,5
	Xylem	15,4	20,2
Sproß	Epidermis und Rinde	19,5	—
	Xylem	16,6	—

hier Untersuchungen an Wurzeln und Sprossen von *Silene cucubalus* und *Armeria maritima halleri* angeführt (Tab. 22). Bei beiden Arten konnte eine hohe Gewebsspezifität der Zinkspeicherung nachgewiesen werden. In den Wurzeln lagen die höchsten Zinkkonzentrationen im Periderm vor; aber auch im Rindenparenchym und im Phloem, die präparativ nicht sauber zu trennen waren, sind erhebliche Zinkmengen enthalten, die dann im dazugehörigen Xylem um etwa die Hälfte vermindert sind. Hingegen konnten in den Sprossen von *Silene cucubalus* zwischen Leitgewebe und dem Rindengewebe einschließlich der Epidermis keine nennenswerten Differenzierungen im Zinkgehalt festgestellt werden.

Ähnliche Verteilungsverhältnisse wurden in den Wurzeln von *Dicoma niccolifera* und *Indigofera setiflora* auf afrikanischen Schwermetallböden für die Schwermetalle Kupfer, Zink, Blei, Nickel und Chrom gefunden (Ernst 1972a).

Eine besondere Beachtung verdient der Schwermetallgehalt der Samen, da sich hierin schon eine gewisse Anpassung des Embryos an den künftigen Standort andeuten kann. Im

Samen von Pflanzen schwermetallreicher Böden konnte lediglich das Zink in größeren Konzentrationen nachgewiesen werden: Die Gehalte schwankten je nach Art und Provenienz zwischen 1,22 und 10,40 μg -Atom/g Trockensubstanz (Tab. 23). Dabei zeigt sich die Tendenz, daß Pflanzen mit hohen Zinkkonzentrationen in den Blättern und Sprossen auch höhere Werte im Embryo aufweisen. Trotz der relativ hohen Zinkkonzentrationen der Samen von *Minuartia verna*, *Thlaspi alpestre* und *Armeria maritima bottendorfsensis* liegt die absolute Zinkmenge je Samen wegen ihrer Kleinheit stets unter 0,5 μg Zn!

2. Physiologische Untersuchungen zur Schwermetallaufnahme

Es gilt nun festzustellen, auf welche Weise die Pflanzen schwermetallreicher Böden mit dem Schwermetallangebot des Nährsubstrates fertig werden; d. h. haben die Schwermetallpflanzen eine Möglichkeit, die Schwermetallaufnahme im Vergleich zu den Pflanzen der mit Schwermetallen normalversorgten Böden auf ein Minimum zu reduzieren und/oder sind sie gegen die aufgenommenen Schwermetalle

Tab. 23: Samengewicht und Zinkkonzentration im vollständigen Samen, in der Testa und im Embryo einiger Schwermetallpflanzen

Art	Provenienz	Gewicht je 100 Samen (mg)	Zinkkonzentration		
			Same	Testa	Embryo
			(μg -Atom Zn/g Tr. S.)		
<i>Minuartia verna</i>	Blankenrode/D	5,2	10,40	—	—
<i>Viola calaminaria</i>	Blankenrode/D	41,8	1,38	—	—
<i>Thlaspi alpestre</i>	Blankenrode/D	42,8	7,97	11,30	5,82
<i>Silene cucubalus</i>	Blankenrode/D	78,6	2,07	2,30	0,92
<i>Armeria maritima halleri</i>	Langelsheim/D	67,0	4,49	8,20	1,84
<i>Armeria maritima muelleri</i>	Pierrefitte/F	90,0	1,22	—	—
<i>Armeria maritima bottendorfsensis</i>	Bottendorf/D	90,1	7,35	—	—

Tab. 24: Kationenumtauschkapazität der Feinwurzeln von *Agrostis tenuis* (n. Mathys 1972) und *Silene cucubalus* verschiedener Provenienz (Werte in mval/100 g trockene Wurzeln) aus zinksulfathaltiger Lösung

Population	0.001 mmol Zn	0.1 mmol Zn	0.2 mmol Zn
<i>Agrostis tenuis</i>			
„Weiberg“ (Kontrolle)	12,0 ± 1,4	12,4 ± 0,5	12,6 ± 1,0
„Blankenrode“ (Zn)	12,0 ± 1,2	12,3 ± 1,0	12,6 ± 0,8
„Marsberg“ (Cu)	10,6 ± 0,9	12,0 ± 0,9	12,3 ± 1,2
<i>Silene cucubalus</i>			
„Solnhofen“ (Kontrolle)	30,9 ± 1,2	31,7 ± 1,8	—
„Blankenrode“ (Zn)	28,3 ± 1,6	28,5 ± 1,3	—
„Marsberg“ (Cu)	29,2 ± 1,0	29,1 ± 0,7	—
„Imsbach“ (Cu, Zn)	20,3 ± 0,5	20,3 ± 1,2	—

resistent? Eine Einschränkung der Schwermetallaufnahme ist denkbar. Sie führt auf die allgemeinen Prozesse der Mikronährstoffaufnahme zurück. Es gilt als gesichert, daß die Aufnahme der essentiellen Schwermetalle in zwei Phasen verläuft:

1. die Aufnahme in den freien Raum (AFS) der Zellwände durch physikochemische Prozesse (für Zn, Cu, Mn: Broda 1965, Pickering und Puia 1969, Rathsack und Sachert 1969, Bowen 1969, Ponta und Broda 1970, Joseph et al. 1971, Epstein 1972),
2. die Aufnahme in das Innere der Zelle in aktiver oder passiver Form.

Der Ablauf dieses letzten Prozesses ist umstritten. Broda (1965) und Rathore et al. (1970) erbringen Beweise für eine rein passive Aufnahme der Schwermetalle, während Schmid et al. (1965), Wallace (1966), Bowen (1969), Pickering und Puia (1969) sowie Matzku und Broda (1970) für eine aktive, metabolisch ge-

steuerte Aufnahme plädieren, die nach Bowen (1969) an die oxydative Phosphorylierung gekoppelt ist. Dazu werden die energieverbrauchenden selektiven Ionenaufnahmeprozesse wie bei den Makronährstoffen durch spezifische Carriersysteme (Epstein 1972), durch spezifische Auswahleigenschaften der Plasmamembranen (Jacobson et al. 1961, Waisel 1962) oder durch die Gegenwart spezifischer Adsorptionsstellen (Bowen 1969) bedingt.

Eine Einschränkung der Schwermetallaufnahme in den freien Raum ist durch eine Verminderung der Kationenumtauschkapazität (CEC) der Wurzeln möglich; denn die CEC der Wurzeln ist ein genetisch fixiertes, dominant vererbbares Merkmal (Mouat 1962, Chirajeevi Rao et al. 1967, Ernst 1972b), das nur geringfügig durch das Substrat modifiziert werden kann (Tab. 24, Crooke 1958, Mathys 1972).

Eine niedrige CEC, die eine verminderte Aufnahme mehrwertiger Ionen zur Folge

Tab. 25: Zink- und Kupferaufnahme (µg-Atom Schwermetall/g Wurzeltrockenmasse) aus äquimolaren zink- und/oder kupferhaltigen Nährlösungen durch diverse Ökotypen von *Silene cucubalus* (n. Ernst 1972b)

Schwermetallgehalt der Nährlösung (mmol)	Normalform „Solnhofen“		Zinkökotyp „Blankenrode“		Kupferökotyp „Marsberg“		Zn-Cu-Ökotyp „Imsbach“	
	Zn	Cu	Zn	Cu	Zn	Cu	Zn	Cu
0,1 mmol Zn	112	—	138	—	131	—	55,0	—
0,1 mmol Cu	—	72,5	—	58,0	—	130	—	44,0
0,1 mmol Zn + 0,1 mmol Cu	211	170	110	88,9	96,5	96,1	68,5	50,2

Tab. 26: Wirkung unterschiedlicher Phosphatgaben bei gleichem Zinkgehalt der Nährlösung (0,61 mmol Zn/l als Zinksulfat) auf die Zinkverteilung und die Gesamtaufnahme von Zink und Phosphat bei *Thlaspi alpestre*. Zinkwerte als µg-Atom/g Trockensubstanz, Phosphatwerte als % P (n. Ernst 1968 verändert)

	Phosphatkonzentration der Nährlösung (mg P/l)							
	8		16		32		64	
	Zn	P	Zn	P	Zn	P	Zn	P
Blattlamina	179,8	0,22	144,2	0,21	110,5	0,26	58,8	0,30
Blattstiel	76,0	0,29	43,1	0,33	22,2	0,51	14,3	0,45
Sproß	58,6	0,45	34,4	0,44	33,7	0,66	18,2	0,73
Wurzel	112,1	0,47	274,0	0,34	454,5	2,30	845,0	3,04
Gesamtaufnahme je Pflanze (mg)	8,98	3,40	10,82	3,55	10,12	4,60	10,20	4,80

haben kann, könnte das Resistenzverhalten stark positiv beeinflussen (Vose und Randell 1962); es ist bisher allerdings nur bei zwei Populationen von *Silene cucubalus* (Imsbach/D, Hochkönig/A) gefunden worden (vgl. Tab. 24). In diesen Populationen hatte die verringerte Kationenumtauschkapazität der Wurzeln tatsächlich eine Einschränkung der Schwermetallaufnahme zur Folge (Tab. 25). Hingegen ist bei annähernd gleicher Kationenumtauschkapazität der Wurzeln die Zink- und Kupferaufnahme fast gleich, was ein aktives Selektionsvermögen und damit Unterschiede in der aktiven Schwermetallaufnahme zwischen Pflanzen von Schwermetallböden und Normalböden ausschließt.

Bei gleichzeitigem Angebot von äquimolaren zink- und kupferhaltigen Nährlösungen ist die Aufnahme des Zinks stets größer als diejenige des Kupfers; das gilt sowohl für

Schwermetallpflanzen als auch für Pflanzen normalversorgter Böden (vgl. Dunne 1956, Malavolta et al. 1956, Hawf und Schmid 1967, Bowen 1969). Die kompetitive Hemmung kann als Konkurrenz um denselben Carrier bei der aktiven Ionenaufnahme gedeutet werden. Darüber hinaus wird die Höhe der Schwermetallaufnahme durch die vorhandene Menge anderer Kationen wie z. B. Calcium, Kadmium und Nickel mitbestimmt (Broda und Findenegg 1966, Baker 1974).

Unter den Anionen soll ein steigendes Phosphatangebot im Nährmedium die Aufnahme der Schwermetalle beeinträchtigen (Rogers und Wu 1948, Loneragan 1951), doch dürften diese Befunde eher auf Reaktionen im Substrat als auf Aufnahmeprozesse zurückzuführen sein. Für eine Zinkökotype von *Thlaspi alpestre* konnte eine solch negative Relation nicht gefunden werden (Tab. 26,

Tab. 27: Zinkaufnahme von *Silene cucubalus* (Population von Blankenrode) in Abhängigkeit von der Art des verwendeten Zinksalzes und der Zinkgabe. Zinkquellen: a = ZnSO₄, b = Na₂ZnEDTA. Versuchsdauer 90 Tage (n. Ernst 1968a)

Zinkgehalt der Nährlösung (mmol)	Zinkaufnahme (µg-Atom/g Wurzel-trockenmasse)	Zinkkonzentration Sproß (µg-Atom/g Tr. Subst.)	Wurzel
0,0	5,32	0,64	2,24
0,15 a	221,5	8,89	172,0
b	33,4	2,40	15,2
0,76 a	309,0	43,00	221,0
b	62,6	3,93	32,2
1,15 a	1182,0	121,50	203,8
b	74,1	6,35	40,2
1,52 b	161,8	10,83	59,9

Tab. 28: Einfluß der Zinkgabe auf die Rate der Kationen- und Anionenabsorption durch *Festuca ovina* nach 90-tägiger Kulturdauer (n. Ernst 1972) und durch *Agrostis tenuis* nach 33-tägiger Kultur (n. Mathys 1972). Das Saatgut beider Arten stammt vom zinkreichen Boden in Blankenrode/D

	Zinkgehalt der Nährlösung (µmol)	Absorptionsrate (µg-Atom/g Wurzeltrockenmasse)									
		Zn	Fe	Mn	Ca	Mg	K	Na	Σ Kationen	P	S
<i>Festuca ovina</i>	0,01	3	52	79	1462	875	4655	887	8013	1340	1392
	30,0	23	34	29	1625	1277	3318	945	7251	819	1232
	75,0	73	54	40	1848	1000	3034	1695	7744	1138	1690
	150,0	172	42	48	2115	800	4605	1452	9234	1382	2080
<i>Agrostis tenuis</i>	1,0	7	190	44	517	452	2976	267	4453	1096	—
	50,0	51	221	47	771	595	3316	323	5324	1093	—
	200,0	94	210	34	788	481	3462	295	5365	1126	—
	800,0	257	240	19	870	537	3293	353	5568	1372	—

vgl. auch Viets et al. 1953, Boawn et al. 1954). Allerdings wirken sich unterschiedliche Phosphatgaben auf die Konzentration des Zinks in den einzelnen Pflanzenorganen aus, indem die höchsten Zinkkonzentrationen bei mittleren und hohen Phosphatgaben in den Wurzeln, bei niedrigen hingegen in den Blättern festzustellen sind. Nach Burleson und Page (1967) wird mit höheren Phosphatgaben die Zinkbeweglichkeit in den Leitbahnen der Pflanzen herabgesetzt.

Weiterhin wird die Schwermetallaufnahme der Pflanzen in starkem Maß von der Art der gebotenen Schwermetallsalze beeinflusst. Schwermetallpflanzen nehmen aus zinksulfathaltigen Nährlösungen größere Mengen an Zink auf als aus zinkchelathaltigen. Die bevorzugte Aufnahme aus ionogenen Zinklösungen gilt für alle untersuchten Konzentrationsstufen (Ernst 1968a), wie aus Tab. 27 zu entnehmen ist. Von Bedeutung kann dabei eine Konkurrenz zwischen den im Nährmedium und den in den Pflanzenwurzeln vorliegenden Chelaten um die verfügbaren Metallionen sein (Brown et al. 1960, Höfner 1968), wobei es auf das jeweilige Verhältnis zwischen den Konzentrationen von Metallion und Liganden und auf die Anwesenheit weiterer Metallionen ankommt. Dieser Prozeß erhält insofern Gewicht, als in der Bodenlösung schwermetallreicher Böden Kupfer, Nickel und Blei zum größten Teil, Zink zwischen 0 % und 90 % in organischer Bindung vorliegen (vgl. Tab. 7). Hieraus läßt sich der häufig geringe Kupfergehalt von Pflanzen kupferreicher Böden verstehen.

Neben den Effekten anderer Ionen auf die Schwermetallaufnahme beeinflussen aber auch die Schwermetalle ihrerseits die Aufnahme und Verteilung anderer Nährstoffe. So wird mit steigenden Zinkgaben im Nährmedium nicht nur die Zink-, sondern auch die Calciumabsorption erhöht (Ernst 1972, Mathys 1972) und die gesamte Anionenaufnahme vermehrt (Tab. 28).

Aus all diesen Versuchen wird deutlich, daß die Schwermetallaufnahme zwar durch viele Faktoren beeinflusst wird, daß aber in dieser Hinsicht keine generellen Differenzierungen zwischen Pflanzen normalversorgter und schwermetallreicher Böden vorhanden sind. Die beträchtlichen Unterschiede in den Reaktionen der verschiedenen Populationen und Arten auf Schwermetalle müssen daher in anderen physiologischen Prozessen gesucht werden.

3. Schwermetallresistenz

a) Keimung und Schwermetallresistenz

Schon der keimende Same wird auf Schwermetallböden mit größeren Schwermetallkonzentrationen konfrontiert. Inwieweit werden dabei schon Unterschiede im Resistenzverhalten von Arten und Populationen manifest? Läßt man Samen diverser Ökotypen, z. B. von *Armeria maritima* in verschiedenen salzhaltigen Medien keimen, so ergibt sich für die Keimungs- und Überlebensrate folgendes Bild (Tab. 29): Je nach ihrer Provenienz reagieren die einzelnen Populationen recht spezifisch. Dabei werden

durch die Art des Anions – Chlorid oder Sulfat – hinsichtlich der Keimfähigkeit und Überlebensrate weit geringere Wirkungen erzielt als durch die verwendeten Kationen, wenn Kupfer-, Zink- und Natriumsalze verglichen werden. Von allen Ökotypen – Kochsalz-, Serpentin- und Schwermetall- (Kupfer-Zink-)Ökotypen – werden höhere Konzentrationen von Natriumsalzen (0,02 bis 0,04 mol) vergleichsweise gut vertragen. Demgegenüber unterscheiden sich die Populationen in der Schwermetallverträglichkeit, die für die Serpentinökotype (Provenienz: Kraubath in der Steiermark/A) und die Kupfer-Zinkökotype (Langelsheim/D) – von einigen Abweichungen in der Zinkchloridreihe abgesehen – signifikant größer ist als für die Kochsalzökotype (List/Sylt/D, vgl. Baker 1974).

Die Serpentinböden von Kraubath zeichnen sich bei geringem Kupfer-, Zink-, Blei-, Kobalt- und Chromgehalt (140 mg Zn, 90 mg Cu, 100 mg Pb, 200 mg Co, 70 mg Cr/kg Boden) durch einen erhöhten Nickelgehalt (1160 mg Ni/kg) aus. Der Wattboden

von Sylt ist mit Schwermetallen normal versorgt, während der Boden von Langelsheim reich an Zink, Kupfer und Blei ist (15200 mg Zn, 4500 mg Cu, 5800 mg Pb/kg Boden). Während die Population von List nur eine geringe Schwermetallverträglichkeit zeigt, weisen beide Populationen von Schwermetallböden eine höhere Resistenz gegen Kupfer und Zink auf. Seit den Untersuchungen von Jowett (1964), Gregory und Bradshaw (1965) und Ernst (1972a) ist bekannt, daß Zinkökotypen von *Agrostis tenuis* und *Indigofera setiflora* stets eine hohe Verträglichkeit gegenüber Nickelsalzen und vice versa besitzen. Die erhöhte Zinkverträglichkeit der untersuchten *Armeria*-Population von Kraubath kann dafür eine weitere Bestätigung sein. Außerdem scheint mit der erhöhten Schwermetallresistenz der Schwermetallökotypen eine hohe Kochsalzresistenz der Keimlinge gekoppelt zu sein, was vielleicht ein Hinweis auf die Abstammung der Schwermetallökotypen von Meeres- und nicht von Hochgebirgsformen ist (vgl. Lefebvre 1968, 1974).

Aus diesem Versuch könnte im Sinne von

Tab. 29: Einfluß verschiedener Kationen und Anionen auf die Überlebensrate (%) von *Armeria maritima*-Ökotypen bei unterschiedlichen Salzkonzentrationen des Nährmediums. Die Kontrollreihe mit 1/20-Shive'scher Nährlösung wurde gleich 100 % gesetzt

Salz	Ökotyp	0,00004	0,0004	0,004	0,02	0,04	0,2 mol
Na ₂ SO ₄	Kochsalz	100,0	100,0	100,0	100,0	57,2	56,1
	Serpentin	100,0	100,0	100,0	76,2	45,1	—
	Schwermetall	100,0	100,0	100,0	64,8	63,9	—
NaCl	Kochsalz	95,4	97,3	97,8	86,4	41,3	35,2
	Serpentin	100,0	91,7	90,5	88,9	76,7	0,0
	Schwermetall	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	—
ZnSO ₄	Kochsalz	100,0	79,4	15,2	1,1	0,0	0,0
	Serpentin	100,0	97,1	88,2	42,9	6,6	0,0
	Schwermetall	100,0	100,0	96,8	14,0	4,0	0,0
ZnCl ₂	Kochsalz	100,0	80,6	22,1	6,4	2,1	0,0
	Serpentin	100,0	96,5	83,4	2,8	0,0	0,0
	Schwermetall	100,0	100,0	96,8	14,0	4,0	0,0
CuSO ₄	Kochsalz	76,1	21,4	0,0	0,0	0,0	0,0
	Serpentin	95,0	57,2	0,0	0,0	0,0	0,0
	Schwermetall	100,0	57,8	0,0	0,0	0,0	0,0
CuCl ₂	Kochsalz	93,3	3,4	0,0	0,0	0,0	0,0
	Serpentin	100,0	40,0	9,1	0,0	0,0	0,0
	Schwermetall	99,4	37,8	1,2	0,0	0,0	0,0

Tab. 30: Überlebensrate gekeimter Samen von Normalformen («Brochterbeck»), Zinkökotypen («Blankenrode») und Kupferökotypen («Marsberg») von *Silene cucubalus* bei gestaffelten Zinkgaben bezogen auf die Zahl gekeimter Samen.

	Überlebensrate (%) bei					
	0,00004	0,0004	0,004	0,02	0,04	0,08 mol ZnSO ₄
Normalform	97,4	84,7	17,2	2,8	0,0	0,0
Zinkökotyp	98,7	99,6	83,6	24,1	17,4	1,2
Kupferökotyp	97,9	96,5	81,0	7,3	1,2	0,0

Repp (1963) geschlossen werden, daß Pflanzen mit einer Resistenz gegen physiologisch sehr toxische Schwermetalle wie z. B. Kupfer und Nickel eine Resistenz ebenfalls gegen die weniger toxischen Mineralsalze besitzen. Um eine erste Klärung der Frage nach einer allgemeinen Schwermetallresistenz der Keimpflanzen durchzuführen, wurden Populationen von *Silene cucubalus* mit steigenden Zinkgehalten des Nährmediums konfrontiert (Tab. 30). Die Toleranzamplitude gegenüber Zinklösungen ist bei Keimlingen aus Saatgut von Pflanzen normalversorgter Böden im Gegensatz zu demjenigen von schwermetallreichen Böden gering. Darüber hinaus ist aber innerhalb der Schwermetallökotypen eine Differenzierung erkennbar, indem die Zinkökotypen, und nicht wie bei einer allgemeinen Schwermetallresistenz zu erwarten, die Kupferökotypen eine höhere Überlebensrate in zinkhaltiger Nährlösung zeigen.

Ein Vergleich der Überlebensraten von verschiedenen Schwermetallpflanzen zeigt, daß die Höhe der von den Keimpflanzen ertragenen Zinkkonzentrationen artspezifischen Eigenschaften zuzuschreiben ist (Tab. 31). Die Überlebensrate ist bei niedrigen Zinkkonzentrationen bei allen Arten optimal und erreicht selbst in 0,008 molaren Lösungen noch eine beträchtliche Höhe, nimmt dann aber zu noch höheren Konzentrationen hin

mit Ausnahme von *Thlaspi alpestre* erheblich ab. Zu ähnlichen Befunden führten auch die Keimversuche an *Thlaspi alpestre* in zinkhaltigen Medien durch Melotte und Ramaut (1970) und an *Mimulus guttatus* in kupferhaltigem Keimsubstrat durch Allen und Sheppard (1971). Insgesamt werden zwar Schwierigkeiten deutlich, die selbst Schwermetallökotypen bei der Besiedlung schwermetallreicher Böden zu überwinden haben; doch ist unter Berücksichtigung der pflanzenverfügbaren Schwermetallmengen des Standortes eine gewisse Chance zur Art- bzw. Populationserhaltung immer gegeben.

b) Schwermetallresistenz adulter Pflanzen

Verfolgt man die weitere Entwicklung der Schwermetallpflanzen, so nimmt die Schwermetallverträglichkeit der Schwermetallökotypen gegenüber den Normalformen ständig zu. Wenn man die Stoffproduktion als Maßstab wählt, so ist sie stets zu höheren, populationspezifischen Schwermetallkonzentrationen verschoben (Tab. 32) (Baumeister und Burghardt 1956, Wachsmann 1959, Bröker 1963, Antonovics et al. 1967, Ernst 1972b). Doch bleibt der fördernde Einfluß der Schwermetalle auf kleine Konzentrationsspannen beschränkt; alle über diese Optima hinausgehenden Schwermetallgaben wirken auch auf die Stoffproduktion der Schwer-

Tab. 31: Überlebensrate gekeimter Samen von Schwermetallpflanzen bei gestaffelten Zinkgaben. Kontrollversuch mit 0.000015 mol ZnSO₄ wurde 100 % gesetzt

	Überlebensrate bei				
	0,0008	0,0015	0,008	0,015	0,15mol ZnSO ₄
<i>Thlaspi alpestre</i>	99,7	94,7	88,1	75,0	21,1
<i>Silene cucubalus</i>	99,6	94,4	72,4	12,2	6,3
<i>Minuartia verna</i>	100,0	93,8	39,7	7,8	7,5
<i>Viola calaminaria</i>	99,1	97,8	84,7	6,7	0,0

Tab. 32: Stoffproduktion (g Trockengewicht/Pflanze) von Populationen der *Silene cucubalus* in Abhängigkeit von der Schwermetallkonzentration des Mediums nach vierwöchiger Wasserkultur. + bedeutet bei Versuchsende abgestorben, Zn = Zinksulfatdüngung, Cu = Kupfersulfatdüngung

Konzentration im Nährmedium (mmol/l)	«Solnhofen»		«Blankenrode»		«Marsberg»		«Imsbach»	
Cu bzw. Zn	Zn	Cu	Zn	Cu	Zn	Cu	Zn	Cu
0,0	1,40	1,40	1,05	1,05	0,84	0,84	0,30	0,30
0,075	—	—	—	—	1,00	0,90	0,35	0,38
0,153	2,86	0,87	1,83	0,90	1,29	0,96	0,36	0,47
0,766	0,55	+	2,70	0,18	0,41	0,23	0,15	0,18
1,150	+	+	0,35	+	+	+	+	+

metallökotypen hemmend (Abb. 6). Dabei senkt das Kupfer die Produktivität der kupferintoleranten Ökotypen stärker als vergleichbare Zinkkonzentrationen die Stoffproduktion derjenigen Ökotypen, die von mit Zink normalversorgten Böden stammen. Auch diese Versuche zeigen, daß die Kupferökotypen bei einer höheren Zinkgabe (0,766 mmol) eine im Vergleich zum Zinkökotyp deutliche Beeinträchtigung der Stoffproduktion aufweisen, d. h. daß die Resistenz gegen Zinksalze nicht ausgebildet ist. Somit kann die Stoffproduktion ebenfalls als

ein Maß für eine spezifische Schwermetallresistenz gelten.

Durch kombinierte Zink- und Kupferdüngung kann nun festgestellt werden, wie sich das Wechselspiel der Ionen auf die Resistenzeigenschaft auswirkt. Wie aus Tab. 33 zu entnehmen ist, reagieren die diversen Ökotypen von *Silene cucubalus* auf reine Kupfer- und Zinkgaben in der gleichen Weise wie bei den vorhergehenden Steigerungsversuchen. Bei den kombinierten Kupfer- und Zinkgaben treten jedoch einige bemerkenswerte Verschiebungen auf: Die Stoffproduktion



Abb. 6: Wirkung steigender Zinkgaben auf Wachstum und Entwicklung von *Thlaspi alpestre* (Blei-Zink-Ökotyp «Silberberg»). Üppige vegetative Phase bei 100 mg Zn/l, optimales Wachstum und Fruchten bei 250 und 500 mg Zn/l, Kümmerwuchs bei 1000 mg Zn/l

Tab. 33: Stoffproduktion (mg Trockensubstanz/Pflanze) von *Silene cucubalus*-Populationen in Abhängigkeit von der Schwermetallzusammensetzung des Nährmediums nach 21-tägiger Wasserkultur.

Schwermetallgehalt der Nährlösung (mmol/l)	«Solnhofen»	«Blankenrode»	«Marsberg»	«Imsbach»
0,10 Zn	687,1	653,6	405,9	119,2
0,05 Zn + 0,05 Cu	546,3	284,1	446,2	137,6
0,10 Zn + 0,10 Cu	453,5	264,7	370,0	156,7
0,10 Cu	286,1	283,0	302,4	165,5

der Normalform wird stärker vermindert als durch reine Zinkgaben, aber wesentlich schwächer als durch reine Kupfergaben. Genau umgekehrt verhält sich der Schwermetallökotyp «Imsbach», der durch Zink in der Stoffproduktion beeinträchtigt wird. Beim Zinkökotyp «Blankenrode» wirkt eine kombinierte Kupfer-Zink-Düngung ebenso produktionshemmend wie eine reine Kupferdüngung. Gerade bei diesem Ökotyp zeigt sich die hohe physiologische Toxizität schon geringer Kupfermengen. Der Kupferökotyp «Marsberg» wird in Gegenwart einer geringen Menge von Zink- und Kupfersalzen (jeweils 0,05 mmol) im Wachstum gegenüber der Zinkreihe gefördert, bei einer höheren Konzentration hingegen stärker gehemmt als durch eine reine Zinkdüngung. Zwar erfährt auch der Kupferökotyp «Marsberg» in der Kupferreihe eine Beeinträchtigung der Stoffproduktion, doch die Reduktion ist mit 25,5 % wesentlich geringer als bei den nichtkupferresistenten Ökotypen «Solnhofen» (58,4 %) und «Blankenrode» (56,7 %).

Die Schwermetallverträglichkeit aller Populationen und Arten kann erheblich erhöht werden, wenn die Schwermetalle nicht ionogen, sondern als Organo-Komplexe geboten werden (Ernst 1968a, 1972b, Schiller 1971), womit gleichzeitig eine Annäherung an die Verhältnisse ungestörter Schwermetallböden erreicht wird. Bei Verwendung von Schwermetallsalzen der Äthylendiamintetraessigsäure (EDTA) war die Stoffproduktion von *Silene cucubalus* (Zinkökotyp «Blankenrode») bei 100 mmol Zn/l fast genauso gut wie bei 1 mmol. Ähnlich gute Wirkungen sind auch von Cu-EDTA-haltiger Nährlösung bekannt (Schiller 1971, Ernst 1972). Insgesamt bleiben aber auch in Zink- und Kupferchelatreihen die Resistenzunterschiede der einzelnen Populationen erhalten; es wird lediglich die

Grenze der Schwermetallverträglichkeit zu höheren Konzentrationen hin verschoben.

Da die Wurzeln normalerweise als erste mit den Schwermetallen in Berührung kommen, ist deshalb für dieses Pflanzenorgan eine Resistenz gegen Schwermetalle absolut unerlässlich. Mit Hilfe der «rooting technique», die das Wurzelwachstum diverser Ökotypen bei Kultur in schwermetallhaltigen und schwermetallfreien Nährlösungen vergleicht und durch Quotientenbildung den Resistenzindex gewinnt, haben Jowett (1958, 1964), Gregory und Bradshaw (1965), Bradshaw et al. (1965) sowie Mathys (1972) bei Populationen von *Agrostis tenuis* und *Festuca ovina*, Lefebvre (1968) bei Populationen von *Armeria maritima* zinkreicher Böden Belgiens und Westdeutschlands, Allen und Sheppard (1971) bei Populationen von *Mimulus guttatus* kupferreicher Böden Nordamerikas eine hohe Spezifität der Schwermetallresistenz der Wurzeln von Pflanzen schwermetallreicher Standorte nachgewiesen. Neben einer spezifischen Resistenz gegen Zink, Kupfer und Blei ergab sich für einige Populationen von *Agrostis tenuis* zinkreicher Böden auch eine Resistenz gegen Nickel, ohne daß dieses Schwermetall im Boden in größeren Mengen vorhanden war (Tab. 34). Auch Howard-Williams (1969) fand in der afrikanischen Labiate *Becium homblei* neben einer spezifischen Resistenz gegen Kupfer und Kobalt eine gleichzeitige Resistenz der Wurzeln gegen Nickel.

Insgesamt ergibt sich aber aus allen Experimenten mit der «rooting technique», daß die Kupferverträglichkeit selbst von Populationen und Arten kupferreicher Böden niedriger ist als deren Zinkverträglichkeit und daß die absoluten Schwermetallgehalte des Bodens keine direkte Beziehung zur Höhe der Schwermetallresistenzgrenze zeigen.

Tab. 34: Schwermetallgehalt des Bodens (mg/kg) und Resistenzindex (%) einiger Populationen von *Agrostis tenuis* großbritannischer Schwermetallböden. In den schwermetallhaltigen Testlösungen waren jeweils vorhanden: 0,23 mmol Zn, 0,06 mmol Pb, 0,01 mmol Ni, 0,008 mmol Cu in ionogener Form (n. Gregory and Bradshaw 1965 berechnet)

Population	Resistenzindex				Schwermetallgehalt des Bodens			
	Zn	Pb	Ni	Cu	Zn	Pb	Ni	Cu
Normalform								
«Mynydd Llandegai»	8	14	8	10	20	25	3	50
Kupferökotyp								
«Parys Mountain»	8	20	13	53	440	220	2	2300
Kupferbleiökotyp								
«Parys Mountain»	7	10	33	93	80	1600	—	1400
Zinkbleiökotyp								
«Trelogan Mine»	86	87	92	15	40 000	3 600	13	200

Wie die Schwermetallanalysen der Blätter und Sprosse von Schwermetallpflanzen ergeben haben (vgl. Tab. 19), werden nicht nur die Wurzeln mit den größeren Schwermetallmengen konfrontiert. Es ist nun zu klären, ob die Aussage über die schwermetallspezifische Resistenz der Wurzeln auf die oberirdischen Organe übertragbar ist. Gries (1965) ermittelte mit der Methode der vergleichenden Protoplasmatik¹⁾ (Iljin 1935) eine höhere Zinkverträglichkeit der Epidermiszellen von Sprossen der *Silene cucubalus* zinkreicher Böden im Vergleich zu Pflanzen zinkarmer Böden. Repp (1963) hatte bei Ökotypen von *Silene cucubalus* und anderen Arten von Kupferhalden und umgebenden Wiesen am Hochkönig in den Salzburger Alpen/A mit der gleichen Methode eine erhöhte Kupferresistenz des Plasmas der Sproß- und Blatt-epidermiszellen dieser Haldenpflanzen nachgewiesen und wegen der physiologisch höheren Giftigkeit der Kupfersalzlösungen gegenüber gleichmolaren Zinklösungen, jedoch ohne entsprechende Experimente, auf eine allgemeine Schwermetallresistenz geschlossen.

Daraus ergibt sich die Notwendigkeit, auch mit der Methode der vergleichenden Protoplasmatik die Pflanzen gleichzeitig auf ihr Resistenzverhalten gegen Kupfer und Zink zu testen, um die Diskrepanz zwischen der hohen Spezifität der Schwermetallresistenz

der Wurzeln und der geforderten allgemeinen Schwermetallresistenz der Blätter und Sprosse zu klären. Eine Überprüfung der Befunde von Repp (1965) in den Jahren 1966 und 1967 mit derselben Methode an Pflanzen desselben Standortes widerlegte die Hypothese einer allgemeinen Schwermetallresistenz oberirdischer Organe (Tab. 35). Die Epidermiszellen von Sprossen und Blättern der *Silene cucubalus* von Kupferhalden waren gegen Kupfer, nicht aber gegen Zink resistent. Dabei erhielt ich hinsichtlich der Kupferresistenz eine im Vergleich zu Repp geringere Resistenzgrenze, wenn die Schnitte in der von Gries (1965) beschriebenen Weise hergestellt wurden. Jedoch ergaben dickere Schnitte die von Repp publizierten Resistenzwerte.

Allerdings können in begrenztem Umfang auch jahreszeitliche Änderungen der plasmatischen Resistenz, wie sie Gries (1969) bei Zinkökotypen von *Silene cucubalus* beobachtet hat, zur Erklärung der unterschiedlichen Resistenzwerte herangezogen werden. In allen untersuchten Populationen von *Silene cucubalus* waren Pflanzen kupferreicher Böden nur gegen Kupfer, Pflanzen zinkreicher Böden nur gegen Zink, Pflanzen kupfer- und zinkreicher Böden gegen beide Schwermetalle resistent. Es liegt also eine spezifische protoplasmatische Resistenz der Sprosse von *Silene cucubalus* gegen die jeweils im Boden in größerem Umfang angereicherten Schwermetalle vor. Auch Sproßepidermiszellen der Papilionaceen *Indigofera dyeri* und *Indigofera setiflora* auf afrikanischen Schwermetallböden besaßen eine hohe Spezifität der Schwermetallresistenz (Ernst 1972a). Nur für Nickel war

¹⁾ Diese Methode ist nur im Bereich hyperotonischer Lösungen zulässig, da plasmolysierte Zellen keine Ionenaufnahme zeigen (Falk et al. 1966)

Tab. 35: Vitalitätsgrenze (80 % lebende Zellen) von Sproßepidermen einiger *Silene cucubalus*-Populationen nach 48-stündigem Aufenthalt in abgestuft konzentrierten Zink- bzw. Kupfersulfatlösungen von 0,0004 mmol bis 200 mmol. Zum Vergleich ist der totale (t) und austauschbare (a) Schwermetallgehalt des Bodens angegeben. Untersucht wurden die basalen anthocyanhaltigen Internodien blühender Sprosse

Ökotyp und Fundort	Resistenzgrenze (mmol)		Bodenschwermetallgehalt (mg/kg)			
	Kupfer	Zink	Kupfer		Zink	
			t	a	t	a
<i>Normalform :</i>						
Brochterbeck/D	0,004	0,4	20	1	40	5
Solnhofen/D	0,004	0,4	28	2	35	2
Monkdale/GB	0,004	0,4	3	1	21	5
<i>Kupferökotyp :</i>						
Hochkönig/A	0,08	0,4	16700	1420	20	1
Marsberg/D	0,08	0,4	1600	250	75	5
Imsbach/D	0,06	0,4				
<i>Zinkökotyp :</i>						
Blankenrode/D	0,004	200,0	60	4	74500	1340
Silberberg/D	0,004	40,0	75	7	12500	650
Mendip Hills/GB	0,004	40,0	60	4	2990	50
<i>Kupferzinkökotyp :</i>						
Langelsheim/D	0,04	40,0	2400	185	21400	1150
Cwmerfin/GB	0,04	4,0	870	32	1090	70
Ecton Hill/GB	0,04	40,0	7550	265	2990	310

auch in den Pflanzen kupfer- und zinkreicher Böden wiederum eine erhöhte Resistenz festzustellen (Tab. 36), die allerdings um eine Zehnerpotenz unter den Werten von Pflanzen eines nickelreichen Bodens liegen.

Neben populationsspezifischen Unterschieden im Resistenzgrad liegen auch artspezifische Resistenzgrenzen gegen Zink und Kupfer vor (Tab. 37). Das stimmt gut mit den Ergebnissen der keimphysiologischen

Versuche überein (Ernst 1965a). Für die Aufklärung des Schwermetallresistenzmechanismus ist von Interesse, daß die Schwankungsbreite innerhalb der Populationen einer Art ebenso groß sein kann wie diejenige innerhalb der Arten eines Standortes (Rüther 1967), und daß zwischen dem Schwermetallgehalt der Pflanzen und ihrem Resistenzgrad keine Beziehung besteht.

Auch bei Moosen liegt eine hohe Spezifi-

Tab. 36: Plasmatische Resistenzgrenze der Sproßepidermiszellen von *Indigofera dyeri* und *Indigofera setiflora* nach 48-stündigem Aufenthalt in abgestuft konzentrierten Kupfersulfat-, Zinksulfat- und Nikelnitratlösungen. Zum Vergleich ist der Schwermetallgehalt des Bodens (mg/kg) mitgeteilt. Alle Lokalitäten liegen in Rhodesien.

Population	Resistenzgrenze (mmol)			Schwermetallgehalt		
	Kupfer	Zink	Nickel	Cu	Zn	Ni
<i>Indigofera setiflora</i>						
Makuti	0,004	0,04	0,004	9	12	0
Mick Mine	0,008	0,04	0,04	1400	340	0
Tipperary Claims	0,004	0,04	0,4	38	12	4800
<i>Indigofera dyeri</i>						
Copper King	0,4	0,4	0,04	47500	7600	50

Tab. 37: Zink- und Kupferresistenzgrenze von Sproßepidermiszellen (anthocyanarm) diverser Schwermetallpflanzen von zwei zinkreichen (Blankenrode, Breiniger Berg/D) und einem kupfer- und zinkreichen Böden (Langelsheim/D) nach 48-stündigem Aufenthalt in abgestuft konzentrierten Zink- und Kupfersulfatlösungen (mmol)

Art	Blankenrode		Breiniger Berg		Langelsheim	
	Zink	Kupfer	Zink	Kupfer	Zink	Kupfer
<i>Silene cucubalus</i>	200,0	0,004	40,0	0,004	40,0	0,040
<i>Thlaspi alpestre</i>	40,0	0,004	40,0	0,004	—	—
<i>Minuartia verna</i>	0,4	0,004	0,4	0,004	80,0	0,004
<i>Armeria maritima</i>	—	—	0,4	0,004	0,4	0,004
<i>Cardaminopsis halleri</i>	4,0	0,004	—	—	80,0	0,040
<i>Viola calaminaria</i>	0,04	0,004	0,04	—	—	—

tät der Schwermetallresistenz vor (Tab. 38), wobei die Höhe der Resistenz wiederum art-spezifisch ist, wie erstmals Url (1956) an Moosen des kupferreichen Standortes der Schwarzwand bei Hüttschlag/A nachgewiesen hat.

Alle Untersuchungen lassen also eine spezifische Resistenz deutlich werden, die für die jeweils im Boden im Überschuß vorhandenen Schwermetalle besonders ausgeprägt ist und das Plasma der Zellen aller Pflanzenorgane umfaßt (vgl. auch Baker 1974).

c) Regulation des Schwermetallhaushaltes

Bisher ist mit den verschiedensten Methoden nachgewiesen worden, daß die Schwermetallpflanzen eine art-, populations- und auch schwermetallspezifische Resistenz entwickelt haben. Vieles deutet darauf hin, daß dem Plasma diese Eigenschaft zukommt. Damit taucht die Frage auf, wie und in welchem Umfang die aufgenommenen Schwermetalle in die physiologischen Prozesse einbezogen werden und wie sich hierin resistente

und nicht-resistente Pflanzen unterscheiden; d. h. werden die Schwermetalle durch die Pflanzen nur gespeichert, werden sie metabolisiert oder anabolisch zu Inhaltsstoffen verarbeitet?

Für niedere Pflanzen haben Ashida et al. (1963) und Ashida (1965) zeigen können, daß ein Ausschlußmechanismus auf Zell-niveau vorliegen kann. Kupferresistente Stämme von *Saccharomyces cerevisiae* haben im Vergleich zu kupferintoleranten Stämmen einen sehr intensiven Cystein-Stoffwechsel, wobei als Nebenprodukt soviel SH-Gruppen entstehen, daß die aus der kupferhaltigen Nährlösung aufgenommenen Kupferionen in und an der Zellwand als Kupfersulfid gefällt werden. Dadurch kann das Kupfer in den kupferresistenten Stämmen nicht mehr im Plasma zur Wirkung kommen. Dieser Stoffwechselweg ist aber nicht Voraussetzung zur Resistenz, denn neben Klonen mit diesem anomalen Stoffwechsel kommen auch Klone ohne diesen Mechanismus vor, die aber trotzdem tolerant sind.

Tab. 38: Zink- bzw. Kupferresistenz des Protoplasmas von Moosen eines zinkreichen (Elpetal/D), eines kupferreichen (Schwarzwand/A) und eines mit Zink und Kupfer normalversorgten Bodens (Greven/D). Originalbefunde bzw. ¹⁾ nach Url (1956)

Art	Lokalität	Resistenzgrenze (mmol)	
		Zink	Kupfer
<i>Philonotis fontana</i>	Elpetal	40,0	0,004
	Greven	0,04	0,004
<i>Mielichhoferia elongata</i>	Schwarzwand ¹⁾	—	50,0
<i>Mielichhoferia nitida</i> ¹⁾		—	5,0
<i>Marsipella emarginata</i> ¹⁾		—	5,0
<i>Calypogeia trichomanes</i> ¹⁾		—	0,05
<i>Alicularia scalaris</i> ¹⁾		—	0,005

Tab. 39: Löslichkeit des Zinks in den Wurzeln von *Festuca ovina* bei steigenden Zinkgehalten des Nährmediums (Wasserkultur) im Vergleich zu Wurzeln vom zinkreichen Boden in Blankenrode/D mit 1,25 mmol wasserlöslichem Zink (Freiland)

Zinkgehalt im Nährmedium (μmol)	Zn-Konzentration der Wurzel ($\mu\text{g-Atom/g Tr. Sub.}$)	Prozentuale Verteilung im Extrakt mit				Rückstand
		Butanol	Wasser	n/10 HCl	n HCl	
0,01	1,91	2,4	44,6	46,1	6,8	0,1
30,0	9,62	1,3	19,3	69,7	6,5	3,2
75,0	45,20	1,0	21,8	69,0	4,7	3,5
150,0	122,50	0,6	12,0	74,6	8,2	4,6
1250,0 (Freiland)	140,10	1,8	2,0	77,3	14,2	4,7

Für höhere Pflanzen ist eine solche Stoffwechselleistung nicht bekannt. Deshalb ist für die Beurteilung der Schwermetallresistenz der höheren Pflanzen auf schwermetallreichen Böden von Interesse, in welcher Form die Schwermetalle in den Geweben vorliegen.

Unter diesem Gesichtspunkt wurden Wurzeln von *Festuca ovina* (Population «Blankenrode») und von *Agrostis tenuis* (Populationen «Weiberg» als Normalform, «Marsberg» als Kupferökotyp und «Blankenrode» als Zinkökotyp) untersucht, und zwar durch ein fraktioniertes Extraktionsverfahren mit organischen Lösungsmitteln, Wasser und anschließender Säurebehandlung (Tab. 39, vgl. Ernst 1972). Das organische Lösungsmittel (Butanol), das mit Wasser nicht mischbar ist, entzieht nur minimale Zink- und Kupfermengen (0,8–2,5 %). Der größte Teil des Zinks liegt in der Wurzel in säurelöslicher, d. h. austauschbarer Form vor. Der Hauptanteil wird bereits durch eine schwache Salzsäure (0,1 n) herausgelöst. Mit zunehmendem Zinkgehalt des Nährmediums und damit auch der Pflanzenwurzeln sinkt der wasserlösliche Anteil des Zinks in den Wurzeln ab und die schwerer austauschbaren Anteile (1,0 n HCl) steigen an. Dasselbe gilt für die Verhältnisse am Standort.

Der Wasser- und Nährsalzstrom trifft an der Endodermis der Wurzel auf eine gewisse physiologische Barriere. Im Hinblick auf den Resistenzmechanismus ist zu überprüfen, inwieweit die Endodermis die ihr zugeschriebene ionenselektierende Aufgabe erfüllt und in welcher Form die Schwermetalle in der Rinde und im Zentralzylinder der Wurzel vorliegen. Wie Untersuchungen an Schwermetallpflanzen Zentralafrikas ergeben haben,

deren Ergebnisse in Tab. 40 für die Leguminose *Indigofera setiflora* mitgeteilt sind, ist der Schwermetallgehalt im Zentralzylinder stets niedriger als in der Rinde, für Chrom um 49,5 %, für Mangan um 70,3 % und für alle anderen Schwermetalle um mehr als 80 %. Doch läßt sich daraus keineswegs eine in der Endodermis stattfindende Auswahl ableiten; dafür sind die Kationenumtauschkapazitäten beider Gewebe zu heterogen. Weitere Anhaltspunkte ergeben sich allerdings aus der Löslichkeit der Schwermetalle in beiden Geweben. Trotz der höheren Schwermetallkonzentration in der Wurzelrinde ist die prozentuale Verteilung in den Extrakten größenordnungsmäßig gleich. Lediglich Blei und Nickel liegen im Zentralzylinder in höherem Maße in organischer Bindung vor als in der Rinde. Bei Betrachtung der absoluten Werte sind alle Schwermetalle bis auf Zink und Mangan im Zentralzylinder in geringeren wasserlöslichen Mengen vorhanden als in der Wurzelrinde, was den Schluß auf eine Selektion an der Endodermis zuläßt, die aber keinen Einfluß auf die Resistenzeigenschaft der Arten und Populationen hat.

Aus der Analyse der Schwermetall-Löslichkeit in den Wurzelgeweben werden auch Unterschiede zwischen einzelnen Schwermetallkonzentrationen in oberirdischen Organen verständlich: So liegt z. B. das Chrom in der Wurzel fast ausschließlich in schwerlöslicher und HCl-unlöslicher Form vor und wird infolge seines Transportes als CrO_4^{--} (Lyon et al. 1969) nur in geringem Maß in den oberirdischen Organen von Pflanzen chromreicher Böden gefunden (Lyon et al. 1968, 1969, 1970, Ernst 1972a). Bis auf das Blei, das ebenfalls sehr rasch in der Wurzel festgelegt wird, sind alle anderen Schwer-

Tab. 40: Löslichkeit der Schwermetalle in Rinde (= RR) und Zentralzylinder (= ZZ) der Wurzeln von *Indigofera setiflora* nickel- und chromreicher (Tipperary) sowie zink- und bleireicher (Mick Mine) Standorte in Rhodesien

	Provenienz	Gewebe	Prozentuale Verteilung im Extrakt mit				Rückstand	Gesamtgehalt ($\mu\text{g-Atom/g Tr.-Subst.}$)
			Butanol	Wasser	n/10 HCl	n HCl		
Mn	Mick Mine	RR	5,1	5,2	68,1	5,2	16,4	0,98
		ZZ	7,0	24,6	53,8	1,3	13,3	0,29
	Tipperary	RR	1,3	24,1	34,7	18,5	21,4	1,42
		ZZ	3,1	24,8	40,2	7,9	24,0	0,23
Ni	Tipperary	RR	1,8	31,5	18,8	16,3	31,6	6,69
		ZZ	18,9	22,7	26,6	9,4	22,4	1,11
Cr	Tipperary	RR	0,0	0,0	2,1	11,8	86,1	0,99
		ZZ	0,0	0,0	0,0	0,1	99,8	0,50
Zn	Mick Mine	RR	7,3	4,2	49,5	10,2	28,8	2,92
		ZZ	9,1	24,0	48,8	5,9	12,2	0,40
Pb	Mick Mine	RR	3,3	0,2	6,2	42,8	47,5	2,24
		ZZ	21,2	2,2	4,2	51,2	21,2	0,38
Cu	Mick Mine	RR	8,3	6,0	17,3	28,8	39,6	1,43
		ZZ	7,5	15,7	46,3	14,0	16,5	0,19

metalle bis zu etwa 30 % in wasserlöslicher und damit leicht transportabler Form vorhanden; der größte Anteil jedoch ist entweder austauschbar oder fest gebunden (vgl. für das Kupfer in *Becium homblei* Reilly 1969, 1970).

Im Gegensatz zu den Wurzeln ist in den Blättern der Schwermetallpflanzen ein anderes Löslichkeitsmuster gegeben, indem der Anteil der wasserlöslichen Schwermetalle erheblich ansteigt (Ernst 1969, 1971, 1972, Reilly 1969). In wiederum mit *Festuca ovina* durchgeführten Experimenten nahm das wasserlösliche Zink mit steigenden Zinkgaben und Zinkgehalten

in den Pflanzen von 40,8 % auf 48,6 % zu. Bei anderen Schwermetallpflanzen wurden bis zu 80 % wasserlösliches Zink in den Blättern ermittelt (Ernst 1969) (Tab. 41).

Ebenso wie für das Zink sehen die Befunde für Nickel und z. T. für Kupfer aus (Tab. 42). Hingegen sind Blei und Mangan in den Blättern überwiegend in der Salzsäurefraktion, das Eisen im unlöslichen Rückstand (Ernst 1971, 1972, für Cu Reilly 1969). Diese Ergebnisse lassen den Schluß zu, daß die Schwermetalle in den schwermetallresistenten Pflanzen sowohl in den Wurzeln

Tab. 41: Löslichkeit des Zinks in den Blättern von *Festuca ovina* bei steigenden Zinkgaben des Nährmediums im Vergleich zu Blättern von Pflanzen eines zinkreichen Bodens in Blankenrode/D

Zinkgehalt der Nährlösung (μmol)	Zinkkonzentration der Blätter ($\mu\text{g-Atom/g Tr. Sub.}$)	Prozentuale Zinkverteilung in den Fraktionen von				Rückstand
		Butanol	Wasser	n/10 HCl	nHCl	
30,0	1,27	7,7	40,8	36,4	7,6	7,5
75,0	1,97	7,1	45,2	38,1	4,8	4,8
150,0	3,46	5,7	48,6	36,5	4,6	4,6
1250,0 (Freiland)	3,29	5,1	48,3	37,0	5,0	4,6

Tab. 42: Löslichkeit der Schwermetalle in den Blättern von *Vellozia equisetoides* kupferreicher (Silver-side), nickelreicher (Tipperary) sowie zink-, kupfer- und bleireicher (Copper King) Standorte in Rhodesien

Population		Gesamt- gehalt ($\mu\text{g-Atom/g}$)	Prozentuale Verteilung in				Rück- stand
			Butanol	Wasser	n/10 HCl	n HCl	
Zn	«Silver-side»	0,24	3,2	40,0	38,7	11,6	6,5
	«Tipperary»	1,31	1,2	50,0	17,4	10,4	21,0
	«Copper King»	9,35	0,6	36,4	35,3	24,6	3,1
Cu	«Silver-side»	1,10	2,0	19,0	17,3	36,6	25,1
	«Tipperary»	0,83	2,7	17,1	15,2	27,8	37,2
	«Copper King»	1,68	1,6	59,5	8,4	20,1	10,4
Mn	«Silver-side»	0,69	2,8	31,9	45,0	17,4	2,9
	«Tipperary»	0,66	0,1	30,4	33,4	13,5	22,6
	«Copper King»	3,85	1,1	32,6	44,5	17,9	3,9
Fe	«Silver-side»	3,80	4,1	9,2	14,1	29,1	43,5
	«Tipperary»	19,52	2,3	15,0	3,0	5,2	74,5
	«Copper King»	3,54	6,1	26,5	7,8	21,4	38,2
Ni	«Tipperary»	3,36	5,1	67,3	8,4	15,4	3,8
Pb	«Copper King»	0,17	28,6	11,4	0,0	40,0	20,0

als auch in den Blättern in sehr unterschiedlicher Bindungsform vorliegen und damit auch in physiologischer Sicht an verschiedenen Stellen wirksam sein können.

Um die Lokalisation der Schwermetalle in den Zellen zu erfassen, wurden Wurzel- und Blatthomogenate durch differenzierte Zentrifugation in ihre subzellulären Fraktionen zerlegt (Tab. 43). Dabei konnte nachgewiesen werden, daß die größten Zinkmengen der

Blätter sich im Überstand der 100000 g \times 120 min-Fraktion, d. h. in der Vakuolenflüssigkeit und in den löslichen Proteinen des Plasmas befanden. Weniger als 0,1 % entfielen auf die Mikrosomen, 4,2 % auf die großen Zellorganellen (Chloroplasten, Leukoplasten, Mitochondrien). Der Rest verteilte sich auf den Zellwandbereich und den Zellkern. Völlig andere Verhältnisse liegen in den Wurzeln vor. Hier sind die Zellwände der

Tab. 43: Prozentuale Verteilung des Zinks in den subzellulären Fraktionen der Blätter und Wurzeln eines zinkresistenten Ökotyps von *Silene cucubalus* nach differenzierter Zentrifugation

Fraktion	Blatt	Wurzel
Zellwände (Rückstand der Musselin-Filtration)	7,9	10,0
Zellwände, Zellkern (Rückstand der 500 g \times 5 min-Fraktion)	8,2	63,5
Zellorganellen (Plastiden, Mitochondrien) (Rückstand der 15000 g \times 20 min-Fraktion)	4,2	8,8
Zellorganellen (Mikrosomen) (Rückstand der 100000 g \times 120 min-Fraktion)	> 0,1	> 0,1
Vakuolenflüssigkeit, lösliche Proteine (Überstand der 100000 g \times 120 min-Fraktion)	79,7	17,7
Gesamtgehalt der Probe ($\mu\text{g Zn}$)	2410,0	597,0

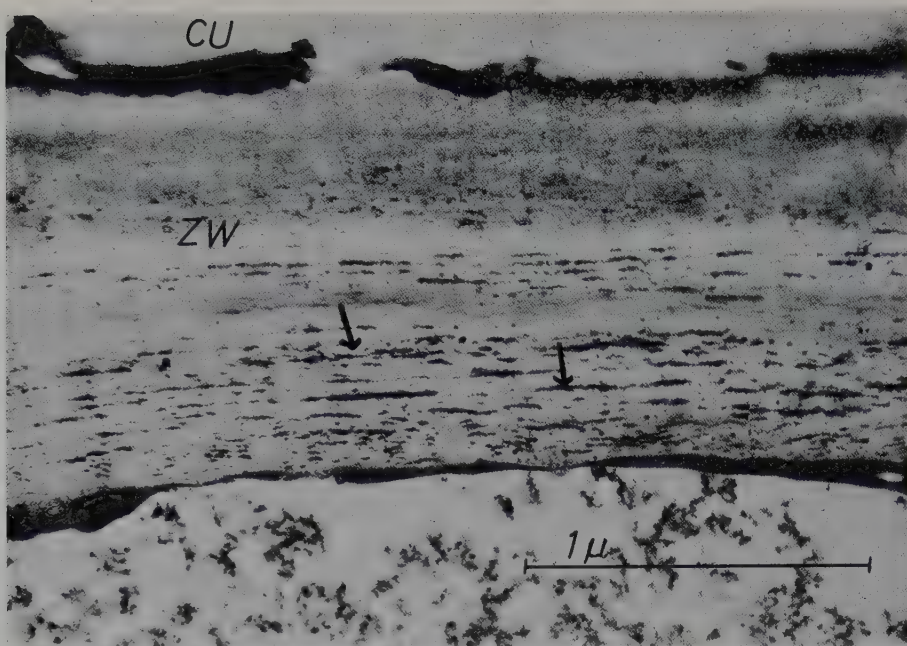


Abb. 7: Elektronenmikroskopische Aufnahme der Epidermisaußenwand eines Blattes von *Armeria maritima halleri*. Cu = Cuticula, ZW = antikline Zellwand. Die Pfeile deuten auf Niederschläge in der Zellwand. Original Weinert und Ernst.

bevorzugte Ort der subzellulären Speicherung für Zink. Nur 17,7 % des Zinks befinden sich im Überstand der 100000-g-Fraktion der Wurzelzellen, also in der Vakuolenflüssigkeit und in den löslichen Proteinen. Ähnliches gilt auch für Kupfer, Kadmium und Blei (Mathys 1972).

Die Ablagerung von Schwermetallen in den Zellwänden von Schwermetallpflanzen konnte für das Zink auch elektronenoptisch sichtbar gemacht werden (Ernst und Weinert 1972). Bei den Blattzellen von *Silene cucubalus*, *Thlaspi alpestre* und *Armeria maritima halleri* (Abb. 7) weist die unregelmäßige Form des Niederschlages in den Zellwänden darauf hin, daß das Zink keine großen Kristalle bildet, wie sie vom Kalzium her bekannt sind (Wattendorf 1969, Arnott et al. 1970). Vielmehr muß aus den Extraktions-experimenten gefolgert werden, daß es in der Zellwand zu schwerlöslichen mikrokristallinen Ausfällungen kommt, die selbst mit Salzsäure nicht herausgelöst werden können. Die Entstehung dieser zinkhaltigen Niederschläge in den Epidermiszellen der Blätter dürfte darauf zurückzuführen sein, daß sich in den

Wänden dort Ionen anreichern, wo das Wasser des Transpirationsstromes in die Gasphase übergeht, wie es bei der cuticulären Transpiration der Fall ist. Im Bereich der Zellwände der Wurzel lassen sich Zinkfällungen aufgrund von Ionenanreicherungen im freien Raum verstehen.

Die Festlegung der Schwermetalle in der Zellwand wird von Turner und Gregory (1967), Peterson (1969), Turner (1970) sowie Turner und Marshall (1971, 1972) als wesentlicher Prozeß der Schwermetallresistenz angesehen, da sie bei resistenten Populationen von *Agrostis tenuis* und *Agrostis stolonifera* großbritannischer Schwermetallböden bis zu 90 %, in nicht-resistenten Populationen hingegen nur bis zu 56 % des Gesamtzinks in der Zellwand lokalisiert finden. Diese Unterschiede in der Akkumulierfähigkeit der Zellwand, die von Peterson (1969) mit Veränderungen in der chemischen Zusammensetzung der Zellwand, insbesondere des Uronsäuregehaltes und damit der Kationenumtauschkapazität bei resistenten Populationen in Zusammenhang gebracht werden, konnten an zinktoleranten Populationen von *Agrostis*

Tab. 44: Zinkanteil der Zellwand am Gesamtzinkgehalt der Wurzeln und Blätter zinkresistenter («Blankenrode»), kupferresistenter («Marsberg») und nicht-resistenter («Weiberg») Populationen von *Agrostis tenuis* bei steigenden Zinkgehalten des Nährmediums (n. Mathys 1972)

Zink im Nährmedium (mmol)	Organ	Zinkanteil der Zellwand in den Populationen von		
		«Blankenrode»	«Marsberg»	«Weiberg»
0,001	Wurzel	41,9	41,5	44,2
	Blatt	45,3	37,2	44,1
0,05	Wurzel	47,4	44,9	35,9
	Blatt	40,8	36,7	36,5
0,20	Wurzel	51,6	33,0	34,0
	Blatt	31,1	29,8	26,3

tenuis aus dem Sauerland nur bedingt bestätigt (Tab. 44, Mathys 1972), hingegen an Populationen derselben Art aus dem Schwarzwald (Turner und Marshall 1972) und an diversen Klonen von *Silene cucubalus* (Ernst 1972b) nicht erhärtet werden. Gleichzeitig konnte Mathys (1972) zeigen, daß der Zinkanteil in der Zellwand mit Zunahme der Gesamtzinkkonzentration in den Wurzeln zunimmt und in den Blättern abfällt. Dieses Verteilungsmuster gilt also für Mono- und Dikotyledonen (vgl. Tab. 43). Selbst wenn einige Populationen von *Agrostis* einen anderen Weg bei der Entwicklung des Schwermetallresistenzmechanismus beschritten hätten, so würde auch in den Wurzeln nur ein Teilaspekt erklärt, keinesfalls aber die Schwermetallresistenz oberirdischer Organe, insbesondere das Phänomen der spezifischen protoplasmatischen Resistenz.

Bei der Aufklärung eines weiteren Teilaspektes der Schwermetallresistenz fällt den Blättern und Sprossen wegen der Schwermetallanreicherung in den löslichen Proteinen und in der Vakuolenflüssigkeit eine besondere Rolle zu. Eine direkte Einbeziehung großer Schwermetallmengen in den Stoffwechsel schwermetallresistenter Pflanzen müßte in ähnlicher Weise zum Aufbau spezifischer, schwermetallreicher organischer Verbindungen führen, wie es bei Pflanzen selenreicher Böden Nordamerikas und Australiens (Rosenfeld und Beath 1964, Peterson und Butler 1971, Shrift 1972) und bei Pflanzen fluorreicher Böden Afrikas, Südamerikas und Australiens mit fluorhaltigen Essig- und Fettsäuren (Peters 1954, de Oliveira 1963, McEwan 1964, von Sydow 1969, Hall 1972) der Fall ist. Bisher konnten besondere

schwermetallreiche Organverbindungen in Pflanzen schwermetallreicher Böden nicht nachgewiesen werden (eigene unveröffentlichte Untersuchungen, Bradshaw et al. 1965, Turner und Gregory 1967, Reilly 1972). Vielmehr haben die Untersuchungen des 100 000-g-Überstandes ultrazentrifugierter Blatthomogenate zinkreicher Pflanzen von *Silene cucubalus* nach Gelfiltration niedermolekulare Fraktionen (Ernst, unveröffentlicht) und ebenso behandelte Wurzelhomogenate von *Agrostis tenuis* nach Dialyse eine fast vollständige Dialysierbarkeit des Zinks (Turner 1970) ergeben. Das bedeutet, daß das Zink nicht in den löslichen Proteinen, sondern fast ausschließlich in der Vakuolenflüssigkeit vorkommt. Zu ähnlichen Resultaten kommen auch Peterson (1969) und Severne (1974).

Damit konzentriert sich dieser Teilaspekt der Schwermetallresistenz auf die Ablagerung der Schwermetalle in den Vakuolen. Mit Hilfe von Preßsaftanalysen bietet sich eine weitere methodische Möglichkeit, diesen Prozeß aufzuklären. Unter den Schwermetallen erreicht das Zink in den Preßsäften die höchsten Konzentrationen, die bis zu 0,7 % erreichen können, und zwar in jenen Pflanzen, die sich auch durch hohe Gesamtkonzentrationen auszeichnen, nämlich *Cardaminopsis halleri* und *Thlaspi alpestre* (Tab. 45). Umfangreiche Untersuchungen an vielen europäischen und afrikanischen Schwermetallpflanzen ließen im übrigen erhebliche Schwankungen im Zinkgehalt der Preßsäfte erkennen, die sowohl auf Standortsfaktoren als auch auf physiologische Rassenbildung zurückzuführen sind (Ernst 1968b, 1972a).

Aber nicht nur Zink, sondern auch alle übrigen Schwermetalle konnten in den Preß-

Tab. 45: Zinkgehalte von Preßsäften verschiedener Schwermetallpflanzen europäischer Schwermetallrasen. Werte in $\mu\text{g-Atom/ml}$

Probeentnahme: Herkunft:	September Blankenrode/D	September Langelsheim/D	August Pierrefitte/F	August Aliva/E
<i>Viola calaminaria</i>	6,50	—	—	—
<i>Armeria maritima</i>	—	4,36	5,05	7,38
<i>Silene cucubalus</i>	14,80	2,54	0,29	1,25
<i>Cardaminopsis halleri</i>	15,30	30,15	—	—
<i>Minuartia verna</i>	22,94	23,10	4,36	0,81
<i>Thlaspi alpestre</i>	53,70	—	106,50	32,25

säften der Schwermetallpflanzen nachgewiesen werden (Tab. 46). Allerdings erreichen diese Schwermetalle niemals, auch nicht auf sehr kupfer-, blei- oder nickelreichen Böden jene Konzentrationen wie das Zink bei einigen europäischen Schwermetallpflanzen.

Aufgrund der vorgefundenen Schwermetallkonzentrationen im Zellsaft ist zumindest für das Zink nicht ausgeschlossen, daß es

osmotisch wirksam wird und damit den Wasserhaushalt der Schwermetallpflanzen beeinflusst. Der Beitrag des Zinks zum osmotischen Wert der Blätter erreicht bei den zinkreichen Zellsäften von *Thlaspi alpestre* und *Cardaminopsis halleri* maximal 10 %. Für die afrikanischen Schwermetallpflanzen ist der höchste Anteil der Schwermetalle am osmotischen Wert bei *Dicoma niccolifera* über nickel-

Tab. 46: Schwermetallgehalt der Preßsäfte von Blättern einiger Schwermetallpflanzen Zentralafrikas. Werte in $\mu\text{g-Atom/ml}$

Art	Provenienz	Fe	Mn	Zn	Cu	Pb	Ni
<i>Becium homblei</i>	Silverside/RSR	0,09	0,25	0,09	0,79	0,00	0,00
	Tipperary/RSR	0,05	0,18	0,02	0,02	0,00	0,22
	Mick Mine/RSR	0,19	0,24	0,69	0,04	0,01	0,00
	Muliashi/Z	0,28	0,46	0,02	0,13	0,00	0,00
	Molly Hill/RSR	0,02	0,35	0,31	0,11	0,00	0,00
<i>Vellozia equisetoides</i>	Tipperary/RSR	1,21	0,12	0,28	0,14	0,00	0,01
	Noro Mine/RSR	0,41	0,09	0,06	0,07	0,00	0,17
	Copper King/RSR	0,34	0,61	0,92	0,38	0,00	0,00
<i>Vellozia tomentosa</i>	Silverside/RSR	0,30	0,09	0,12	0,14	0,00	0,00
<i>Indigofera dyeri</i>	Copper King/RSR	1,88	0,20	1,12	1,04	0,04	0,00
<i>Indigofera setiflora</i>	Mick Mine/RSR	0,21	0,35	0,25	0,03	0,01	0,00
	Silverside/RSR	0,22	0,12	0,05	0,04	0,00	0,00
	Tipperary/RSR	0,21	0,02	0,03	0,10	0,00	0,38
<i>Eriosema englerianum</i>	Mick Mine/RSR	0,02	0,47	0,21	0,07	0,00	0,00
<i>Dicoma niccolifera</i>	Tipperary/RSR	0,75	0,12	0,46	0,75	0,00	1,23
	Kingston Hill/RSR	0,14	0,08	0,17	0,22	0,00	0,85
	Noro Mine/RSR	0,36	0,11	0,12	0,07	0,00	0,86
<i>Silene burchelli</i>	Noro Mine/RSR	1,16	0,03	0,05	0,25	0,00	0,26
<i>Barleria aromatica</i>	Noro Mine/RSR	0,08	0,02	0,01	0,06	0,00	0,14
<i>Fadogia variabilis</i>	Molly Hill/RSR	0,04	0,03	0,02	0,25	0,00	0,00
<i>Brachiaria serrata</i>	Tipperary/RSR	0,09	0,05	0,19	0,24	0,00	0,29
<i>Scilla benguellensis</i>	Tipperary/RSR	0,76	0,03	0,12	0,94	0,00	0,66
<i>Blepharis bainsii</i>	Tipperary/RSR	0,20	0,06	0,07	0,44	0,00	0,19
<i>Alloteropsis semialata</i>	Muliashi/Z	0,04	1,18	0,31	0,12	0,00	0,00
<i>Kyllinga alba</i>	Muliashi/Z	0,05	1,82	0,35	0,11	0,00	0,00
<i>Danthoniopsis viridis</i>	Copper King/RSR	0,25	0,18	0,38	0,32	0,01	0,00

Tab. 47: Zusammensetzung der Preßsäfte von Blättern einiger Schwermetallpflanzen verschiedener Provenienz. Alle Proben wurden im August 1968 genommen. Die Partialdrücke der einzelnen Komponenten sind in atm-Werten angegeben

	Pot. osm. Druck	Zucker	Zn	Cu	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	PO ₄ ³⁻	NO ₃	pH
<i>Silene cucubalus</i>									
Langelsheim/D	11,6	—	0,03	0,003	1,5	0,5	0,45	0,09	—
Blankenrode/D	9,0	—	0,02	0,000	0,8	0,1	0,42	—	—
Pierrefitte/F	9,7	—	0,01	0,001	2,3	0,3	0,43	—	—
<i>Cardaminopsis balleri</i>									
Langelsheim/D	14,6	1,6	0,48	0,004	1,8	0,7	0,11	0,60	4,7
Blankenrode/D	13,7	1,6	0,40	0,000	1,1	0,3	0,20	—	5,2
<i>Thlaspi alpestre</i>									
Blankenrode/D	10,7	2,0	0,94	0,000	1,4	0,1	0,13	0,14	4,8
Pierrefitte/F	15,5	5,5	1,56	0,002	2,2	0,2	0,09	0,07	5,4
Aliva/E	29,8	19,3	0,63	0,000	2,0	0,1	0,03	0,01	5,1
Lanestosa/E	21,9	14,7	0,37	0,001	1,2	0,1	0,19	0,03	5,2

reichen Böden von Tipperary mit 9,6‰ festgestellt worden. Aber auch diese Beträge reichen zu einer entscheidenden Beeinflussung des osmotischen Wertes nicht aus. Aus diesem Grunde ist eine Elektrolytsukkulenz von Schwermetallpflanzen, wie sie bei Pflanzen anderer mineralischer Extremstandorte gefunden wird (Steiner und Eschrich 1958), nicht gegeben (Tab. 47).

Bezüglich des Wasserhaushaltes unterscheiden sich die Schwermetallpflanzen weder in der Transpirationsrate noch in der Höhe des osmotischen Wertes von benachbarten Wiesenpflanzen auf normal versorgten Böden. Die Höhe der potentiellen osmotischen Drücke der Blätter der Schwermetallpflanzen schwankt größtenteils zwischen 10 und 16 atm (Ernst 1968b, c, 1972a); lediglich bei klimatisch bedingten Anspannungen der Bodenwasserverhältnisse kann der potentielle osmotische Druck in den Pflanzen auf 30 atm ansteigen, wobei schon irreversible Schädigungen der Zellen zu beobachten waren.

Die Regulation der Schwermetallverteilung in den Schwermetallpflanzen wird vom Zusammenspiel der Aufnahme- und Ablagemöglichkeiten der Elemente in der Zellwand und in den Vakuolen abhängen. Aus den Veränderungen der Schwermetall-, insbesondere der Zinkkonzentrationen der Zellsäfte während der Vegetationsperiode

muß ein solcher Prozeß erkennbar sein. Für eine Analyse ist aber zu berücksichtigen, daß die dikotylen Schwermetallpflanzen während der Vegetationsperiode stets neue Blätter bilden, während die alten Blätter allmählich absterben, so daß man bei der Entnahme aller Blätter nur ein Material mittleren Alters erhält und keine entwicklungsbedingten Aussagen machen kann. Eine weiter ins Detail gehende Analyse ist daher nur unter Berücksichtigung des Blattalters möglich, wozu sich wegen der Blattgröße in Europa vor allem *Silene cucubalus* und in Afrika *Becium homblei* sowie in Australien die *Polycarpaea*-Arten eignen.

Die Ergebnisse solcher Analysen von *Silene cucubalus* (Population «Blankenrode») sind in Abb. 8 zusammengestellt. Der Zinkgehalt des Preßsaftes steigt ständig bei gleichzeitiger Zunahme der Gesamtschwermetallmenge bis zum Ende der Vegetationsperiode an, und zwar unabhängig vom Jahresgang des potentiellen osmotischen Wertes. Dabei nimmt mit dem Älterwerden der Blätter die in der Vakuole gespeicherte Zinkmenge von 45,2 % im Mai auf 81,1 % des Gesamtgehaltes im Oktober zu (Ernst 1969). *Silene cucubalus* kann in Analogie zum Kumulationstyp der Halophyten (Steiner 1939) als Kumulationstyp der Schwermetallpflanzen bezeichnet werden. Dieser Typ ist primär das Kenn-

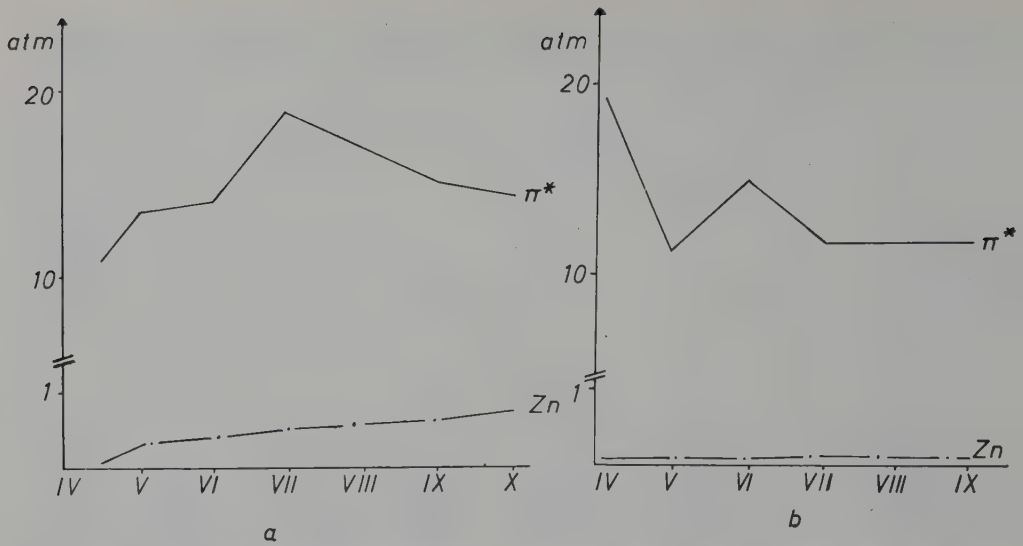


Abb. 8: Jahresgang des potentiellen osmotischen Druckes (π^*) und des Zinkgehaltes im Preßsaft (Zn, in atm!). a) *Silene cucubalus* von April bis Oktober 1967 in Blankenrode. b) *Armeria maritima halleri* von April bis September 1969 in Langelsheim

zeichen aller Schwermetallpflanzen der Erde.

Daneben haben die Schwermetallökotypen von *Armeria maritima* noch die Fähigkeit, den Schwermetallhaushalt durch eine Exkretion von Schwermetallen zu regulieren.

Die aktive Ausscheidung der Schwermetalle erfolgt durch Salzdrüsen (Abb. 9a), die im Aufbau grundsätzlich denen der halophytischen Plumbaginaceen ähnlich sind (Ruhland 1915). Bei einem größeren Ionengehalt der Boden-

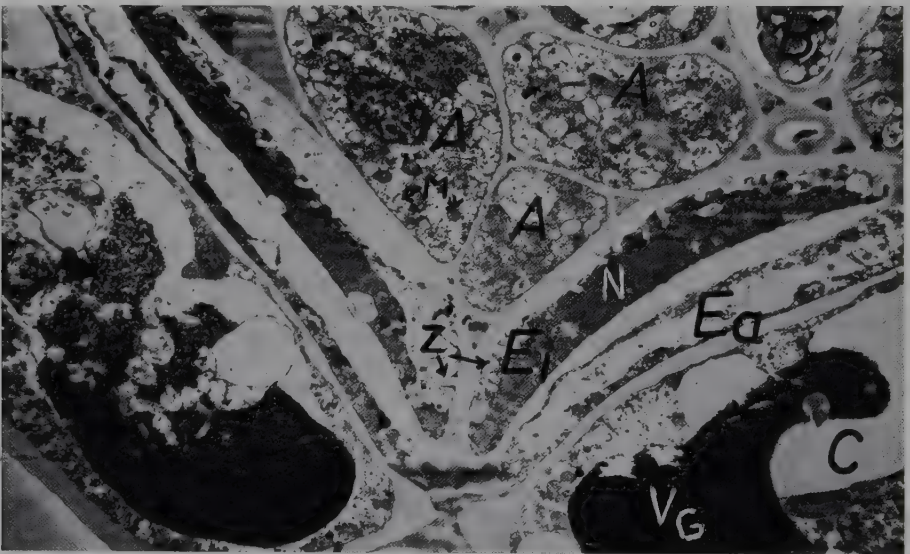


Abb. 9: a) Elektronenmikroskopische Aufnahme einer Salzdrüse von *Armeria maritima* var. *halleri*. A Sekretionszelle, B Nebenzelle, E_i innere Becherzelle, E_a äußere Becherzelle, C Sammelzelle, N Nucleus, M Mitochondrien, Z Zellwandprotuberanz, V_G Vakuole mit Gerbstoffen. Aufnahme-Vergrößerung 2000fach, Wiedergabe 5000fach. Original Weinert und Ernst. b) Blattrosette von *Armeria maritima* var. *halleri* mit Schwermetallsalzkristallen



Abb. 9: b)

bzw. Nährlösung sind auf den *Armeria*-Blättern von Schwermetallökotypen stets kleine Tröpfchen zu beobachten, die bei geringerer Luftfeuchte zu Salzkristallen eintrocknen (Abb. 9b). Die Salzdrüsen von Armerien schwermetallreicher Standorte exkretieren nicht nur Schwermetalle, sondern neben einer Reihe von Anionen vor allem die Kationen K, Ca, Na und Mg (Tab. 48). Wie die Versuche unter kontrollierten Bedingungen gezeigt haben, ist die Aktivität der Salzausscheidung und die Qualität der Salze vom Ionengehalt im Nährmedium abhängig. Sie erreicht aber niemals diejenigen Mengen, die von halophytischen Formen exkretiert werden (vgl. auch Waisel 1961). Durch die Tätigkeit der Salzdrüsen ist den Schwermetallökotypen von *Armeria maritima* eine Möglichkeit gegeben, den Salzspiegel im Zellsaft zunächst niedrig zu halten, wenn auch ein

allmählicher Anstieg im Laufe der Vegetationsperiode nicht verhindert werden kann (Abb. 8b). Dieser Typ des physiologischen Verhaltens wurde von Steiner (1939) bei den halophytischen Plumbaginaceen als «Regulationstyp» beschrieben; er sollte aber besser als «Sekretionstyp» charakterisiert werden, da auch beim Kumulationstyp eine Regulation des Ionenhaushaltes erfolgt.

Die Schwermetallsekretion und die Schwermetallakkumulation in der Vakuole setzen aber voraus, daß die Schwermetalle durch das Plasma ohne Schädigung von Proteinen transportiert werden. Da die meisten Enzymsysteme aber sehr empfindlich gegenüber höheren Schwermetallkonzentrationen reagieren (Hewitt 1958, Fuhrmann und Rothstein 1968), stellt sich nun das Kernproblem der Schwermetallresistenz: liegen die entscheidenden Unterschiede zwischen schwer-

Tab. 48: Aktivität der Salzdrüsen und Zusammensetzung der exkretierten Salze schwermetallresistenter *Armeria maritima balleri* («Langelsheim»), kochsalzresistenter *Armeria maritima maritima* («Langeoog») und *Spartina townsendii*. Nährlösung s. Ernst 1966

Art	mg Salz/ g Tr.-Gew./Tag	Kationenanteil in %					
		Na	Ca	K	Mg	Zn	Pb
<i>Armeria maritima balleri</i>	7,9	21,0	13,2	7,4	1,8	0,1	0,2
<i>Armeria maritima maritima</i>	16,5	28,9	0,4	5,3	0,1	0,0	0,0
<i>Spartina townsendii</i>	4295,0	27,8	0,5	3,7	0,1	0,0	0,0

Tab. 48a: Einfluß unterschiedlicher Zinkgaben auf die apparente CO_2 -Assimilation (mg CO_2 je Stunde und dm^2 Blattfläche) nach einer 14-tägigen Kultur in Nährlösungen (n. Baumeister und Burghardt 1956)

<i>Silene cucubalus</i>	Zinkgehalt der Nährlösung (mmol/l)			
	0,0	0,153	0,765	1,530
Normalform «Nantes»	3,14	4,28	3,34	1,53
Zinkökotyp «Silberberg»	4,82	5,14	5,42	3,67

metallresistenten und schwermetallintoleranten Populationen in der Empfindlichkeit der Enzymsysteme gegenüber einzelnen Schwermetallen begründet oder resultiert der Schwermetallresistenzmechanismus aus Unterschieden im Schwermetallcarriersystem?

Erste Hinweise auf populationsspezifische Schwermetallresistenzeigenschaften von Enzymen könnten sich aus Untersuchungen zur Photosynthese und Atmung von zinkresistenten und zinkintoleranten Populationen von *Silene cucubalus* ergeben (Baumeister 1954, Baumeister und Burghardt 1956, Wachsmann 1959). Im Vergleich zu einer Normalform lag das Optimum der Photosynthese der Zinkökotypen bei einer fünffach höheren Zinkgabe (Tab. 48a). Da aber beide Populationen in der Chlorophyllsynthese und im Chlorophyllgehalt der Blätter erheblich divergierten, und zwar unabhängig von ihrer Schwermetallresistenz, ist ein Bezug der Photosynthese auf das Chlorophyll angebracht. Dann ergeben die Assimilationszahlen keine populationsspezifischen Unterschiede in der Empfindlichkeit der photosynthetischen Prozesse gegenüber höheren Schwermetallkonzentrationen. Bei dieser Versuchsanstellung ist aber nicht sicher gestellt, daß

die Enzymsysteme überhaupt mit höheren Schwermetallmengen konfrontiert wurden.

Wenn eine populationsspezifische Schwermetallresistenz von Enzymsystemen des normalen Stoffwechsels vorliegen soll, dann muß sie in vitro an denjenigen Enzymen überprüft werden können, die im Plasma mit den Schwermetallen konfrontiert werden können, d. h. mit im Plasma lokalisierten Enzymen. Aus diesem Grunde wurde von den in Frage kommenden Enzymen das Resistenzverhalten der Nitratreduktase von Normalformen und Schwermetallökotypen der *Silene cucubalus* untersucht (Ernst et al. 1974). Dieses im Plasma lokalisierte Schlüsselenzym für die Proteinsynthese war in allen Populationen gegenüber Schwermetallen gleich empfindlich (Tab. 49). Auch die von Woolhouse (1970) durchgeführten Versuche zur Bleiresistenz der sauren Phosphatase der Wurzeln von *Agrostis tenuis* erbrachten ebenfalls keine Schwermetallresistenz dieses Enzyms aus einer bleiresistenten gegenüber einer bleiintoleranten Kalkökotype. Daraus ist zu schließen, daß die protoplasmatische Schwermetallresistenz der Schwermetallpflanzen nicht in einer Resistenz der Enzyme gegen Schwermetalle besteht – ähnliches gilt auch

Tab. 49: Die Wirkung diverser Konzentrationen von ZnSO_4 , NiSO_4 , CuSO_4 , CdSO_4 - und $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ -Lösungen auf die Aktivität der Nitratreduktase in Blättern einer zink- und bleiresistenten («Blankenrode») und einer sensitiven Population («Brochterbeck») von *Silene cucubalus*. Die Kontrollwerte (100 %) sind 3,880 μmol und 3,560 μmol NO_2/g Frischgewicht und Stunde für die schwermetalltolerante resp. -sensitive Population

«Blankenrode»	Cu	Cd	Zn	Ni	Pb
100 % Aktivität bei	0,00001	0,00001	0,0001	0,0075	0,05 mol
50 % Aktivität bei	0,00075	0,00100	0,0050	0,1000	0,20 mol
«Brochterbeck»					
100 % Aktivität bei	0,00001	0,00001	0,0001	0,0075	0,05 mol
50 % Aktivität bei	0,00075	0,00100	0,0050	0,1000	0,20 mol

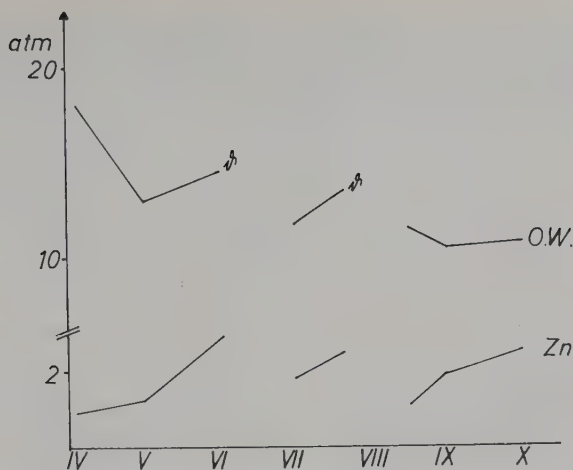


Abb. 10: Jahresgang des osmotischen Wertes und des Zinkgehaltes im Zellsaft (in atm!) in den Blättern von *Cardaminopsis halleri* in Blankenrode. ♂ = Blätter sterben ab

für Halophyten (Flowers 1972) –, sondern daß die schwermetallresistenten Populationen einen Stoffwechsel besitzen, der eine direkte Konfrontation der Schwermetalle mit allen im Plasma befindlichen Proteinen ausschließt wobei auch der vermehrten Bildung von Komplexoren eine Bedeutung zu kommen kann (Mathys, in litt.).

Eine Hypothese zur Erklärung der spezifischen Schwermetallresistenz muß sich deshalb auf Änderungen im Transport der Schwermetalle durch das Plasma richten. Ob nun ein schnellerer Transport stattfindet oder eine größere Zahl von Carriern für den Transport zur Verfügung steht, muß noch untersucht und bewiesen werden.

Auf jeden Fall ergibt sich aus dieser Hypothese für das Verständnis der Schwermetallresistenz der Pflanzen, daß eine Deponie von überschüssigen Schwermetallmengen in den Zellvakuolen physiologisch und räumlich über eine ganze Vegetationsperiode möglich sein muß. Interessant sind in diesem Zusammenhang die schon erwähnten Beobachtungen an einigen Schwermetallpflanzen, wie *Cardaminopsis halleri* und *Silene cucubalus*, die im Verlaufe der Vegetationsperiode ständig Blätter abwerfen und neue bilden. Bei einer detaillierten Untersuchung der Blattbildung von *Cardaminopsis halleri* wurde festgestellt, daß in den Achseln der abgestorbenen Blätter an niederliegenden Sprossen neue Blattrosetten entstehen, die bis zur Fruchtreife bleiben, um dann wieder abzusterben und

durch neue ersetzt zu werden. Durch die Analyse des Zinkgehaltes der Preßsäfte und der Gesamtpflanzen konnte sichergestellt werden, daß das Absterben der Blätter eines jeden Zyklus stets mit hohen Zinkkonzentrationen des Zellsaftes koinzidierte (Abb. 10). Dieses Phänomen kann meines Erachtens nur aus einer Erschöpfung der Speicherkapazität der Vakuolen und der Zellwände und einer anschließenden physiologisch schädigenden Anreicherung des Zinks erklärt werden. Auch bei anderen Schwermetallpflanzen (*Thlaspi alpestre*, *Armeria maritima* var. *halleri* und var. *muelleri*, *Minuartia verna*, *Becium homblei*, *Indigofera setiflora*) wurde beobachtet, daß die Folgen einer solchen Schwermetallvergiftung älterer Organe nur durch die ständige Ausbildung von neuen Blättern und Sprossen überwunden werden und die Arten auf diese Weise sich erhalten können. Diese Befunde erklären vielleicht auch das Fehlen von Bäumen auf schwermetallreichen Böden.

III. Vererbung der Schwermetallresistenz

Ist das Merkmal der Schwermetallresistenz der Schwermetallpflanzen nur eine Modifikation (Kovalskii und Petrunina 1964) oder handelt es sich tatsächlich um eine genetische Fixierung, zumal Prozesse einer raschen Entstehung resistenter Populationen nach Anwendung von DDT (Brown 1957), quecksilberhaltiger Fungizide (Spanis et al. 1962,

Tab. 50: Frischgewichtszunahme von *Silene cucubalus* – Populationen in zinkreicher (0,766 mmol Zn/l) und zinkarmer (0,015 mmol Zn/l) Nährlösung nach vierwöchiger Kulturdauer sowie Resistenzgrenzen von Sproßepidermiszellen nach der Methode der vergleichenden Protoplasmatik. Normalform: «Münster»; Zinkökotyp: «Aachen», «Blankenrode». $P_{1,2,3}$ = Eltern, F_{1a} , F_{1b} = Nachkommenschaft der 1. Kreuzung (n. Bröker 1963 und Gries 1965)

	P_1 «Aachen»	P_2 «Münster»	$P_1 \times P_2 =$ F_{1a}	P_3 «Blankenrode»	$P_3 \times P_2 =$ F_{1b}
Resistenzgrenze (mmol Zn)	40,0	0,4	40,0	4,0	4,0
Frischgewichtszunahme (g)					
bei 0,015 mmol Zn/l	1,21	4,14	2,13	1,18	2,56
bei 0,766 mmol Zn/l	1,07	1,83	1,94	1,11	2,22
in % der Kontrolle	88	44	91	94	87

Tonomura et al 1968) und anderer Chemikalien (Taylor 1953, Horsfall 1956, Bainbridge 1969) zur Genüge beobachtet wurden. Auf eine genetisch fixierte Anpassung an den Schwermetallstandort deuteten schon die ersten Versuche von Prat (1934) mit Populationen von *Melandrium rubrum* kupferreicher und mit Kupfer normalversorgter Böden von Piesky/CS. Vermutungen einer erblich festgelegten Schwermetallresistenz äußerten aufgrund ihrer Experimente auch Bradshaw (1952) für *Agrostis tenuis*, Baumeister (1954) für *Silene cucubalus* sowie Schwanitz und Hahn (1954) für eine Reihe von Pflanzen kupfer- und zinkreicher Böden bei Marsberg/D und Blankenrode/D.

Bröker (1963) konnte erstmals durch Kreuzungsexperimente von Schwermetallökotypen mit Normalformen von *Silene cucubalus* den Beweis erbringen, daß die in physiologischen Untersuchungen gefundene höhere

Zinkverträglichkeit von Pflanzen zinkreicher Böden gegenüber Populationen von mit Zink normalversorgten Böden *dominant* vererbt und damit genetisch fixiert wird. Als Maßstab für die Resistenz nahm Bröker die Frischgewichtszunahme (Tab. 50). Ein Vergleich der absoluten Stoffproduktion der Kreuzungspopulationen hingegen ist wegen der unterschiedlichen, populationspezifischen Stoffproduktion nicht möglich. Mit der Methode der vergleichenden Protoplasmatik wurden die Befunde Brökers durch Gries (1965, 1966) abgesichert. Sie konnte nachweisen, daß auch die Zellen der Kreuzungsnachkommenschaft zinktoleranter und zinkintoleranter *Silene cucubalus*-Populationen hoch resistent sind.

Eigene Kreuzungsexperimente mit *Silene cucubalus*-Populationen normalversorgter und kupferreicher Böden ergaben auch eine Vererbung der Kupferresistenz (Tab. 51). Kreu-

Tab. 51: Vitalitätsgrenze (80 % lebende Zellen) von Sproßepidermen der *Silene cucubalus*-Populationen normalversorgter, kupferreicher sowie kupfer- und zinkreicher Böden und deren Kreuzungsnachkommenschaft nach 48-stündiger Behandlung mit abgestuften Zink- bzw. Kupfersulfatlösungen P = Eltern, F = F_1 -Generation

	Resistenzgrenze in mmol Kupfer	Zink
P_{Br} (Normalform «Brochterbeck»)	0,004	0,4
P_{Ma} (Kupferökotyp «Marsberg»)	0,04	0,4
F_{1a} ($P_{Br} \varnothing \times P_{Ma} \sigma$)	0,04	0,4
F_{1b} ($P_{Br} \sigma \times P_{Ma} \varnothing$)	0,04	0,4
P_{La} (Kupferzinkökotyp «Langelsheim»)	0,04	40,0
F_{1a} ($P_{La} \varnothing \times P_{Br} \sigma$)	0,04	40,0
F_{1b} ($P_{La} \sigma \times P_{Br} \varnothing$)	0,04	80,0

Tab. 52: Wurzelwachstum (%) der Eltern- und der F₁-Generation aus Kreuzungen kupfertoleranter (Cu⁺) und kupferintoleranter (Cu⁻) Populationen von *Mimulus guttatus* in kupferhaltigen Lösungen. Das Wachstum im kupferfreien Nährsubstrat ist gleich 100 % gesetzt (n. Allen und Sheppard 1971)

Kreuzungsnachkommenschaft aus	Kupfergehalt des Testmediums (µg/ml)				
	0,25	0,50	1,00	3,00	5,00
Cu ⁻ × Cu ⁻	54,7	9,4	6,3	5,0	3,1
Cu ⁻ × Cu ⁺	110,9	112,3	103,0	57,8	10,1
Cu ⁺ × Cu ⁻	154,8	103,1	83,7	14,1	10,1
Cu ⁺ × Cu ⁺	128,0	131,2	159,4	45,4	25,8

zungen aus Populationen von *Silene cucubalus* kupfer- und zinkreicher sowie normalversorgter Böden erwiesen sich als resistent sowohl gegen Kupfer als auch gegen Zink.

Auch bei Kreuzungen zinktoleranter und zinkintoleranter Populationen von *Armeria maritima* (Lefebvre 1968), kupferresistenter und nicht-resistenter Populationen von *Mimulus guttatus* (Allen und Sheppard 1971) sowie bleitoleranter und bleiintoleranter Formen von *Festuca ovina* (Urquhart 1971) war die F₁-Generation unabhängig von der ver-

wendeten Mutterpflanze zink-, kupfer- bzw. bleiresistent; getestet wurde in diesen Experimenten mit der «rooting technique». Allerdings war die Dominanz des Erbganges nur dann deutlich ausgeprägt, wenn das Wurzelwachstum der Pflanzen in Nährlösungen mit niedrigen Schwermetallgehalten (Allen und Sheppard 1971) bzw. die protoplasmatische Resistenz an Pflanzen aus der Aufzucht in einem schwermetallarmen Nährsubstrat (Rüther 1966, Schiller 1971) getestet wurde. Die von Allen und Sheppard ge-

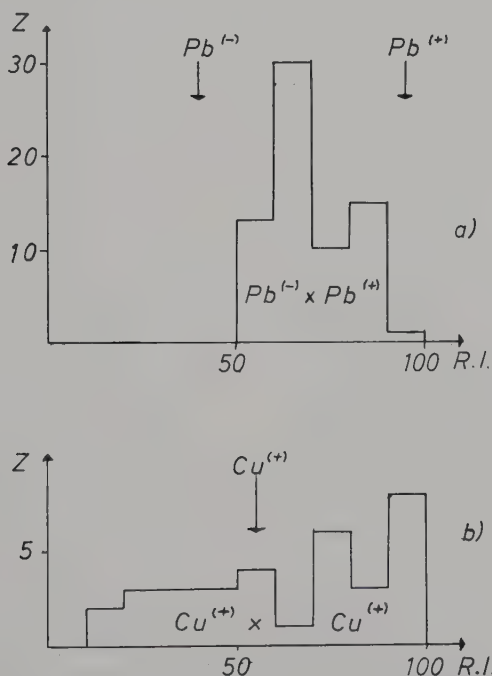


Abb. 11: Vererbung der Schwermetallresistenz. a) Resistenzindex in der Nachkommenschaft aus einer Kreuzung einer bleitoleranten ($Pb^{(+)}$) mit einer blei-intoleranten ($Pb^{(-)}$) Pflanze von *Festuca ovina* (n. Urquhart 1971 verändert). b) Resistenzindex in der F₁-Generation aus einer Kreuzung zweier kupferresistenter Pflanzen von *Agrostis tenuis* (n. McNeilly und Bradshaw 1968 verändert)

gebene Interpretation einer dominanten Vererbung bei niedrigen Kupferkonzentrationen, einer intermediären bei mittleren Kupfergehalten und einer rezessiven bei hohen Kupferkonzentrationen des Nährmediums ist von einer Erklärung der Befunde (Tab. 52) weit entfernt; vielmehr zeigen sich hier methodische Grenzen in der Handhabung beider Methoden, die mit der Vererbung der Schwermetallresistenz überhaupt nichts zu tun haben.

Es bedarf noch einiger weiterführender Überlegungen zur Genetik dieses Resistenzmechanismus, die vor allem für die Ausbreitung und Verbreitung der Schwermetallresistenz unter den Populationen von Interesse sind. Wird die Eigenschaft der Schwermetallresistenz durch ein oder mehrere Gene bestimmt, und tritt das Merkmal homozygot oder heterozygot in den schwermetallresistenten Pflanzen auf? Zur letzten Frage greife ich auf das Beispiel von Urquhart (1971) zurück. Er prüfte die Bleiresistenz einiger Populationen von *Festuca ovina* nach Kreuzungsexperimenten mit der «rooting technique» und fand eine gerichtete Dominanz. Wenn die Resistenz aller Nachkommen aus der Kreuzung einer hoch bleiresistenten und einer bleiintoleranten Pflanze bezüglich der Bleiresistenz betrachtet wird, so zeigt sich, daß zwar die bleiresistenten Individuen über-

wiegen, aber auch nichtresistente Exemplare auftreten (Abb. 11a). Dieses Beispiel wie viele andere sprechen für die Notwendigkeit, daß die Eigenschaft der Schwermetallresistenz durch zwei oder mehrere Gene bestimmt wird und daß sie in den hoch resistenten Individuen auch heterozygot vorliegt. Lediglich die Selektion des schwermetallreichen Standortes sorgt dafür, daß die weniger resistenten Individuen sich nicht behaupten können. (Cook et al. 1972). Denn wie McNeilly und Bradshaw (1968) an Pflanzen von *Agrostis tenuis* eines kupferreichen Standortes zeigen konnten, haben die Ableger von kupferresistenten Pflanzen im Vergleich zu Populationen von einem benachbarten, aber mit Kupfer normal versorgten Boden eine hohe Kupferresistenz; hingegen weisen die aus Saatgut von kupferresistenten Individuen gezogenen Keimlinge alle Übergänge von fehlender bis hoher Kupferresistenz auf (Abb. 11b).

Alle Versuche zur Vererbung der Kupfer-, Zink- oder/und Bleiresistenz haben einen dominanten Erbgang aufgezeigt. Eine systematische Aufzucht von schwermetallresistenten Pflanzen für die Besiedlung schwermetallreicher Böden ist damit möglich, zumal häufig die resistenten Rassen durch eine hohe Selbstfertilität ausgezeichnet sind (Riley 1956, Lefebvre 1970).

C. Taxonomische Probleme

Bevor die Vegetation der schwermetallreichen Böden beschrieben werden kann, ist noch eine Verständigung über die Abgrenzung der Arten zweckmäßig. Die bisher ökologisch und physiologisch orientierte Definition der Schwermetallpflanze bleibt naturgemäß vor allem für den Taxonomen unbefriedigend, der in Anlehnung an die Linnésche Art nach morphologischen Kriterien zur Abgrenzung und Untergliederung der Art sucht. Unter diesem Aspekt soll nun geklärt werden, ob die physiologische Rassenbildung auch in morphologischen Änderungen ihren Niederschlag gefunden hat. Erst dann sollen physiologische Rassen taxonomisch klassifiziert werden (Merxmüller 1968). Doch wird diese Kombination ökophysiologischer und morphologischer Veränderungen nur dann gegeben sein, wenn beide Merkmale durch denselben Genkomplex gesteuert oder modifiziert werden.

Baumann (1885) und Jensch (1894) haben zuerst morphologische Unterschiede zwischen Pflanzen schwermetallreicher und denen normal versorgter Böden beschrieben. Seit dieser Zeit tauchen in den Floren und Monographien in immer stärkerem Ausmaß selbständige Arten und Unterarten von Pflanzen schwermetallreicher Böden auf (z. B. Rothmaler 1963, Duvigneaud und Denaeyer-de Smet 1963, Auquier 1964, Wild 1970, 1971). Dabei wird häufig durch Artnamen wie «calaminaria, cupricola, cobalticola, niccolifera» die Erhebung des Schwermetallökotyps zur höheren taxonomischen Einheit noch mit dem vermuteten ökologisch dominierenden Charakteristikum bekräftigt. Doch ist bisher kaum der Versuch unternommen worden, durch eine Aufzucht dieser Pflanzen unter möglichst einheitlichen Bedingungen wenigstens rein modifikatorische Merkmale der Populationen auszuschließen. So zieren sie in besonders ausgeprägter Form, im sog. «Typus-Exemplar», die Herbarien und werden als wesentliche, wenn nicht sogar als alleinige Kriterien zur Klassifizierung herangezogen

(vgl. u. a. die Armeria-Monographie von Bernis 1953). Dabei ist es doch das Ziel des Taxonomen «*Sippen* zu beschreiben und zu unterscheiden, nicht *Pflanzen*» (Merxmüller 1968, p. 611). Trotzdem ist aber jede taxonomische Einheit letztlich das Ergebnis der subjektiven Entscheidung des Bearbeiters.

An wenigen Beispielen soll die Problematik einer Klassifizierung der Pflanzen schwermetallreicher Böden aufgezeigt werden. Zunächst ist dabei festzustellen, in welchem Umfang im obigen Sinne besondere Arten auf Schwermetallböden verbreitet sind. Für die europäische Flora kann z. Zt. mit einiger Sicherheit als besondere Art nur *Viola calaminaria* angeführt werden. Das «Galmeiveilchen» hebt sich morphologisch und cytotonomisch so stark von der mit diesem Veilchen früher vereinten *Viola lutea* (Schulz 1912) ab, daß *Viola calaminaria* als selbständige Art betrachtet werden kann (Heimans 1961, Ernst 1965, Heimans 1966). Eine weitere Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen zur *Viola tricolor*-Gruppe ist aus den laufenden genetischen Untersuchungen zu erwarten (Kakes 1973).

Für die afrikanischen Schwermetallböden ist eine Fülle von neuen Arten beschrieben worden (Robyns 1932, Duvigneaud 1958, 1959, Duvigneaud und Denaeyer-de Smet 1960, 1963, Wild 1970). Schon Duvigneaud (1958, p. 253) stellt aber fest, daß eine Anzahl der von Robyns (1932) beschriebenen Kuprophyten (= Pflanzen kupferreicher Böden) auch auf nicht-schwermetallreichen Böden gefunden wurden. Aber auch unter den vielen von Duvigneaud beschriebenen Schwermetallpflanzen Afrikas (Kuprophyten, Kobaltophyten) sind noch eine Menge von Arten, die bei einer vertieften Kenntnis der zentralafrikanischen Flora den «Art»-Kriterien nicht standhalten, zumal viele von ihnen sich von den Ausgangsformen nur durch Schmalblättrigkeit oder Zwergwuchs unterscheiden. Gerade diese Merkmalsausbildungen finden sich aber auch auf anderen

trockenen und offenen Standorten wieder und sind keineswegs an die Schwermetallresistenz gekoppelt, wie Bröker (1963) in Kulturversuchen an *Silene cucubalus* zeigen konnte. Mit Sicherheit ist in Afrika die Labiate *Acrocephalus* (= *Haumanniastrum*) *robertii* sowie mit Vorbehalten die Leguminose *Crotalaria cobalticola* nur auf Schwermetallböden anzutreffen. Alle anderen sog. Arten sind meist nur Varietäten sonst weit verbreiteter Arten, wie etwa *Silene cobalticola* die schmalblättrige Form von *Silene burchelli* oder *Dicoma nicolifera* eine Variante von *Dicoma macrocephala* (Wild 1970) ist.

Auch die sog. Kupferblume von Herberton (Queensland, Australien) *Polycarpaea spirostylis* (Bailey 1909) ist nicht nur auf schwermetallreichen Böden, sondern ebenfalls auf mit Schwermetallen normal versorgten Standorten gefunden worden (Cole et al. 1968), wenn sie auch wie andere *Polycarpaea*-Arten bevorzugt auf Schwermetallböden vorkommen.

Alle weiteren Pflanzensippen schwermetallreicher Böden zeigen eine so vielgestaltige Ausprägung diverser Merkmale innerhalb der Populationen, daß morphologische Merkmale gegen spezifische Klassifizierungen in eigene Arten sprechen (vgl. Marsden-Jones 1957). Selbst eine saubere Diagnose auf dem Niveau der Subspezies fällt schwer. Zu diesen Arten gehört u. a. *Thlaspi alpestre* (Tutin et al. 1964), das auf den Schwermetallböden Europas mit einem durch physiologische Merkmale gut abgrenzbarem Ökotyp vertreten und aufgrund der geringen Vitalität und Fertilität des Schwermetallökotyps auf Normalböden von der Ausgangsform erheblich entfernt ist. Riley (1956) hat Populationen von *Thlaspi alpestre* großbritannischer Schwermetallrasen auf ihr Kreuzungsverhalten geprüft. Trotz eines protogynen Blühverlaufes, der eine Fremdbestäubung ermöglicht, wurde der Anteil der Selbstbestäubungen auf 95 % geschätzt, wodurch ein Genfluß infolge von Fremdbestäubung drastisch eingeschränkt ist. Aufgrund der hohen Fertilität der Selbstungen wird die Population auf kleinem Areal genetisch stabilisiert, was für die Evolution selbständiger Arten bedeutungsvoll ist. Gleichzeitig weisen die einzelnen Populationen von *Thlaspi alpestre* schwermetallreicher Böden neben den genökologischen Beson-

derheiten, gefördert durch die Abstands- isolierung der Populationen, noch morphologische Distinktionen auf, die fast alle nur modifikativ sind. So ist es deshalb kaum verwunderlich, wenn die an Herbarmaterial vorgenommene Beschreibung der Unterarten zu einer gerade nicht sinnvollen Aufspaltung des Formenkreises geführt hat. So werden allein von den schwermetallreichen Böden des Silberberges (Areal 100 m²) wohl in Unkenntnis der Lokalität zwei Unterarten diagnostiziert (Hegi 1958), was bei Kenntnis der vollen Formenfaltigkeit unterblieben wäre.

Ein ähnlicher taxonomischer Wirrwarr herrscht bei der vielgestaltigen *Minuartia verna* vor. Denn hier wurde bisher Individuensystematik par excellence getrieben (Hayek 1922, Halliday 1958). Fast stets liegen nur Ökotypen einer an Biotypen reichen Art vor, die schon an einem schwermetallreichen Hang einer Halde eine große Mannigfaltigkeit aufweisen kann. Auch in diesem Fall ist es nicht möglich, die von Schubert (1952, 1954) getroffene Umbkombination der Schwermetallformen zur Subspezies «hercynica» aufrecht zu erhalten. Der Schwermetallökotyp ist in keinem größeren Gebiet an einen bestimmten Phänotyp gebunden, so daß mir eine weitere Differenzierung der Art unzweckmäßig erscheint. Auch Kulturversuche mit einigen Populationen haben die bisher beschriebenen Unterarten erst recht fragwürdig werden lassen (vgl. Rauschert 1972).

Eine taxonomisch sehr schwierig abzugrenzende Gruppe ist der Formenkreis der *Armeria maritima*. Koch (1838), Wallroth (1842), Schulz (1912) und Christiansen (1931) haben die auf den Schwermetallböden Mitteleuropas verbreiteten Populationen als eigene Varietäten und Formen beschrieben. Schubert (1952, 1954) erhob sie bei der Revision der Schwermetallformen zu selbständigen Arten; Rothmaler (1963) stufte sie wieder zu Unterarten zurück. Lefebvre (1967) faßt die Schwermetallökotypen Belgiens und des Aachener Raumes als Zwischenformen von *Armeria maritima* und *Armeria alpina*, diejenigen Mitteleuropas als kontinentale Varietät der *Armeria maritima*, als var. *elongata*, auf. Neuerdings teilt Lefebvre (1974) die Ökotypen schwermetallreicher Böden weit in Unterarten auf, die in etwa den unten gefaßten Varietäten entsprechen. Diesen Untersuchungen fehlen aber Vergleiche mit möglichst unter ein-

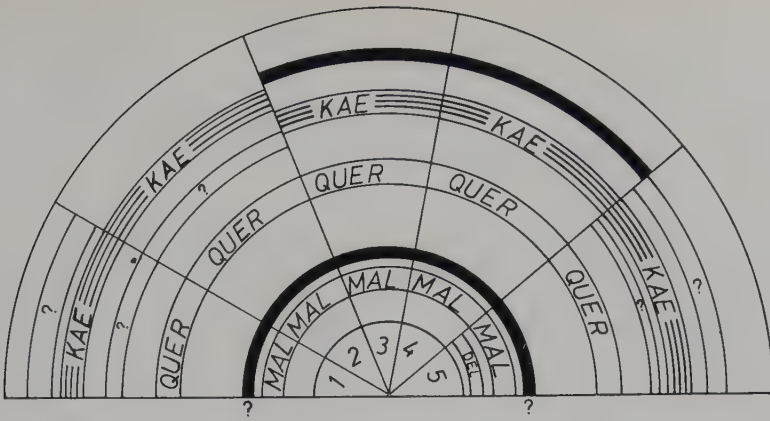


Abb. 12: Ringchromatogramm (BEW) der Petalen einiger Varietäten von *Armeria maritima* s. l. 1. muelleri, 2. calaminaria, 3. halleri, 4. bottendorffensis, 5. hornburgensis. Mal = Malvidin-3,5-diglucosid, Del = Delphinidin-3,5-diglucosid, Quer = Quercetin, Kae = Kaempferol

heitlichen Bedingungen aufgezogenen Pflanzen, wie sie in den folgenden Arbeiten durchgeführt wurden. Baker (1966) zeigte in einer umfassenden *Armeria*-Studie, daß genetische Unterschiede, die im Phänotyp manifest werden können, weder zwischen ökologischen noch geographischen Rassen bestehen. Harborne (1967) stellt bei der Gattung *Armeria* uniforme Pigmentmuster in Blüten, Blättern bzw. Wurzeln fest, die Flavonoide und Anthocyane betreffend. Eigene Untersuchungen an Jungpflanzen und an Pflanzen aus spontanem Saatgut jener Wuchsorte, die der monographischen Bearbeitung von Schubert (1952) zugrunde lagen, konnten die uniforme Pigmentausrüstung der *Armeria maritima*-Gruppe nicht bei allen Formen bestätigen (Abb. 12); das gilt sowohl für die Anthocyane der Petalen als auch für die Flavonoide der Blätter. Unter Berücksichtigung der phytochemischen Befunde sind die von Schubert unterschiedenen Formenkreise «halleri» und «bottendorffensis» zwar in der Pigmentgarnitur, aber nicht morphologisch identisch. Auch kann die Population von Hornburg aufgrund der auch in Gewächshauskulturen unterschiedlichen Wuchsform und der besonderen Pigmentausrüstung (Delphinidin-3,5-diglucosid) als selbständige Variante beibehalten werden. Eine von diesen Formenkreisen abweichende Gruppe ist die auf den schwermetallhaltigen Böden der Pyrenäen verbreitete *Armeria maritima* var. *muelleri* (Ernst 1966), die zwar Ähnlichkeiten in der

Laub- und Hüllblattmorphologie mit der halleri-Gruppe aufweist, sich aber von dieser durch die Flavonoidmuster der Blätter deutlich abhebt (Abb. 12). Sie wird von allen Taxonomen (Bernis 1953, Donadille 1969, 1969/70) als selbständige Unterart bzw. Art angesehen. Die Armerien haben also auf weit voneinander getrennten, gleichartigen Standorten ähnliche Ökotypen ausgebildet, die aber aufgrund der Merkmalsunterschiede taxonomisch nur dem Rang von Varietäten (Davis und Heywood 1963) entsprechen. Unter Berücksichtigung der unter einheitlichen Kulturbedingungen erhaltenen morphologischen Merkmale und der phytochemischen Charakteristika fasse ich die Schwermetallökotypen von *Armeria maritima* zu folgenden Gruppen zusammen:

- Armeria maritima* Willd. var. *hornburgensis* Schulz
- var. *halleri* Wallr.
- var. *bottendorffensis* Schulz
- var. *calaminaria* (Petri) Ernst
- var. *serpentina* Gauckler
- var. *muelleri* Huet du Pav.
- var. *cantabrica* Roiss. et Reut. ex Willk.
- var. *maritima* Willd.
- var. *elongata* Soo.

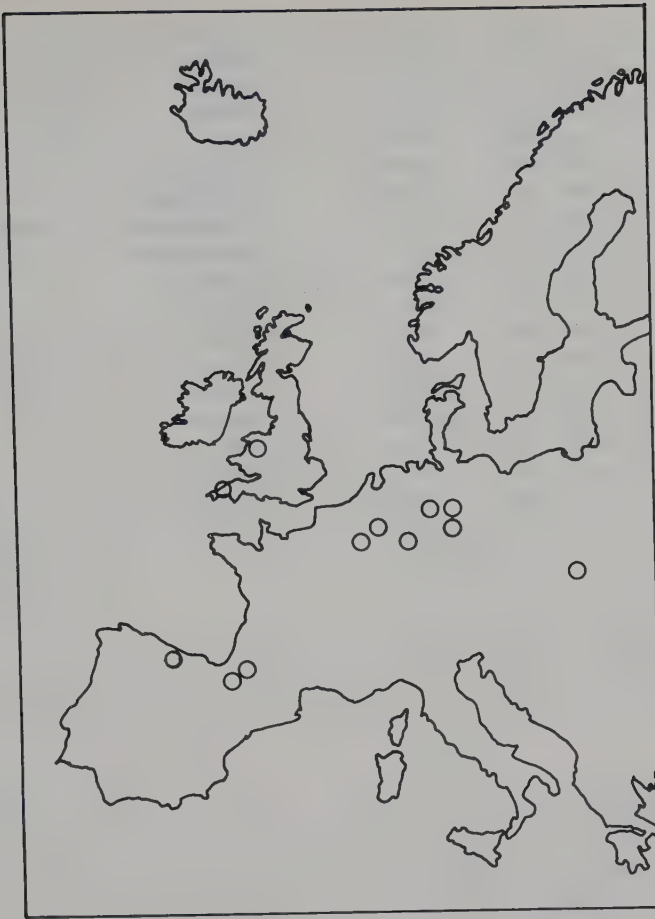
D. Evolution und Verbreitungsgeschichte

Die häufig stark zerstreuten Vorkommen einiger Schwermetallökotypen haben schon frühzeitig (Schulz 1912) die Frage nach der Entstehung dieses Verbreitungsmusters aufgeworfen. Um die heute meist disjunkten Areale dieser Schwermetallpflanzen erklären

zu können, wird seit Schulz angenommen, daß es sich um Glazialrelikte handelt, die nur auf den schwermetallreichen Böden vor dem Konkurrenzdruck der anderen Arten geschützt sind. Dieser Hypothese eines Paläo-Endemismus im Sinne von Stebbins (1952),



Abb. 13: Spätglaziale Fundorte von *Armeria maritima* (a) und rezente Wuchsorte von Schwermetallökotypen (b) in Europa



○ rezente Vorkommen von *Armeria maritima*
Schwermetallökotypen

Abb. 13 b

die von Heimans (1961) auch auf alle Schwermetallpflanzen übertragen wurde, setzen Antonovics et al. (1971) die Neo-Endemismus-Hypothese entgegen. Sie besagt, daß *alle* Arten der schwermetallreichen Böden erst in jüngster Zeit in den gegebenen Arealen aus vorhandenen Formen entstanden sind. Damit nicht erklärare Arealtypen werden auf die Verschleppung durch Mensch und Tier zurückgeführt.

Bevor ich auf die Hypothese des Neo-Endemismus eingehe, soll zunächst einmal untersucht werden, in welchem Umfang dem Paläo-Endemismus der Schwermetallpflanzen eine Bedeutung zuzumessen ist. Dabei sollte beachtet werden, daß in der klimatisch ungünstigen alpinen Zone der europäischen

Hochgebirge die schwermetallreichen Böden mit schwermetallresistenten Pflanzen besiedelt sind und daß die Selektion schwermetallresistenter Populationen sehr rasch verlaufen kann.

Unter Berücksichtigung pollenanalytischer Befunde aus vielen europäischen Bereichen wird der Versuch unternommen, die von Schulz (1912) geforderte allgemeine Verbreitung der den Schwermetallpflanzen nahestehenden Formen nach der Eiszeit zu überprüfen. Dieses Unterfangen wird insofern schwierig, als im allgemeinen die heutigen Schwermetallpflanzen-Vorkommen so weit von Mooren entfernt sind, daß ein bis ins Spätglazial durchgehender Nachweis vor allem auch durch die Nicht-Windblütigkeit

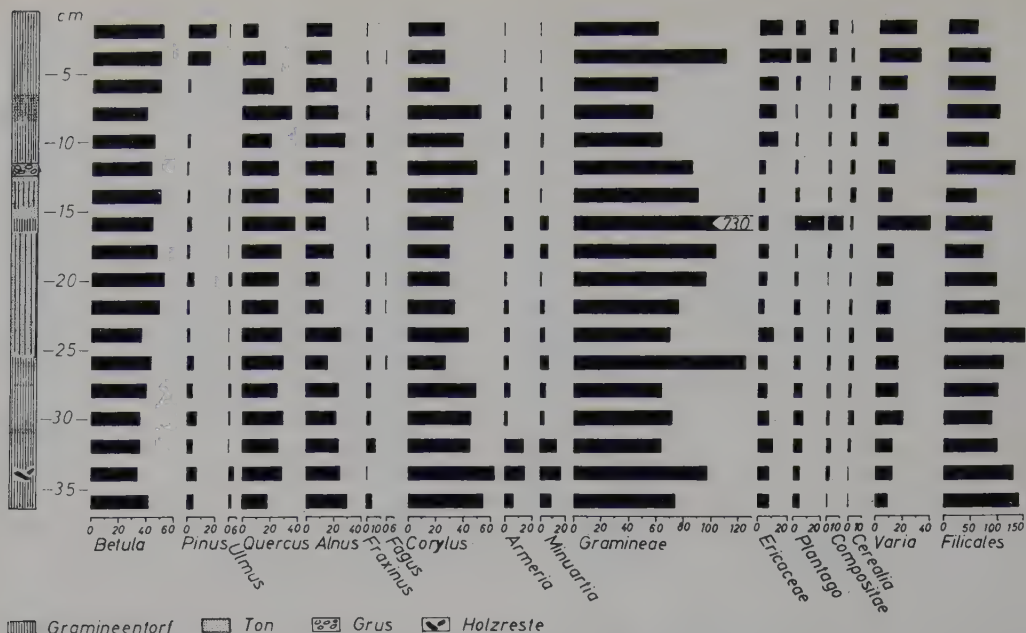


Abb. 14: Pollendiagramm des kupferreichen Torfes von Dolfrwynog. Die Frequenz der Baumpollen und der wichtigsten Kräuterpollen ist auf die Summe der Baumpollen bezogen (= 100 %) (vgl. Ernst 1969)

der Arten erschwert wird. Aufgrund der heutigen Vegetation schwermetallreicher Böden ist in Europa für diese Untersuchungen den Cruciferen, den Violaceen und Plumbaginaceen (*Armeria*-Typ) besondere Beachtung zu schenken. Von den interessierenden Arten sind für solche Auswertungen die Pollen von *Armeria* besonders wertvoll, da dieser Pollentyp auf die Gattung beschränkt bleibt. Bei den Cruciferen und Caryophyllaceen sind in pollenanalytischen Arbeiten im allgemeinen nur die Pollen des Familien-Typus unterschieden worden, obwohl gerade bei den Caryophyllaceen eine weitere Differenzierung möglich ist (Conolly, Godwin und Megaw 1950). Pollen vom *Viola*-Typ sind sehr selten beachtet worden (Janssen 1960), so daß die weiteren Betrachtungen auf die *Armeria*-Vorkommen, auf die Cruciferen und Caryophyllaceen beschränkt werden müssen.

In allen genauer untersuchten spätglazialen Ablagerungen beteiligen sich die Pollen der drei erwähnten Typen an der Gesamtmenge des Pollenniederschlags im Spätglazial mit Werten bis zu 2 %. Dabei ist vor allem in der spätglazialen Flora Englands und Irlands

neben *Helianthemum*, *Jasione*, *Polemonium*, *Thalictrum* u. a. *Armeria* (meist als «A»- und «B»-Typ) häufig vertreten (Godwin 1956, Pigott und Pigott 1963, Birks 1965, Bartley 1966, Godwin 1968), während diese Art in Mitteleuropa (Lang 1952, Beug 1957, Straka 1958) und in Südfrankreich (Oldfield 1964) nur vereinzelt aufgefunden wurde (Abb. 13). Der dimorphe *Armeria*-Pollen ist in Europa aber auch in kontinental getönten Bereichen im Spätglazial gefunden worden, namentlich in Polen (Kulczinski 1932, Szafer 1945). Durch das Auftreten der dimorphen *Armeria*-Pollen ist gleichzeitig sichergestellt, daß es sich nur um *Armeria maritima* s. l. handelt. Damit scheiden die holarktischen, aber monomorphen Arten wie *Armeria labradorica* und *Armeria intermedia* als mögliche spätglaziale Arten aus (Iversen 1940, Szafer 1945). Wie die Karte der Pollen- oder Frucht-Funde ausweist (Abb. 13), war der dimorphe Formenkreis von *Armeria maritima* in Europa weit verbreitet, wobei die meisten Fundpunkte vom damaligen Küstenverlauf (Woldstedt 1961) weit entfernt liegen. In allen Profilen verschwinden die *Armeria maritima*-Pollen, ebenso wie der größte Teil der Cruciferen und

Caryophyllaceen zu Ende des Spätglazials. Gleichzeitig fällt die *Artemisia*-Kurve. Lediglich in England wurden *Armeria*-Pollen zusammen mit denjenigen des *Salix herbacea*-Typs noch an der Wende zum Boreal (V/VI) nachgewiesen (Thallis 1964). Deshalb kann angenommen werden, daß diese Pflanzen sich mit dem Rückzug des Eises als Tundrenelemente und Geröllbesiedler weit über Europa verbreitet hatten, später aber mit dem Beginn des Alleröds und Boreals durch die Einwanderung einer größeren Zahl von Kräutern und Gehölzarten wegen ihrer Konkurrenzempfindlichkeit nur auf den konkurrenzarmen Standorten überlebten, zu denen u. a. auch die natürlich schwermetallreichen Böden gehören. Die *Armerien* sind sicherlich nicht erst infolge des Konkurrenzdruckes auf die schwermetallreichen Böden zurückgewichen, sondern die schon schwermetallresistenten Populationen jener Zeit waren bereits auf den Schwermetallböden vorhanden und überlebten infolge mangelnder Konkurrenz. Da jedoch bisher kein ins Spätglazial hineinreichendes Moor in nächster Nähe eines natürlich schwermetallreichen Bodens bekanntgeworden war, fehlten weitere Belege bis in die jüngste Zeit.

Der erste Beweis echter Schwermetallpflanzen konnte erstmals durch Pollenfunde von *Armeria maritima* und *Minuartia verna* in einem kupferreichen Torf bei Dolfrwynog in Wales erbracht werden (Ernst 1969c), indem ein durchgehender Nachweis für das Auftreten der Schwermetallpflanzen bis in das 11. Jahrhundert n. Chr. gelang (Abb. 14). Damit ist die generelle Ablehnung des Paläo-Endemismus der Schwermetallpflanzen durch Antonovics et al. (1971) nicht haltbar. Denn das kupferhaltige Moor ist erst im 18. Jahrhundert ausgebeutet worden, so daß eine Verschleppung der Schwermetallpflanzen durch Bergleute (Riley 1956 für *Thlaspi alpestre*) allein zur Erklärung der Areal-disjunktionen der Schwermetallpflanzen nicht ausreicht. Von den heute bekannten Schwermetallpflanzen Europas dürften allerdings nur die Schwermetallökotypen von *Minuartia verna*, *Thlaspi alpestre* und *Armeria maritima* mit Sicherheit als Glazialrelikte anzusprechen sein.

Von den weiteren Pflanzen schwermetallreicher Böden mit disjunktem Areal bleibt nur die Herkunft des Galmeiveilchens, *Viola*

calaminaria, unklar. Durch die Beziehung zu den *Tricolores* ($n = 26$) (Ernst 1964) ist zwar eine Abstammung von Glazialformen, wie sie Heimans (1936, 1961, 1966) fordert, möglich (Kulczynski 1932), doch könnte ebenso eine noch vergleichsweise junge Entwicklung etwa aus *Viola tricolor* vorliegen, zumal das Galmeiveilchen eine schwache Schwermetallresistenz besitzt und niemals auf sehr schwermetallreichen Böden auftritt (Kakes 1973).

Die disjunkten Areale einiger Schwermetallpflanzen Zentralafrikas werden von Duvigneaud (1958, 1963), Wild und Heyting (1966), Howard-Williams (1969, 1970) auf eine geographische Isolierung nach einer allgemeinen Florenwanderung (vgl. Hedberg 1957, Wild 1968) zurückgeführt. Auch hierbei ist anzunehmen, daß infolge des Konkurrenzdruckes die Arten auf den mit Schwermetallen normalversorgten Böden verschwanden und nur jene Populationen überlebten, die die Schwermetallböden bereits vor der Florenbewegung besiedelten. Hier sollen einige weitere Beispiele angeführt werden, die die von Antonovics et al. (1971) angenommenen Neo-Endemismen aller Schwermetallpflanzen widerlegen.

Eine der sog. «Kupferpflanzen» Zentralafrikas, die Labiate *Becium bomblei*, hat in Katanga und in Nordzambia ein geschlossenes Areal (Abb. 15), wo sie nicht nur auf kupferreichen Böden (Duvigneaud 1958, 1963, Reilly 1967, 1969, Ernst 1972a), sondern auch auf kupferarmen Böden zu Hause ist (Howard-Williams 1971). Nach einer Verbreitungslücke im Einzugsbereich des Zambesi erscheint die Pflanze wieder auf dem rhodesischen Hochplateau, wo sie bis auf eine Lokalität stets kupfer-, nickel-, zink- oder bleireiche Böden bewohnt, aber keineswegs auf allen schwermetallreichen Böden vorkommt (Wild 1968, 1970, Howard-Williams 1969, 1970, Ernst 1972a). Da ein Teil der Schwermetallböden erst mit Hilfe dieser Pflanze in den letzten Jahren gefunden wurde (Horscroft 1961), ist eine Verschleppung durch Bergleute für die Erklärung der Areal-disjunktion (Transport-Endemismus im Sinne von Schubert 1954, Antonovics et al. 1971) auch hier nicht gegeben. Vielmehr handelt es sich um Reliktstandorte, die der Biotypendepletion entgangen sind.

Auch bei anderen Arten schwermetallreicher Böden Katangas hat eine solche Ver-

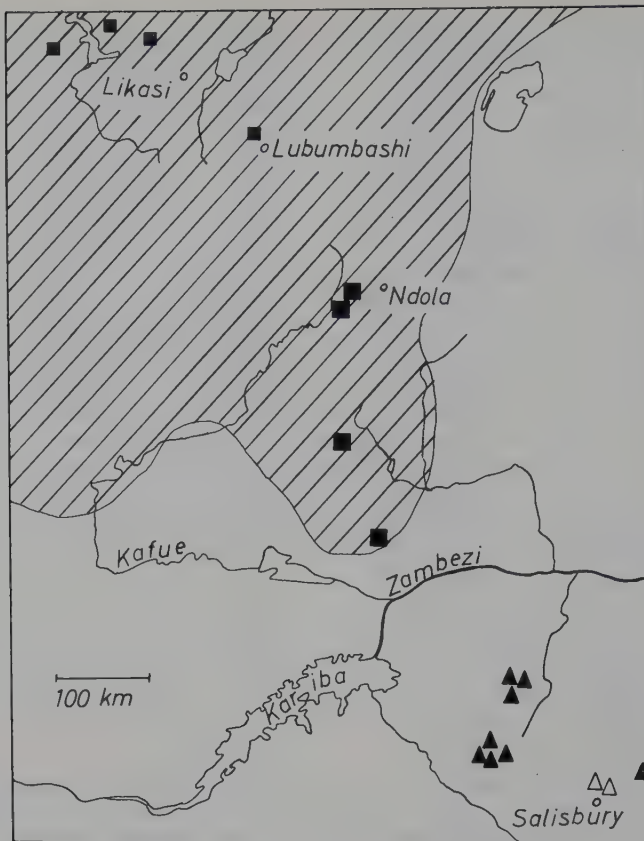


Abb. 15: Verbreitung von *Becium bomblei* in Zentralafrika (n. Duvigneaud 1949–1963, Reilly 1967 bis 1973, Howard-Williams 1969, Herbarbelegen in Ndola und Salisbury sowie eigenen Beobachtungen)

////// Hauptareal

■ mit Fundorten auf Schwermetallböden innerhalb des Hauptareals

▲ Einzelvorkommen außerhalb des Hauptareals auf Schwermetallböden

△ nur auf schwermetallarmen Böden

armung an Biotypen stattgefunden. So ist die Labiate *Haumanniastrum polyneurum* in den Savannen des katangischen Hochplateaus von Mitwaba weit verbreitet (Abb. 16). Sie fehlt südwärts über einige hundert Kilometer und kommt dann ausschließlich auf den kupfer- und kobaltreichen Böden von Mindingi und Dikuluwe vor (Duvigneaud und Denaeyer-de Smet 1963). Ähnliches gilt auch für die Tiliaceae *Triumfetta digitata*.

Im Gegensatz zu den paläo-endemischen Schwermetallökotypen von *Armeria maritima*, *Minuartia verna* u. a. könnten die Schwermetallformen der anderen Schwermetallpflanzen rezenten Mutationen von verbreiteten Grundformen entstammen, wie sie in

jüngster Zeit im Anschluß an die Hypothese der «catastrophic selection» (Lewis 1962) von Jain und Bradshaw (1966) für Schwermetallökotypen von *Agrostis tenuis* wahrscheinlich gemacht und von mir auf einer nur drei Jahre lang durch zink- und kadmiumhaltige Emissionen einer Zinkhütte kontaminierten Fläche in statu nascendi beobachtet werden konnten. Zwar fehlen diesen Formen alle morphologischen Besonderheiten, doch sind sie physiologisch von den Ausgangspopulationen scharf unterschieden. Auch Duvigneaud und Denaeyer-de Smet (1963) schließen aus den geringen Unterschieden von Pflanzen kupferreicher und normalversorgter Böden Zentralafrikas auf einen Neo-

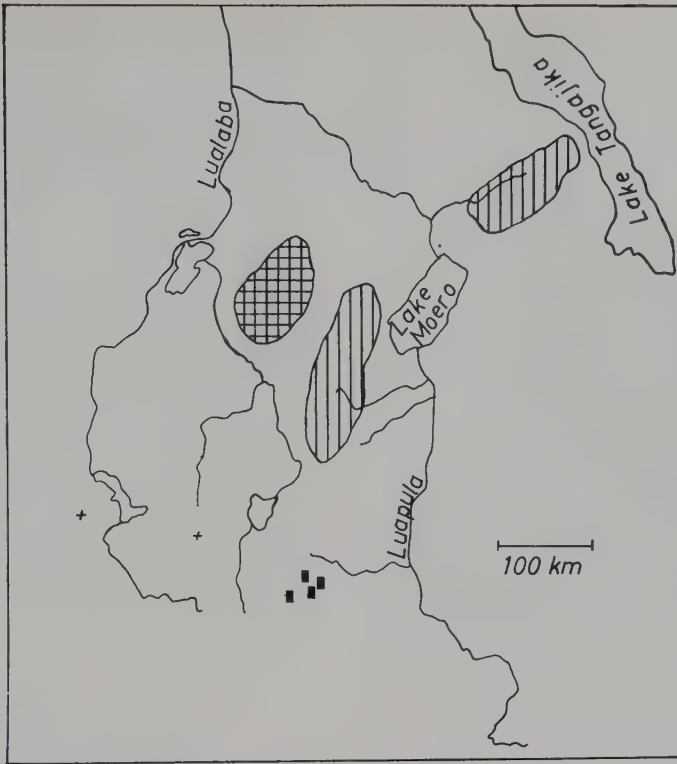


Abb. 16: Arealkarte von *Haumannistrum polyneurum* (▨ Hauptareal, + Einzelvorkommen auf Schwermetallböden) und von *Triumfetta digitata* (▤ Hauptareal, ■ isolierte Vorkommen auf Schwermetallböden) im Kongo (n. Duvigneaud und Denaeyer-de Smet 1963 sowie Herbarbelegen)

Endemismus der Kleinarten und Varietäten. Sie deuten die Vegetation der afrikanischen Schwermetallböden als eine junge Flora; doch übersehen sie, daß diese natürlichen Schwermetallböden den Pflanzen schon seit zehntausend Jahren oder noch länger für einen Besiedlungsversuch zur Verfügung stehen. Es wäre in der Tat sehr verwunderlich, wenn die Besiedlung dieser Böden erst in jüngerer Zeit erfolgt ist, wo wir bei neu geschaffenen schwermetallreichen Standorten einen so raschen Fortschritt in der Evolution resistenter Populationen beobachten können.

Für die Entstehung von Neo-Endemiten ist Voraussetzung, daß die Population nach der Mutation sich mehr oder weniger rasch isolieren kann, um aufgrund der engen Verzahnung von schwermetallreichen und normalversorgten Böden die Möglichkeit zum Genaustausch zwischen den Populationen zu unterbrechen. Wegen der dominanten Vererbung der Schwermetallresistenzen ist zu

erwarten, daß die Verbreitung schwermetall-resistenter Ökotypen auch über den schwermetallreichen Boden hinausreicht. Besonders bei windblütigen Arten ist eine Verbreitung resistenter Pollen über den Schwermetallboden hinaus und damit ein hoher Genfluß anzunehmen. Doch ergaben die Untersuchungen von Jain und Bradshaw (1966) sowie von Antonovics (1972) an im allgemeinen selbstinkompatiblen Pflanzen von *Anthoxanthum odoratum*, die auf einem zinkreichen Boden in Wales zinkresistente Populationen entwickelt hatten, daß diese Art auf den umgebenden, mit Zink normal versorgten Weiden, ausschließlich nicht-resistente Populationen aufwies. Trotz der Windbestäubung besteht also eine scharfe Grenze zwischen resistenten und nicht-resistenten Populationen. Dieses Ergebnis, das durch die Untersuchungen an *Agrostis tenuis* einer Kupfermine in Wales/GB (McNeilly 1968) und durch eigene Untersuchungen an Populationen von *Rumex ace-*

tosa eines zinkreichen Bodens in Blankenrode/D bestätigt wurde, kann nur aus der verminderten Konkurrenzkraft der Schwermetallökotypen, nicht aber aus der Vererbung der Schwermetallresistenz erklärt werden. Kruckeberg (1954) stellte dazu erstmals Versuche mit Serpentinpopulationen von *Streptanthus* an, die eindeutig zeigten, daß diese im Wettbewerb den serpentinsensitiven Populationen unterlegen waren.

Die spezifischen Unterschiede in der Schwermetallresistenz einerseits und in der Wettbewerbsfähigkeit andererseits sorgen dafür, daß trotz eines Genflusses die Populationen rein bleiben und damit allmählich isoliert werden (Antonovics 1972). Als Folge ergibt sich eine andersartige genotypische Zusammensetzung der Populationen. Dadurch kann selbst auf einem Gebiet von nur wenigen Quadratmetern an der ökologischen Peripherie ein rascher Prozeß der «Art»-Bildung einsetzen. Streng genommen liegen aber zu-

nächst nur Populationen vor, die als Ökospezies im Sinne von Turesson (1922) zu fassen sind. Unter ihnen sind die schwermetallresistenten Populationen das Ergebnis der genotypischen Antwort dieser Ökospezies auf den schwermetallreichen Boden und damit edaphische Ökotypen im Sinne von Turesson (1922, 1925, 1929), wie sie auch in dieser Arbeit gefaßt sind.

Es zeigt sich also klar, daß die Theorien des Paläo- und des Neo-Endemismus für die Schwermetallpflanzen in ihren ursprünglichen Fassungen allzu simpel gedacht sind. Insgesamt sind die Schwermetallpflanzen, von ihrer Herkunft her betrachtet, teilweise depauperate Formen, teilweise aber auch neo-endemische Ökotypen sonst weiter verbreiteter Grundformen. In beiden Fällen ist die Entwicklung eines Schwermetallresistenzmechanismus aber die Notwendigkeit, um auf den schwermetallreichen Böden überleben zu können.

E. Syndynamische Aspekte der Vegetation schwermetallreicher Böden

Die bisher vorgenommene Analyse der Schwermetallpflanzen beschränkte sich auf die Einzelpflanze bzw. die einzelne Art, um die Voraussetzungen für das Verständnis der Ökologie der *Vegetation* schwermetallreicher Böden unter den stets wechselnden Umweltbedingungen und unter dem Konkurrenzdruck der anderen Arten zu schaffen. Bevor wir uns mit den Pflanzengesellschaften beschäftigen, soll geklärt werden, inwieweit das räumliche Nebeneinander floristisch verschiedener Bestände auf Schwermetallböden Dauer- gesellschaften oder Sukzessionsstadien entspricht.

I. Sukzession

In Europa haben Schwickerath (1931) und Koch (1932) diese Vegetationszonen als Entwicklungsphasen, Schubert (1952) und Ernst (1964) als Sukzessionsstadien gedeutet und

damit indirekt aus einem räumlichen Nebeneinander, auf ein räumlich-zeitliches Nacheinander, also auf einen dynamischen Prozeß geschlossen. Doch ist diese Beweisführung nur dann zulässig, wenn ein homogenes Ausgangssubstrat zugrunde gelegt werden kann. Diese notwendige Bedingung für die Ableitung von Sukzessionsreihen wird aber fast stets nicht beachtet (Ellenberg 1963) und läßt daher viele Entwicklungsreihen der Vegetation problematisch erscheinen.

Ökologisch bedeutet die Annahme eines Sukzessionsschrittes, daß durch die wechselseitigen Beziehungen von Vegetation und Standortsfaktoren gradientenreiche Flächen entstehen. Dabei wird mit fortschreitender Vegetationsentwicklung jeder Gradient geändert. Die ökologische Differenzierung muß bei Annahme von Sukzessionen, d. h. der zeitlich aufeinanderfolgenden Veränderung der Vegetation auf *demselben* Raum, in der



Abb. 17: Haldennetz aus der 2. Schachtperiode (16. Jahrhundert) in der Ackerlandschaft der Mansfelder Bucht bei Eisleben. Über taubem Gestein der Halden gedeihen Sträucher (*Cornus mas*, *Salix spec. etc.*), über schwermetallreichem Gestein (im Vordergrund) Schwermetallrasen mit *Armeria maritima* var. *balleri*

gleichen Weise durchlaufen werden. Für den Schwermetallstandort bedeutet diese Folge- rung, daß sich aus einem räumlichen Schwer- metall-Konzentrationsgefälle (vgl. Abb. 3) ein zeitlicher Schwermetallgradient ergibt, d. h. eine Verarmung an Schwermetallen kontinuierlich und zwangsläufig erfolgt.

1. Vegetationsentwicklung auf Halden

Auf anthropogenen Schwermetallstand- orten, besonders auf Schwermetallhalden können echte Sukzessionsstadien klar nach- gewiesen werden. Ein direkter Beweis der Sukzession mit Hilfe von Dauerquadraten, deren floristischer Wandel im Laufe der Zeit einen guten Einblick in die Entwickungs- vorgänge der Vegetation gestattet, war in der bisherigen eigenen Untersuchungszeit (1962 bis 1974) nicht möglich, weil eine richtungs- weisende Änderung des Artengefüges oder des Deckungsgrades einzelner Arten in der kurzen Zeit nicht festgestellt werden konnte. Die von Schwickerath (1931) 1928 angelegten Dauerquadrate im Violetum calaminariae bei Aachen sind einer Beobachtung leider nicht mehr zugänglich (Schwickerath, schriftliche Mitteilung 1968).

Jedoch steht mit der Analyse der Boden- faktoren ein Weg offen, der eine beweiskräf- tige Begründung der aufzustellenden Ent- wicklungsschemata ermöglicht. Die Voraus- setzungen für einen solchen Beweis, relativ homogenes Ausgangsmaterial, eine gut aus- gebildete Zonation der Schwermetallvegeta- tion und benachbarte natürliche Schwermetall- rasen sind in bester Form im Schwermetall- haldengebiet der Mansfelder Bucht erfüllt.

Für diese Untersuchungen wurde ein re- präsentativer Schnitt durch eine Schwer- metallhalde der sog. 2. Schachtperiode (1400 bis 1670 n. Chr.) im Saugrund bei Eisleben/D (Schubert 1952, 1954) ausgewählt. Die Halde ist nur drei Meter hoch und etwa zehn Meter breit. Sie liegt in einem ziemlich engmaschi- gen Haldennetz, das sich durch die heutige Ackerlandschaft zieht (Abb. 17). Die floristi- sche Zonierung der Halde ist folgende (Abb. 18): Auf eine vegetationsfreie Halden- kuppe folgt im oberen und mittleren Halden- hang auf grobsteinigem Material mit wenig Feinerde eine Zone mit *Silene cucubalus* (*Silene*-Stadium, S). Die Vegetation deckt die Fläche nur sehr lückenhaft (Tab. 53). An diese Zone schließt sich ein von *Minuartia verna* physiognomisch bestimmter Gürtel (*Minuartia*-Stadium, M) an, in dem beide Arten 15–50 % des Haldenrohbodens be- decken. In einer schwach ausgeprägten Über- gangszone (*Euphrasia*-Stadium, E) kommen als neue Arten *Euphrasia stricta*, *Festuca ovina*, *Rumex acetosa* und *Campanula rotundifolia* hin- zu. Trotzdem werden aber auch in dieser Zone nur etwa 75 % des Bodens besiedelt. Zum Haldenfuß hin ist eine weitere Zone mit dominierenden Schwermetallökotypen von *Armeria halleri* (*Armeria*-Stadium, Ar) klar von dem folgenden artenreichen Gürtel mit *Achillea millefolium*, *Scabiosa ochroleuca*, *Scabiosa canescens*, *Plantago lanceolata*, *Galium verum* u. a. (Tab. 53) abgrenzbar (*Achillea*-Stadium, Ac). In diesem Bereich kommt *Minuartia verna* nur noch ganz vereinzelt vor; auch *Silene cucubalus* und *Armeria maritima* *halleri* sind im Vergleich zu den darüberliegenden Zonen spärlich vertreten.

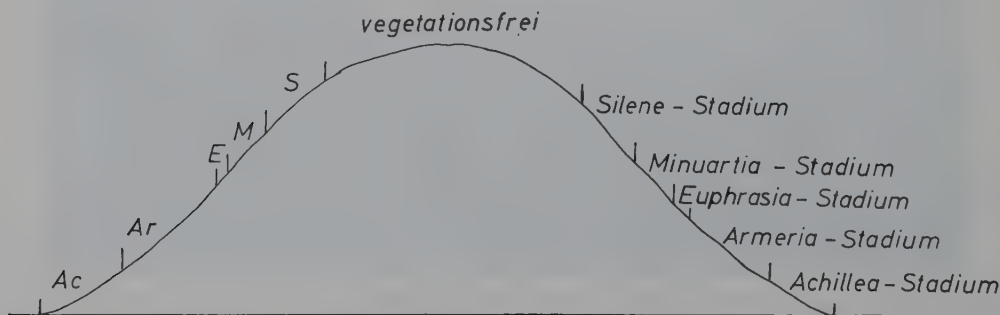


Abb. 18: Aufeinanderfolge der Vegetationsstadien auf einer Halde der 2. Schachtperiode im Saugrund bei Eisleben

Tab. 53: Azidität, Wasserkapazität und Kationengehalt des Bodens und Vegetationszusammensetzung in einem Transekt durch eine Schlackenhalde der 2. Schachtperiode im Saugrund bei Eisleben/D aus dem 15.-17. Jahrhundert im Herbst 1966

	Halden- kuppe	Stadium von Silene	Minuartia	Armeria	Achillea
pH-Wert (n/10 KCl)	7,4	7,4	7,0	6,9	6,4
Wasserkapazität	15,2	18,8	27,9	35,8	43,4
Kationengehalt ($\mu\text{g/g}$ trock. Boden)					
Zn					
gesamt	9200	6820	5820	5290	1835
austauschbar	160	150	150	150	127
wasserlöslich	17,1	22,0	30,4	53,0	70,1
davon ionogen	16,5	10,3	8,0	7,7	6,3
Cu					
gesamt	6100	4240	4235	2560	700
austauschbar	120	106	97	38	27
wasserlöslich	11,9	7,6	14,0	20,1	13,9
davon ionogen	11,4	1,0	0,2	0,0	0,0
Fe					
wasserlöslich	7,0	7,1	10,2	7,9	12,0
Mn					
wasserlöslich	1,9	1,9	1,9	2,0	7,0
Ca					
wasserlöslich	725	732	600	580	1200
Mg					
wasserlöslich	102	100	96	100	154
Vegetationsdeckung (%)	0	6	15	75	100
Silene cucubalus	—	1	1	1	+
Minuartia verna	—	—	2	2	+
Diploschistes scruposus	—	+	+	+	—
Lecanora spec.	—	+	+	—	—
Armeria halleri	—	—	—	3	1
Festuca ovina	—	—	—	2	4
Thymus serpyllum	—	—	—	1	1
Euphorbia cyparissias	—	—	—	+	1
Plantago lanceolata	—	—	—	+	+
Cladonia rangiformis	—	—	—	+	+
Euphrasia stricta	—	—	—	+	+
Achillea millefolium	—	—	—	—	1
Brachypodium pinnatum	—	—	—	—	1
Campanula rotundifolia	—	—	—	—	1
Scabiosa ochroleuca	—	—	—	—	+
Scabiosa canescens	—	—	—	—	+
Potentilla heptaphylla	—	—	—	—	+
Koeleria gracilis	—	—	—	—	+
Rumex acetosa	—	—	—	—	+
Pimpinella saxifraga	—	—	—	—	+
Centaurea scabiosa	—	—	—	—	+
Agrostis tenuis	—	—	—	—	+
Galium verum	—	—	—	—	+
Linum catharticum	—	—	—	—	+

Für eine Kausalanalyse der Vegetations-sukzession interessiert, in welchem Umfang auf dem ehemals gleichartigen Haldenboden die floristische Differenzierung ökologischen Gradienten entspricht, unter denen die Schwermetallkonzentrationen besonders zu berücksichtigen sind. Als erstes Ergebnis dieser Bodenuntersuchungen (Tab. 53) kann festgestellt werden, daß zwischen Haldenfuß und Haldenkuppe ein beträchtliches Gefälle im Gesamtgehalt an Zink und Kupfer im Boden besteht, das in etwa mit den Vegetationszonen auf der Halde korreliert ist. Trotz der ursprünglich gleichmäßigen Verteilung der Schwermetalle im Haldenroh-boden ist also sekundär eine Änderung erfolgt, die aber nicht homogen im gesamten Haldenbereich abgelaufen ist

Wie eingangs betont, kommt aber dem Gesamtgehalt der einzelnen Schwermetalle nur insofern eine Bedeutung zu, als dadurch das noch vorhandene Reservoir erfaßt bzw. bei homogenem Ausgangsmaterial auf Unterschiede in der Verwitterung und im Entzug durch die Vegetation hingedeutet wird. Betrachten wir aber die wasserlöslichen und damit stets pflanzenverfügbaren Schwermetall-mengen, so verhalten sie sich gerade invers gegenüber dem Gradienten im Gesamt-schwermetallgehalt. Die Zunahme der leicht löslichen Schwermetallmengen zum Halden-fuß hin läßt sich ebenso wie die Anreicherung mit leicht pflanzenverfügbarem Calcium und Magnesium zum einen mit der Auswaschung aus dem oberen Haldenteil durch Niederschläge, zum anderen aber mit einer stärkeren Mobilisierung der Vorräte in Zusammenhang bringen. Das Ergebnis dieser Untersuchung scheint die ganze Sukzessionsfolge in Frage zu stellen. Doch liegen nur scheinbare Widersprüche vor; denn bei diesen Haldenböden kommt die unterschiedliche Bindungsform der Schwermetalle in ihrer Wirkungsweise auf die Vegetation voll zum Tragen (vgl. Kap. BII, 2). Auf den Haldenrohböden liegen Zink und Kupfer infolge mangelnder organischer Substanz nur ionogen vor, während die Schwermetalle im unteren Haldenteil (*Achillea*-Stadium) in wasserlösliche Organo-Komplexe überführt worden sind. Wegen der unterschiedlichen Aufnahme ionogener und komplex-gebundener Schwermetalle durch die Pflanzen, wegen des Kupfer-Zink-Antagonismus sowie wegen der Reduzierung der

Schwermetallaufnahme bei einem höheren Calcium-Angebot im Nährmedium müßten die Schwermetallgehalte der Pflanzen trotz gestiegener pflanzenverfügbarer Schwermetallmengen des Bodens geringer als in den vorhergehenden Stadien sein. Die Analysen-daten für *Minuartia verna*, die in allen drei Stadien vorkommt, bestätigen diese Ver-mutung, indem der Zink- und Kupfergehalt im *Minuartia*-Stadium 4,05 bzw. 2,56, im *Armeria*-Stadium 7,35 bzw. 2,52 und im *Achillea*-Stadium dagegen nur 3,42 bzw. 1,24 $\mu\text{g-Atom Zn bzw. Cu/g Trockensubstanz}$ betragen. Wie dieses Beispiel lehrt, ist also ohne Kenntnis der Bindungsform eines Elementes allein aus den vorhandenen wasser-löslichen Mengen im Boden keineswegs auf die Wirkung des Elementes auf die Pflanzen-decke zu schließen.

Weiterhin ist für die Vegetationssukzession auch die Wasserkapazität der einzelnen Hal-denbereiche ausschlaggebend. Dieser Stand-ortsfaktor wird um so günstiger, je mehr Bio-masse verrottet. Das ist naturgemäß in vege-tationsreicheren Stadien des unteren Halden-teiles mehr der Fall als in den Pionierstadien mit *Silene* und *Minuartia* am Haldenhang. Da der Haldenfuß auch wegen des Kontaktes zum darunterliegenden reifen Boden stets im Wasserhaushalt eine bessere Startbedingung hat, wird die Besiedlung jeder in allen ande-ren Faktoren noch so homogenen Halde stets am Haldenfuß beginnen (vgl. Richter 1966).

Da die hier angedeuteten Sukzessions-stadien auf fast allen durch den Bergbau ver-änderten Schwermetallböden anzutreffen und stets durch ziemlich einheitliche ökologische Daten gekennzeichnet sind (Ernst 1964, 1965, 1966), werde ich mich im folgenden mit den dynamischen Prozessen auf diesen Schwer-metallböden, insbesondere mit der Vege-tationsentwicklung ausführlich beschäftigen und dabei den Kreislauf der Schwermetalle verfolgen.

2. Sukzessionsstadien auf Schwer-metallböden des eurowestsibirischen Florengebietes

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Ve-getation auf edaphischen Extremstandorten ist in hohem Maße durch die aufbauende Kraft der Pionierpflanzen bestimmt. Sie re-sultiert aus der Höhe der produzierten Bio-

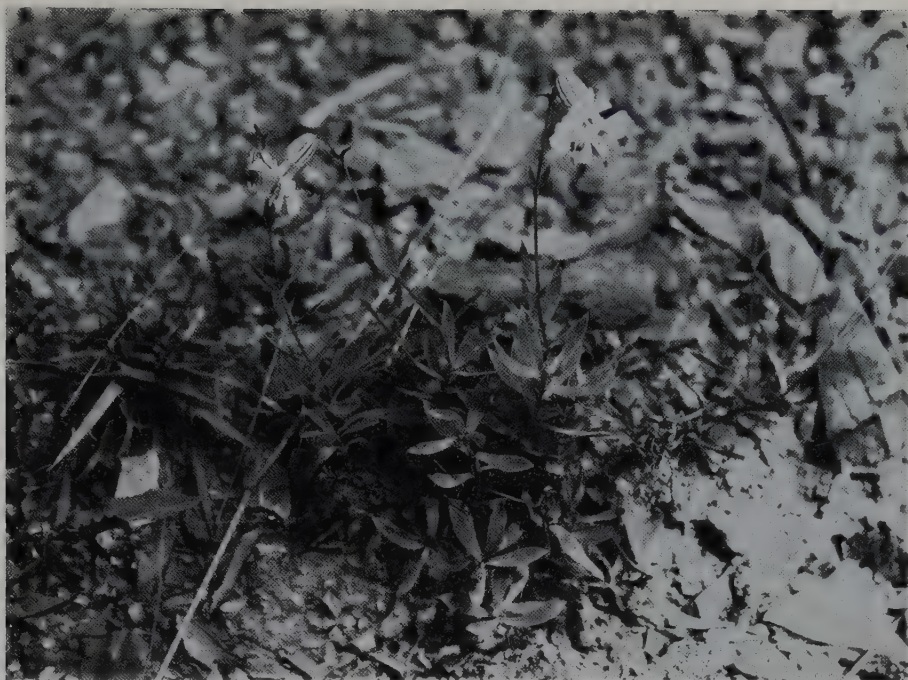


Abb. 19: *Silene cucubalus* als Erstbesiedler auf den Kupferschieferhalden des Jittenberges bei Marsberg

masse und der Fähigkeit der Arten, eine autochthone Bodenbildung einzuleiten und damit die extremen Standortbedingungen modifizieren zu können. Je dichter der Artenbestand und je reicher das Arteninventar sind, desto rascher kann dieser Prozeß verlaufen, der notwendigerweise eine Sukzession von Pflanzengemeinschaften bedingt, wenn nicht besondere Umstände es bei bestimmten Dauerstadien belassen.

a) *Silene-Stadium*

Auf schwermetallreichen Böden mit großen Grobschuttmengen und nur einem geringen Anteil von Feinerde, vor allem auf Schwermetallhalden, beginnt die Besiedlung in dem euro-westsibirischen Florengebiet mit schwermetallresistenten Ökotypen von *Silene cucubalus* (Abb. 19), wie am Beispiel der Halde im Saugrund gezeigt. Vom Substrat her ist dieses Stadium durch einen hohen Gesamtgehalt an Schwermetallen (s. Tab. 53, sowie Ernst 1965), durch ein geringes Angebot an Makronährstoffen sowie durch eine niedrige Wasserkapazität des Rohbodens gekennzeichnet. Trotz der hohen Keimfähigkeit und der Schwermetallresistenz von *Silene cucubalus*-

Keimlingen ist nach den bisherigen Beobachtungen auch diese Art als Pionierpflanze darauf angewiesen, ökologische Nischen zu besiedeln, d. h. etwas feinerde- und nährstoffreichere Mikro-Areale, die wegen des höheren Feinerdegehaltes durch einen günstigeren Wasserhaushalt charakterisiert sind.

Das noch nicht gefestigte Haldenmaterial stellt an die Pflanzen hohe Ansprüche. Vor allem müssen eine Überdeckung durch Haldenrohboden sowie eine Abwärtsbewegung des Substrates ohne bleibende Schädigung des Sproß- und Wurzelsystems ertragen werden. Die hohe Regenerationsfähigkeit der Sprosse von *Silene cucubalus* auch nach starken mechanischen Beschädigungen, die experimentell geprüft wurde, ist durch eine große Anzahl in der Nähe des Wurzelhalses gebildeter, ruhender Seitenknospen möglich, die sofort nach einer Schädigung der Sproßachsen austreiben. Weiterhin ist *Silene cucubalus* durch ein mit einer kräftigen Pfahlwurzel in die Tiefe reichendes und gleichzeitig durch ein weitverzweigtes, oberflächennahes Wurzelsystem den besonderen Anforderungen gewachsen (vgl. Schubert 1952). Auf diese Weise kann die Pflanze allmählich

Tab. 54: Schwermetallentzug (mg) je m² und Jahr durch *Silene cucubalus* auf einigen Haldenböden im *Silene*-Stadium

	Schwermetallhalden bei			
	Blankenrode/D	Langelsheim/D	Eisleben/D	
	Zn	Zn	Zn	Cu
Schwermetallkonzentration des Bodens (mg/kg)	101900	24500	4630	9830
Entzug durch die oberirdischen Teile von <i>Silene cucubalus</i> (mg/m ² · Jahr)	2,2	6,4	1,1	1,2

zu einer Stabilisierung des Substrates beitragen.

Allerdings wird ein autochthoner Boden- aufbau in diesem Stadium dadurch erschwert, daß der größte Teil der verrottenden Blätter und Sprosse aus den offenen Flächen herausgeweht wird, so daß vor allem die bis zu fünf Jahre alten Pflanzen wenig zum Aufbau eines nährstoffreicheren Standortes beitragen. Erst nach einer reichen basipetalen Verzweigung, die besonders nach Übersättigung auftritt, wird eigenes wie fremdes Material festgehalten. Auf diese Weise kommt zumindest im oberflächennahen und besiedelten Bereich eine Verarmung an Schwermetallen sowie eine Zunahme an Nährstoffen und in besonders entscheidender Weise eine allmähliche Verbesserung des Wasserhaltevermögens zustande. In diesem Keimbett können dann vor allem Samen von *Minuartia verna* und *Festuca ovina* hochkommen.

Die Produktion an oberirdischer Pflanzenmasse schwankt in diesem Stadium je nach dem Alter der Pflanzen von 1,7 g bis zu 10,2 g Trockensubstanz je Pflanze und Jahr. Wegen der Heterogenität der Bodenfaktoren auf kleinstem Raum und der damit verbundenen unregelmäßigen Verteilung der Pflanzen im *Silene*-Stadium zeigt der Flächenertrag eine große Variabilität, die von 5,7 g bis zu 35,2 g Trockensubstanz je 10 m² und Jahr reicht. Die Produktion der Wurzeln ist nicht erfaßbar, da ihr jährlicher Zuwachs nur geschätzt werden kann. Er beträgt aber aufgrund von Kulturversuchen dieser Pflanze in einem solchen Haldenboden $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{7}$ der oberirdischen Produktion, so daß der Ertrag an Gesamtbiomasse in diesem Stadium sehr gering bleibt. Die Individuenarmut und der niedrige

Schwermetallgehalt der oberirdischen Teile von *Silene cucubalus* führen nur zu einer unwesentlichen Verringerung der Schwermetallvorräte der Halden. Wie die Tab. 54 ausweist liegt der jährliche Schwermetallentzug durch *Silene cucubalus* je m² unter 1‰ bei einem durchwurzelten Bodenvolumen von $\frac{1}{2}$ m³. Selbst wenn noch ein Schwermetallverlust durch Ausspülvorgänge hinzukommt, so erreicht der jährliche Schwermetallentzug in günstigsten Fällen kaum 1 %.

Aus diesem Ergebnis läßt sich berechnen, daß beträchtliche Zeiten notwendig sind, um diese Böden auch für andere Pflanzen zugänglich zu machen. Die Sukzession verläuft also sehr langsam. Daher nimmt es nicht wunder, daß mitunter Halden aus dem Mittelalter noch unbesiedelt sind. Eine Weiterentwicklung ist in diesem Stadium nur dort möglich, wo sich in den Polstern von *Silene cucubalus* so viel Feinerde ansammelt, daß die Wasserkapazität auch anderen hochresistenten Arten mit höheren Ansprüchen an den Wasserhaushalt genügt.

b) *Minuartia*-Stadium

Auf Substraten mit einer im Vergleich zum *Silene*-Stadium verbesserten Wasserhaltung oder auf primär feinerdereicheren Schwermetallböden können sich Keimlinge von *Minuartia verna* entwickeln. Auch diese Pflanzen sind der Übersättigung oder dem Rutschen des Substrates ausgesetzt. Doch ist *Minuartia verna* durch ihr höchstens 30 cm in die Tiefe reichendes Wurzelsystem dieser mechanischen Beanspruchung in wesentlich geringerem Umfang als *Silene cucubalus* gewachsen. Deshalb liegen die oberen Teile der Hauptwurzel häufig bis zu 20 cm frei über



Abb. 20: *Minuartia verna*-Stadium auf einem zink-, blei- und kupferreichen Boden bei Langelsheim mit *Minuartia verna*, *Silene cucubalus* und *Festuca ovina*

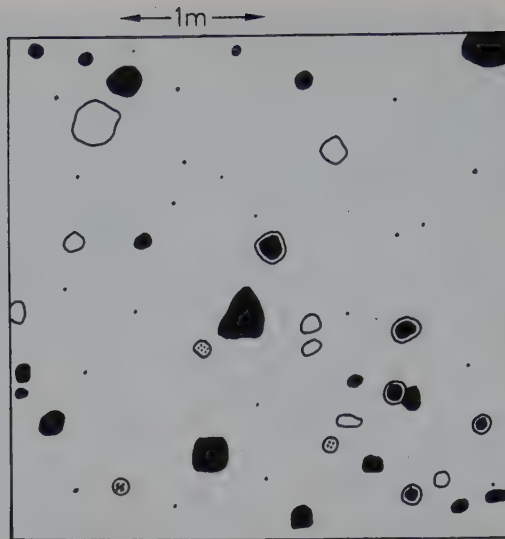
dem Erdboden. Zusätzlich wirkt sich die für die gesamte Vegetationsentwicklung zwar positiv zu bewertende Fähigkeit zur Materialstauung für die einzelnen Polster von *Minuartia verna* im allgemeinen negativ aus, da die mechanisch geschädigten Sprosse kaum regenerieren. Trotz der aufbauenden Tätigkeit von *Minuartia verna* bleibt die Vegetationsdecke in diesem Stadium weiterhin lückenhaft, was wiederum auf die Schwierigkeiten der Besiedlung dieser Standorte selbst durch schwermetallresistente Populationen hindeutet (Abb. 20).

Durch eine Analyse der Keimungs- und Überlebensrate in den Jahren 1963–1968 an Dauerquadraten sollte versucht werden, die Ursachen für die geringe Besiedlungsdichte trotz hoher Saatgutproduktion (350–2000 Samen/Pflanze) zu finden. Die Untersuchung ergab zwar in jedem Spätsommer und Herbst eine Keimung von 5–42 *Minuartia verna*-Samen je nach den Witterungsverhältnissen (Abb. 21), doch überlebten die meisten Keimlinge nur wenige Wochen. Auch die Nachkeimung im Frühjahr führte zu keinem besseren Erfolg. Zudem starben während des Jahres immer wieder einige Pflanzen ab. Inwieweit hier natürliche Alterungsprozesse

oder physiologische Schädigungen durch Schwermetalle vorgelegen haben, kann nicht entschieden werden. Jedenfalls bleibt durch die geringe Überlebensrate und durch das Absterben adulter Pflanzen, deren Höchstalter mit etwa 30 Jahren festgestellt wurde, das auffällige Kennzeichen dieses Stadiums, die offene Vegetationsdecke, über lange Zeit erhalten. Ähnliche Beobachtungen teilt Antonovics (1972) für die Dynamik einer Population von *Anthoxanthum odoratum* auf einem schwermetallreichen Boden in Wales mit.

Eine Mikro-Arealanalyse einiger Bodenfaktoren soll darüber Aufschluß geben, inwieweit das Vegetationsmuster im *Minuartia*-Stadium auf Zufälligkeiten beruht oder ob innerhalb der Flächen ökologische Gradienten auftreten. Zu diesem Zweck wurden Proben untersucht, die sowohl aus unbesiedelten Mikroarealen als auch unter stark entwickelten Polstern von *Minuartia verna* entnommen wurden (Tab. 55).

Betrachten wir den Zinkgehalt der Bodenproben, so wird deutlich, daß, abgesehen von den verminderten wasserlöslichen Zinkmengen im Bereich lebender Pflanzen sowohl die wasserlöslichen als auch die austauschbaren Mengen in allen Profilkpunkten ziemlich



- Keimlinge Herbst 1967, im Frühjahr 1968 abgestorben
- ⊙ überlebende Keimlinge vom Herbst 1966
- mindestens seit 1963 lebend
- ⊙ 1968 absterbend
- von 1963 bis 1967 abgestorben

Abb. 21: Vegetationsentwicklung in einem Dauerquadrat eines *Minuartia*-Stadiums in Blankenrode vom Frühjahr 1963 bis zum Herbst 1968

gleich (mit Ausnahme von Nr. 3) sind. Deshalb scheint das Vegetationsmosaik im *Minuartia*-Stadium nicht immer Zufälligkeiten zu entsprechen. Es kann zwar der Einspruch erhoben werden, daß die lebenden Pflanzen dem Boden Zink entziehen, während es unter den abgestorbenen Exemplaren bereits wieder zugeführt wird. Doch ist in diesem Fall dieser Einwand in Anbetracht des gerade

beginnenden Abbaues nicht stichhaltig. In ähnlichen Profilen konnte allerdings ein solch starker Unterschied im wasserlöslichen Schwermetallgehalt unter besiedelten und unbewachsenen Flächen nicht ermittelt werden, so daß vielleicht auch andere Standortsfaktoren für das Vegetationsmosaik ausschlaggebend sein können.

Tab. 55: Zink-, Phosphorsäure- und Stickstoffgehalt eines Transektes im *Minuartia*-Stadium bei Blankenrode/D. Die Bodenproben entstammen den oberen 10 cm. Probe-Nr. 1,6 unter lebenden Pflanzen von *Minuartia verna*. Nr. 3,5 unter abgestorbenen Individuen; Nr. 2,4 vegetationsfreie Flächen

Probe-Nr.	1	2	3	4	5	6
Zink (mg/kg trock. Boden)						
wasserlöslich	5	25	30	24	18	3
austauschbar	1380	1390	1950	1240	1400	1410
P ₂ O ₅ (mg/g Boden im Laktatauszug)	3,1	1,3	2,9	3,1	3,0	3,1
N-Gehalt (%)	3,7	2,9	2,9	3,4	3,1	3,5

Tab. 56: Stoffproduktion (oberirdische Pflanzenteile) und Zinkentzug im *Euphrasia*-Stadium von Blankenrode/D in einer Vegetationsperiode je m².

	Trockensubstanz (g)	Zinkgehalt (µg-Atom/g)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Minuartia verna</i>	53,45	27,05	0,0945
<i>Festuca ovina</i>	127,26	2,48	0,0207
<i>Silene cucubalus</i>	7,10	22,50	0,0104
<i>Euphrasia stricta</i>	6,93	30,00	0,0136
<i>Thymus serpyllum</i>	6,40	10,54	0,0044
<i>Rumex acetosa</i>	3,30	22,56	0,0049
<i>Campanula rotundifolia</i>	1,58	17,70	0,0018
Gesamtmenge:	206,02		0,1503

c) *Euphrasia*-Stadium

In den schwermetallärmeren Mikro-Standorten lebender Polster von *Silene cucubalus* oder *Minuartia verna* siedeln sich dann resistente Ökotypen von *Festuca ovina*, *Rumex acetosa* und *Euphrasia*-Arten, an Hängen bevorzugt oberhalb der Polster von *Minuartia verna*, an. Zu diesen Arten treten oft noch schwermetallresistente Ökotypen von *Campanula rotundifolia* (Schwanitz und Hahn 1954) und *Thymus serpyllum* (vgl. Tab. 13 bei Ernst 1965). Durch diese Vegetationsballung um schon besiedelte Kleinstflächen werden Mosaik geschaffen, die auf eine große Heterogenität im Mikroareal hindeuten. Freie Flächen sind hier im Gegensatz zum vorher beschriebenen *Minuartia*-Stadium wesentlich schwermetallreicher als bewachsene, ihre Wasserkapazität und die gesamte Bodenstruktur dafür ungünstiger. Insgesamt erfährt im *Euphrasia*-Stadium die Stoffproduktion eine erhebliche Steigerung (Tab. 56). 60 % der Trockenmasse entfällt dabei auf *Festuca ovina*. *Minuartia verna* folgt mit weiteren 25 %, während sich die restlichen 15 % auf die übrigen Arten verteilen. Insgesamt ist eine Produktion von 150–250 g Trockensubstanz je m² und Jahr ermittelt worden. Hinzu kommt noch die hier nicht erfaßte Wurzelmasse, die aufgrund von Kulturversuchen mit maximal 50 g Trockensubstanz je m² und Jahr veranschlagt werden kann.

Mit der größeren Biomasse dieser Vegetationsflächen steigt auch der Schwermetallentzug durch die Pflanzen beträchtlich an, wie es am Beispiel eines *Euphrasia*-Stadiums auf einem zinkreichen Boden bei Blankenrode/D

eläutert werden soll. Im Gegensatz zu den Mengenverhältnissen bei der Stoffproduktion entfällt wegen des wesentlich höheren Zinkgehaltes von *Minuartia verna* über 60 % des entzogenen Zinks auf diese Art, während *Festuca ovina* trotz doppelter Biomasse mit nur 14 % am Zinkentzug beteiligt ist. Eine besondere Eigenart bilden die Entzugszahlen für *Euphrasia stricta*, die als Hemiparasit auf *Festuca ovina* lebt und etwa zwölfmal höhere Zinkkonzentrationen in den Geweben aufweist als der Wirt. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit den Befunden an anderen Hemiparasiten, wonach leicht bewegliche Mineralsalze in den Geweben des Hemiparasiten in größeren Mengen (um das 2- bis 7fache angereichert werden (Nicoloff in Härtel 1956, Härtel 1959, Ernst 1972b), wenn Gramineen die Wirte sind. Hingegen ist bei Hemiparasiten auf dikotylen Wirten dieser Unterschied in der Mineralstoffkonzentration zumindest auf Schwermetallböden nicht gefunden worden (Tab. 57). Die Ausbildung des Schwermetallresistenzmechanismus ist für die Hemiparasiten wie z. B. *Euphrasia*- und *Thesium*-Arten mit besonderen physiologischen Leistungen verbunden, da zunächst eine Anpassung an den Wirt und eine zusätzliche Anpassung an hohe Schwermetallkonzentrationen erfolgen muß. Die zellphysiologischen Fragen des Hemiparasitismus von Schwermetallpflanzen bedürfen noch eingehender Untersuchungen.

Sofern das *Euphrasia*-Stadium nicht auf stark geneigten Flächen entwickelt ist, liegt ein ziemlich geschlossener Kreislauf der Schwermetalle vor, wobei in einer Vegetationsperiode weniger als 1₁₀₀ der gesamten

Tab. 57: Schwermetallkonzentrationen der Blätter von Hemiparasiten und ihren Wirten ($\mu\text{g-Atom/g}$ Trockensubstanz)

Pflanzenart	Provenienz	Zn	Cu	Pb	Fe	Ni
<i>Euphrasia stricta</i>	Blankenrode/D	22,95	0,09	0,19	12,44	0,0
<i>Festuca ovina</i>		3,29	0,03	0,05	2,69	0,0
<i>Euphrasia nemorosa</i>	Grizedale/GB	26,80	0,33	—	—	—
<i>Festuca ovina</i>		4,44	0,58	—	—	—
<i>Euphrasia salisburgensis</i>	Piz Arcera/J	48,10	0,49	0,97	7,50	0,0
<i>Festuca ovina</i>		6,83	0,11	0,45	3,71	0,0
<i>Thesium spec.</i>	Tipperary/RSR	0,34	0,75	0,00	2,26	4,34
<i>Becium homblei</i>		0,29	0,61	0,00	1,95	5,48
<i>Thesium spec.</i>	Molly South/RSR	0,57	0,39	0,00	1,34	0,0
<i>Becium homblei</i>		0,45	0,71	0,00	1,94	0,0
<i>Thesium spec.</i>	Muliashi/Z	0,51	1,21	0,00	24,75	0,0
<i>Becium homblei</i>		0,30	0,96	0,00	7,80	0,0

Schwermetallmenge umgesetzt wird. Infolge der Inhomogenität der Vegetationsbedeckung wird allerdings nicht deutlich, daß in den bewachsenen Bezirken dieser Umsatz wesentlich höher sein kann. Aus diesem Grunde gewinnen von diesem Stadium an flachwurzelnende Arten wie die Gramineen *Festuca ovina* und *Agrostis tenuis* für den Gesellschaftsaufbau an Bedeutung, da sie mit den hohen ionogenen Schwermetallkonzentrationen des Bodens in geringerem Umfang als die tiefer wurzelnden Arten konfrontiert werden. Für die weitere Entwicklung der Vegetation ist entscheidend, daß infolge der dichteren Vegetationsdecke der größte Teil der verrottenden Substanz in der Phytocoenose bleibt. Damit werden dem Boden bei der Zersetzung der organischen Substanz zwar wieder Schwermetallmengen zugeführt, die jedoch in physiologisch günstigere Organo-Komplexe eingebaut werden.

d) Schwermetallpflanzenreiches Stadium

Die drei bisher beschriebenen Stadien werden auf allen schwermetallreichen Böden des kühlgemäßigten Europas durch dieselben Arten charakterisiert. In der nun folgenden, bei der Sukzessionsfolge als *Armeria*-Stadium beschriebenen physiognomischen Einheit wechseln die aspektbildenden Arten in Abhängigkeit von der geographischen Lage der Schwermetallböden. In diesem Stadium, das Schwickerath (1931) erstmals als Optimal-

phase und Schubert (1952) als *Armeria*-Stadium beschrieben haben, erreicht die Zahl der Schwermetallökotypen mit disjunktem Areal ihr Maximum. Doch liegt das physiologische Optimum jener Arten keineswegs in diesem Stadium der Gesellschaftsentwicklung. Der Umfang der unbesiedelten Bezirke ist soweit reduziert, daß höchstens 25 % des Bodens noch nicht von Vegetation bedeckt ist (Abb. 22).

Trotz des regionalen Wandels im Artenbestand bleiben die ökologischen Charakteristika einheitlich. Die physikalische Struktur des Bodens ist durch Anreicherung von organischer Substanz verbessert und durch die eingeleitete Humusbildung auch die Wasserkapazität erhöht worden (vgl. Tab. 53). Durch diese weitere Reifung des Bodens werden die extremen Standortsfaktoren modifiziert. Gleichzeitig schafft die Pedogenese einen ausgeglichenen Makro-Nährstoffhaushalt, der wegen der Wechselbeziehungen abiotischer und biotischer Standortsfaktoren zu einer vermehrten Stoffproduktion führt.

An der Bildung der Biomasse sind die einzelnen Arten ebenso wie in den vorhergehenden Stadien mit sehr unterschiedlichen Mengen beteiligt (Tab. 58). Dort, wo *Festuca ovina* in diesem Stadium vorkommt, beträgt ihr Anteil 75 % des Flächenertrages, während bei dominierenden *Agrostis tenuis*-Beständen der Beitrag der Gramineen an der produzierten Biomasse häufig unter 50 % liegt. Für



Abb. 22 : Schwermetallpflanzenreiches Stadium des Violetum dubyanae am Piz Arera (Bergamasker Alpen). Neben *Viola dubyana* sind *Silene cucubalus*, *Minuartia verna*, *Poa alpina* und *Euphrasia salisburgensis* sichtbar

Minuartia verna ist stets eine rückläufige Tendenz erkennbar, die anzeigt, daß für diese Art das ökologische Optimum bereits überschritten ist. Hier macht sich die verminderte Wettbewerbsfähigkeit dieser Schwermetall-ökotypen gegenüber konkurrenzstärkeren Arten bemerkbar, die aber die Vorleistung der schwermetallresistenteren *Minuartia verna* zur Besiedlung des Substrates benötigen. Der

Schwermetallgehalt der Arten sinkt in diesem Stadium, hauptsächlich wohl infolge der veränderten Schwermetallsalzform (vgl. Kap. B II), leicht ab. Dennoch bleibt der Schwermetallentzug je Flächeneinheit wegen der erhöhten Substanzproduktion mindestens mit demjenigen des *Euphrasia*-Stadiums gleich. Der prozentuale Anteil der umgesetzten Zinkmengen steigt dadurch beträchtlich an.

Tab. 58: Stoffproduktion und Zinkentzug im schwermetallpflanzenreichen Stadium bei Blankenrode/D in einer Vegetationsperiode durch die oberirdischen Pflanzenteile je m² und Jahr

	Trockensubstanz (g)	Zinkgehalt ($\mu\text{g-Atom/g}$)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Festuca ovina</i>	230,30	3,18	0,047
<i>Minuartia verna</i>	32,17	37,90	0,079
<i>Silene cucubalus</i>	15,05	20,35	0,020
<i>Viola calaminaria</i>	12,52	32,31	0,026
<i>Rumex acetosa</i>	8,62	19,47	0,011
<i>Campanula rotundifolia</i>	2,07	13,05	0,002
<i>Euphrasia stricta</i>	0,82	16,10	0,001
Gesamtmenge:	301,55		0,186



Abb. 23: *Achillea millefolium*-Stadium des *Violetum calaminariae* am Breiniger Berg bei Aachen u. a. mit *Achillea millefolium*, *Viola calaminaria* und *Festuca ovina*

Vor allem führt die Schwermetallaufnahme der flachwurzelnden Arten (*Festuca ovina*, *Agrostis tenuis*) in Verbindung mit ihrer hohen Stoffproduktion zu einer raschen Verminderung des Schwermetallangebotes im Oberboden. Für die Besiedlung der noch offenen, an ionogenen Schwermetallen reicheren Flächen innerhalb dieses Stadiums kommen im allgemeinen die Pionierarten weiterhin in Betracht, doch werden sie relativ rasch durch die Flachwurzler ersetzt. Diese sind nämlich auf den schwermetallärmeren Mikroarealen besonders durch ihre Fähigkeit zu einer vegetativen Vermehrung im Wettbewerb mit jenen Pflanzen bevorzugt, die sich ausschließlich durch Samen vermehren (z. B. *Silene cucubalus*, *Minuartia verna*, *Thlaspi alpestre*, *Armeria maritima*) und damit stets das kritische Keimlingsstadium durchlaufen müssen.

e) *Achillea*-Stadium

Auf Schwermetallhalden mit einem begrenzten Schwermetallgehalt des Bodens führt die Entwicklung über viele kleine Sukzessionsschritte zu einem Stadium weiter, daß durch eine Fülle meist aus benachbarten Rasengesellschaften stammenden Arten mit

schwacher Schwermetallresistenz gekennzeichnet ist. Die Verringerung des Schwermetallgehaltes des Bodens, vor allem aber das Vorherrschen organischer Schwermetallverbindungen, geben konkurrenzstarken Arten, u. a. *Achillea millefolium*, *Plantago lanceolata*, *Galium mollugo* neue Entfaltungsmöglichkeiten. Dieses Stadium ist daher in den einzelnen Schwermetallgebieten Europas recht unterschiedlich in seinen die Physiognomie bestimmenden Arten ausgebildet. Gemeinsames Merkmal dieses zum normalversorgten Boden überleitenden Stadiums ist das reiche Artengefüge (Abb. 23).

In diesem Stadium ist eine weitere Ertragssteigerung festzustellen. Sie bleibt lediglich dort begrenzt, woals dominierende Art weiterhin *Festuca ovina* auftritt (bis zu 96 % der produzierten Trockensubstanz), da sie wegen ihres deckenden Wuchses ein Aufkommen ertragsstarker Pflanzen verhindert (Tab. 59). Die hier gewonnenen Erträge mit 600 g Trockensubstanz/m² sind für Schwermetallrasen hoch, erreichen aber gerade die Stoffproduktion von Magerrasen (Borstgrasrasen), die zwischen 510 und 880 g Trockensubstanz/m² beträgt (Knapp 1967). Damit wird deutlich, wie stark auf schwermetallhaltigen

Tab. 59: Stoffproduktion und Zinkentzug im *Achillea millefolium*-Stadium (oberirdische Pflanzenteile) in einer Vegetationsperiode bei Langelsheim/D

	Trockensubstanz (g/m ²)	Zinkgehalt (µg-Atom/g)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Festuca ovina</i>	569,60	8,08	0,301
<i>Silene cucubalus</i>	16,13	22,52	0,024
<i>Minuartia verna</i>	0,28	28,95	0,001
<i>Armeria maritima halleri</i>	2,46	10,91	0,002
<i>Campanula rotundifolia</i>	2,25	15,30	0,002
<i>Achillea millefolium</i>	2,40	6,59	0,001
<i>Euphorbia cyparissias</i>	1,45	5,44	0,001
Gesamtmenge:	594,58		0,332

Böden selbst im Übergangsstadium zu Böden, die mit Schwermetallen normalversorgt sind, die Stoffproduktion gehemmt ist.

f) *Cladonia*-Stadium

Neben den bisher angedeuteten Entwicklungsreihen verläuft auf luftfeuchten Standorten vom *Euphrasia*-Stadium eine Sukzession zu einem flechtenreichen Stadium, das vornehmlich durch *Cladonia*-Arten und *Cornicularia aculeata* gekennzeichnet ist (Abb. 24). Die

Flechtensynusie ist von Lampe und Klement (1958) als eigene pflanzensoziologische Einheit innerhalb dieses Stadiums ausgeschieden worden. Der überlagernde Wuchs der Strauchflechten sorgt dafür, daß dieses Stadium arm an Phanerogamen bleibt, obwohl manche Flechtenstoffe das Wachstum von höheren Pflanzen zu fördern scheinen (Santesson 1970). Auf Schwermetallböden ist aber die Entwicklung höherer Pflanzen im flechtenreichen Stadium stets behindert, so daß die



Abb. 24: *Cladonia*-Stadium des *Armerietum halleri* auf der Schotterterrasse der Innerste bei Langelsheim mit verschiedenen *Cladonia*-Arten, *Cornicularia aculeata*, *Minuartia verna*, *Armeria halleri* und *Festuca ovina*

Tab. 60: Stoffproduktion und Zinkentzug im *Cladonia*-Stadium durch die Phanerogamen während einer Vegetationsperiode in Langelsheim/D

	Trockensubstanz (g/m ²)	Zinkgehalt (µg-Atom/g)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Armeria maritima balleri</i>	12,50	32,96	0,027
<i>Festuca ovina</i>	7,50	5,35	0,003
<i>Silene cucubalus</i>	7,20	24,95	0,012
<i>Minuartia verna</i>	2,15	37,50	0,005
Gesamtmenge:	29,35		0,047

Stoffproduktion erheblich beeinträchtigt ist. Vielfach erweckt dieses Stadium den Eindruck einer Terminalphase der Vegetationsentwicklung. Wegen des langsamen Wuchses der Flechten ist deren jährliche Produktivität schlecht zu fassen, so daß über den Schwermetallkreislauf im flechtenreichen Stadium keine Aussage gemacht werden kann. Er dürfte kaum die Ausmaße des *Minuartia*-Stadiums überschreiten (Tab. 60).

g) Sukzessionsschema

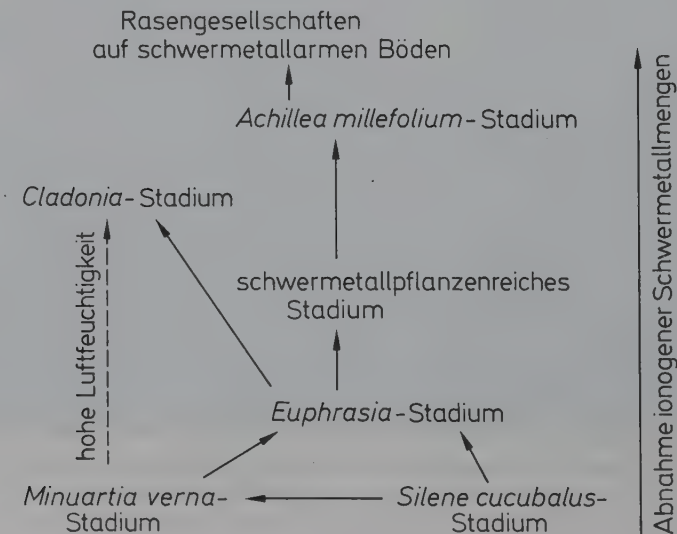
Für Mitteleuropa kann nachfolgendes Sukzessionsschema als gesichert gelten.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Besiedlung schwermetallreicher Böden über eine Reihe von Sukzessionsschritten verläuft, von denen die markantesten herausgegriffen und als Stadien beschrieben wurden. Dieses gilt allerdings *nur* für jene Schwermetallböden, die vom Menschen in Form

von Halden, Pingen u. ä. geschaffen worden sind. Denn hier kann im Laufe der Zeit ein einmal vorgelegtes Schwermetallpotential abgebaut werden.

II. Dauergesellschaften

Auf natürlich schwermetallreichen Böden wird durch die ständige Versorgung mit neuen Schwermetallmengen aus dem schwermetallreichen Untergrund oder dem Quellwasser eine Weiterentwicklung der Gesellschaft verhindert. Vielmehr kommt es zu einer dauerhaften Anordnung von Vegetationszonen. Dabei haben sich auf den schwermetallreichen Flächen Pionierpflanzen in Dauergesellschaften zusammengeschlossen, während auf den schwermetallärmeren Böden, d. h. in den Kontaktzonen zu den Gesellschaften auf den mit Schwermetallen normal-



versorgten Böden, sich Pflanzenbestände ausgebildet haben, die zwar denen des Sukzessionschemas sehr ähnlich sind, aber eine vollkommen andere Genese aufweisen. Die Vegetation dieser Dauerzonen kann lediglich durch Änderungen des Verwitterungsprozesses progressive oder regressive Entwicklungstendenzen aufweisen. Zu solchen diszessiven Entwicklungen, wie sie Ellenberg (Dierschke 1968) bezeichnet hat, sind in Europa nur noch die Schwermetallrasen von Grizedale/GB, Pierrefitte/F und Aliva/E sowie in den Bergamasker Alpen/I in vollem Umfang fähig, während sie in Afrika und Australien noch auf fast allen schwermetallreichen Böden anzutreffen sind.

1. Vegetationszonierung europäischer Schwermetallböden

An der Vegetationszonierung auf einem kupfer-, zink- und bleireichen Boden bei Grizedale/GB (Abb. 25) soll der Unterschied von Dauergesellschaft und Sukzessionsstadium gezeigt werden.

Wegen der gleichmäßigen Versorgung dieses Bodens mit Makronährstoffen (Ernst 1968d) kann die Vegetationszonierung allein auf die Wirkung der Schwermetalle zurückgeführt werden (Tab. 61). Die mit Schwermetallen normalversorgte Hochfläche wird von einer *Agrostis-Weide* bedeckt (A), die im Bereich anstehender Kalksteinbänke von einem *Sesleria*-reichen Halbtrockenrasen abgelöst wird. Unterhalb der Kalksteinklippen streichen schwermetallreiche Schichten aus, deren Verwitterung zu einem kupfer- und zinkreichen Boden geführt hat. Hier setzt sich die Vegetation allein aus *Minuartia verna* und *Thlaspi alpestre* (B) zusammen. Darunter folgt eine weitere Zone schwermetallreichen Bodens, in dem aber die pflanzenverfügbaren Kupfermengen bereits erheblich geringer sind (C). In dieser Zone gedeihen neben *Minuartia verna* und *Thlaspi alpestre* Zwergformen von *Cochlearia officinalis*, *Rumex acetosa*, *Plantago lanceolata* u. a. Eine weitere deutlich unterscheidbare Zone besteht aus einem *Festuca-Agrostis*-Rasen (D). Der Boden dieser Zone enthält bereits wesentlich geringere Schwer-

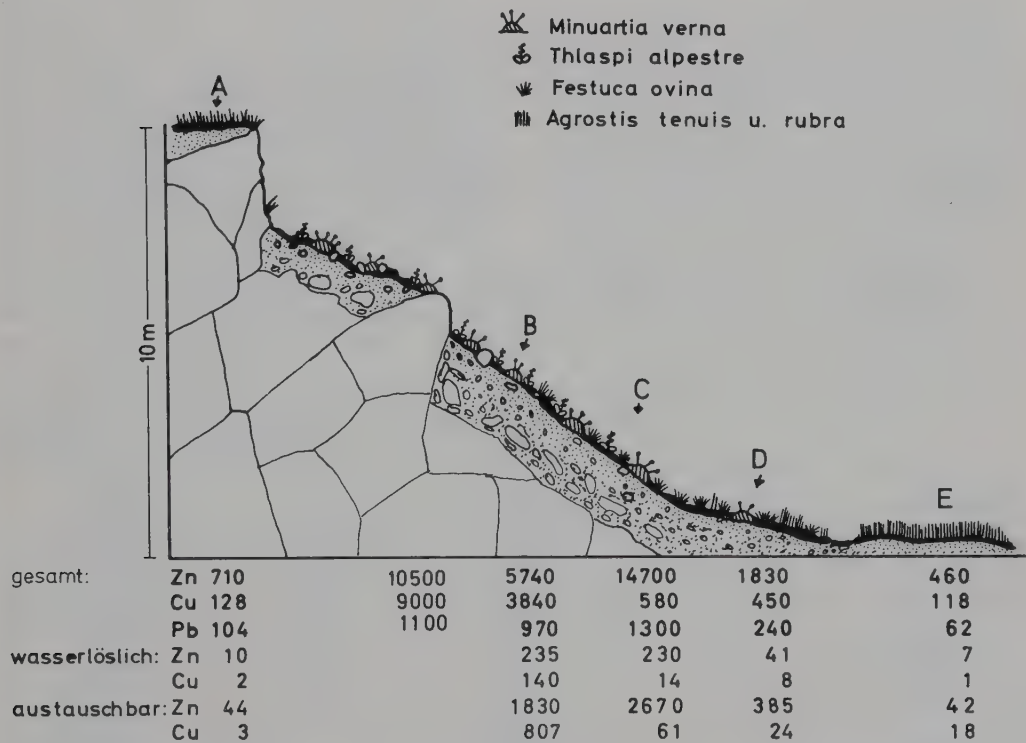


Abb. 25: Schwermetallgehalt und Vegetationszonierung an einem Hang bei Grizedale/GB

Tab. 61: Einfluß der Bodenfaktoren (vgl. Abb. 25) auf die Zusammensetzung der Vegetation auf schwermetallreichem Boden an einem Hang bei Grizedale/GE. Aufnahmefläche jeweils 10 m². Exposition: SSE.

Profilpunkt der Abb. 25 Deckungsgrad (%)	A 100	B 80	C 90	D 95	E 100
<i>Galium saxatile</i>	+2	.	.	.	+2
<i>Agrostis rubra</i>	+2	.	.	.	1.1
<i>Viola lutea</i>	+1	.	.	+1	+1
<i>Campanula rotundifolia</i>	+1	.	.	+1	.
<i>Rumex acetosa</i>	+1	.	+1	+1	.
<i>Agrostis tenuis</i>	4.4	.	+1	3.3	4.4
<i>Festuca ovina</i>	2.2	.	4.4	3.3	2.2
<i>Minuartia verna</i>	.	4.4	1.2	+2	.
<i>Thlaspi alpestre</i>	.	2.1	+1	.	.
<i>Cochlearia officinalis</i>	.	.	2.1	.	.
<i>Plantago lanceolata</i>	.	.	1.1	.	.
<i>Euphrasia nemorosa</i>	.	.	1.1	.	.
<i>Cladonia pyxidata</i>	.	.	1.2	.	.
<i>Thymus serpyllum</i>	.	.	+2	+2	.
<i>Cerastium vulgatum</i>	.	.	.	1.1	.
<i>Trifolium repens</i>	.	.	.	1.1	.
<i>Ranunculus acris</i>	.	.	.	+1	.
<i>Polytrichum spec.</i>	2.1
<i>Pleurozium schreberi</i>	+1

metallmengen. Schließlich folgt eine weitere Zone (E) mit *Agrostis rubra*. Hier ist der Schwermetallgehalt des Bodens schon mit dem der Weide auf der Hochfläche vergleichbar.

Aus dem Schwermetallgradienten könnte nun gefolgert werden, daß wegen des ständi-

gen Schwermetallentzugs durch die Vegetationsdecke der Schwermetallgehalt des Bodens allmählich verringert wird, so daß in mehr oder weniger absehbarer Zeit auch die Zone B von den Arten der Zone D bzw. E besiedelt werden könnte. Jedoch ist natürlich entscheidend, daß durch die ständige Ver-

Tab. 62: Stoffproduktion und Zinkentzug in der Zone von *Armeria maritima* var. *muelleri* eines natürlich schwermetallreichen Bodens bei Pierrefitte/Pyrenäen in der Vegetationsperiode 1968 je m². Die Werte wurden bis Ende August gewonnen und stellen daher nur eine Annäherung an die tatsächliche Produktion dar.

	Trockensubstanz (g/m ²)	Zinkgehalt (µg-Atom/g)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Festuca ovina</i>	179,40	10,11	0,118
<i>Minuartia verna</i>	124,50	46,15	0,374
<i>Armeria maritima muelleri</i>	43,55	34,50	0,098
<i>Thlaspi alpestre</i>	18,40	235,80	0,282
<i>Euphrasia stricta</i>	7,50	46,02	0,023
<i>Galium mollugo</i>	5,10	33,70	0,011
<i>Thymus serpyllum</i>	3,45	24,75	0,006
<i>Campanula rotundifolia</i>	3,06	20,20	0,004
<i>Silene cucubalus</i>	1,01	26,63	0,002
Gesamtmenge	385,87		0,918

Tab. 63: Stoffproduktion und Zinkentzug in der Zone von *Achillea millefolium* eines natürlich schwermetallreichen Bodens bei Pierrefitte/F in der Vegetationsperiode 1968 je m². Vgl. die Angaben zu Tab. 62

	Trockensubstanz (g/m ²)	Zinkgehalt (µg-Atom/g)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Festuca ovina</i>	287,80	4,80	0,090
<i>Armeria maritima muelleri</i>	90,40	17,60	0,104
<i>Thlaspi alpestre</i>	15,60	245,00	0,250
<i>Galium mollugo</i>	4,90	33,20	0,011
<i>Plantago lanceolata</i>	1,75	17,60	0,002
<i>Silene cucubalus</i>	1,20	21,40	0,002
<i>Achillea millefolium</i>	1,15	15,30	0,001
<i>Molinia caerulea</i>	0,16	5,05	0,001
Gesamtmenge	402,96		0,461

witterung schwermetallreicher Gesteine die Schwermetallmengen, die dem Standort entnommen werden, ständig ersetzt und dadurch das Schwermetallpotential mehr oder weniger konstant gehalten wird.

Über den Kreislauf der Schwermetalle solcher Standorte sollen weitere Einblicke durch die Erfassung der Stoffproduktion gegeben werden. Die Stoffproduktion in den Dauergesellschaften der Schwermetallböden ist mit Werten von 300–900 g/m² niedrig (Tab. 62). Der höhere Schwermetallgehalt der Schwermetallpflanzen in der Nähe der Erzadern führt zu einem relativ intensiven Kreislauf der Schwermetalle. Als Höchstwert konnte ein Zinkentzug von 2,5 g/m² durch die höheren Pflanzen ermittelt werden. Generell werden 80–85 % des Schwermetalles noch in derselben Vegetationsperiode dem Boden wieder zugeführt. 10–15 % bleiben in den

langsamer verwitternden Blättern der *Armerien* und *Festuca*-Arten für eine weitere Vegetationsperiode festgelegt, und 5 %, z. T. aber nur 0,1 % sind für mehrere Jahre in den Wurzeln von *Silene cucubalus*, *Armeria maritima* div. var., *Minuartia verna* u. a. dem Kreislauf entzogen.

Für die Erhaltung der schwermetallpflanzenreichen Vegetationsflächen sind vor allem trockene Sommer entscheidend, die durch die höhere Schwermetallkonzentration der Bodenlösung (Einengungseffekt) die hochresistenten Ökotypen gegenüber den weniger schwermetallresistenten Arten begünstigen. Nur auf diese Weise ist es auch verständlich, daß trotz der großen Expansionskraft der Gräser *Festuca ovina* und *Agrostis tenuis* sich noch *Minuartia verna* und *Thlaspi alpestre* behaupten können.

Wesentlich geringer ist der Zinkkreislauf

Tab. 64: Stoffproduktion und Zinkkreislauf der Dauerzone mit *Cardaminopsis halleri* im Violetum calamariae bei Blankenrode/D während einer Vegetationsperiode

	Stoffproduktion (g/m ²)	Zinkgehalt (µg-Atom/g)	Zinkentzug (g Zn/m ²)
<i>Cardaminopsis halleri</i>	752,1	149,50	0,735
<i>Viola calaminaria</i>	127,0	11,73	0,090
<i>Festuca ovina</i>	19,2	4,79	0,006
<i>Agrostis tenuis</i>	2,3	2,66	0,001
<i>Rumex acetosa</i>	1,7	73,40	0,008
<i>Silene cucubalus</i>	1,2	9,91	0,001
<i>Plantago lanceolata</i>	0,9	10,86	0,001
Gesamtmenge	905,2		0,844

in den Pflanzenbeständen, die dem *Achillea millefolium*-Stadium des Sukzessionsschemas entsprechen. Die Artenzahl der Schwermetallpflanzen mit disjunktem Areal und ihre Abundanz ist aufgrund von Fluktuationen im Schwermetallgehalt der Bodenlösung größer als im *Achillea*-Stadium, so daß ihr Anteil an der Produktivität noch mehr als ein Drittel betragen kann. Der Zinkentzug durch die Pflanzen ist bereits um die Hälfte geringer als in der Zone mit *Armeria* (Tab. 63).

Auf jenen schwermetallreichen Böden, die einen engen Kontakt zum Grundwasser oder ständig rieselnden Hangwasser haben, ist *Cardaminopsis halleri* weit verbreitet. Bisher lassen aber die Beobachtungen noch keine Aussage darüber zu, ob es sich hier um ein Sukzessionsstadium in der bisherigen Sukzessionsreihe handelt oder ob hier eine eigenständige Entwicklung vorliegt. Auf alle Fälle ist im Bereich schwermetallhaltiger Gruben- und Quellwässer ein Pionierstadium mit der hochresistenten *Cardaminopsis halleri* nicht von der Hand zu weisen, das vielleicht sogar eine Dauerzone bildet. Die Stoffproduktion ist viel höher als in den bisherigen Stadien und Dauerzonen und kann bis zu 1600 g Trockensubstanz/m² und Jahr erreichen

(Tab. 64). Doch liegen noch keine gesicherten Meßergebnisse für den Schwermetallkreislauf in diesem Stadium vor, da die wechselnde Wasserführung den «input» und «output» stark beeinflusst. Vor allem treten wegen des hohen Wassergehaltes des Bodens *Minuartia verna* und *Armeria maritima halleri* völlig, *Thlaspi alpestre* und *Silene cucubalus* stark zurück.

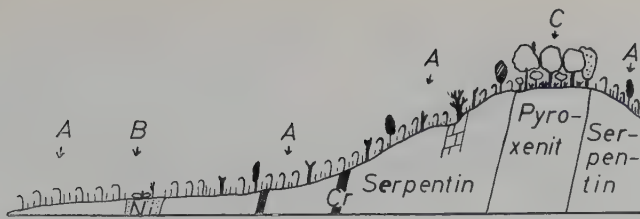
2. Vegetationszonierung auf Schwermetallböden Afrikas

Ähnliche Zonationen von Dauergesellschaften sind auch auf den schwermetallreichen Böden anderer Erdteile zu finden (Maljuga et al. 1959, Duvigneaud und Denaeayer-de Smet 1963, Nicolls et al. 1965, Cole et al. 1968, Jacobsen 1968, 1970, Wild 1968, 1970, Howard-Williams 1970, Cole 1973), wo sie wegen der Unberührtheit vieler Standorte besonders klar hervortreten (Abb. 26).

Als Beispiel werden hier die serpentinhaltigen Böden des Great Dyke, eines Gebirgszuges in Zentralafrika, behandelt. Magmatische Gesteine wie Granit, Dolerit, Pyroxenit und unterschiedlich chrom- und



Abb. 26: Vegetationszonierung auf dem kupfer- und zinkreichen Boden von Copper Queen. Auf dem schwermetallreichen Boden (Mitte) Fimbristyletum exilis mit *Danthoniopsis viridis*, *Chloridion cameronii* und *Loudetia flavida*, auf den oberen schwermetallreichen Felspartien Bestände von *Vellozia equisetoides*, auf den schwermetallarmen Böden Miombo-Wälder (am Hang) bzw. *Acacia nigrescens*-Wälder (im Tal)



austauschbar (mg/g):

Ca	1.00	1.00	1.10	2.46	1.05
Mg	2.60	2.54	2.10	2.10	1.60
Ni	0.09	0.03	0.02	0.005	0.02
Zn	0.001	0.001	0.001	0.003	0.001
Mn	0.018	0.002	0.007	0.009	0.004

total (mg/g):

Cr	0.035	25.000	2.000	0.020	0.975
Co	0.090	0.200	0.065	0.055	0.096

Abb. 27: Vegetationszonierung auf den Böden des Great Dyke bei Mtoroshanga. A = *Protea welwitschii*-*Euphorbia wildii*-Savanne, B = *Dicometum niccoliferae*, C = *Brachystegietum boehmii* (Miombo)

nickelreiche Serpentine kommen hier nebeneinander vor. Solange die Ca/Mg-Relation größer als 1 ist, was für Granit (3,2), Dolerit (1,1) und Pyroxenit (1,1–1,6) gilt, sind die

Böden mit einem *Brachystegia boehmii*-Wald (Miombo) bestockt (Ernst 1971). Wenn das Magnesium das Calcium wie auf den Serpentinböden überwiegt, dann wird dieser



Abb. 28: Vegetationszonierung am Great Dyke bei Mtoroshanga. Im Vordergrund *Euphorbia wildii*-*Protea welwitschii*-Savanne mit den Gramineen *Themeda triandra* und *Andropogon gayanus* auf Serpentin, im Hintergrund *Brachystegia boehmii*-Wald auf Pyroxenit

Wald – häufig übergangslos – durch eine sehr offene *Protea welwitschii-Euphorbia wildii*-Savanne ersetzt (Abb. 27), in der noch als weitere Sträucher und Bäume die Anacardiaceen *Heeria reticulata* und *Lannea discolor* sowie die Proteacee *Faurea saligna* das *Themeda triandra-Andropogon gayanus*-Grasland auflockern (Abb. 28). Auf felsigen Partien dominieren die Scheinstämme von *Vellozia equisetoides*. Treten jedoch in den Serpentinböden Nickelgehalte von 0,1–0,7 % auf, dann verschwinden alle Bäume und Sträucher. Dafür stellen sich mit der Composite *Dicoma niccolifera*, der Papilionate *Pearsonia metallifera* und der Scrophulariacee *Sutera fondina* Arten des *Dicometum niccoliferae* ein, die auch auf

anderen nickelreichen Böden Zentralafrikas zu finden sind. Dagegen wirken sich austreichende Chromerzbänder (häufig 10–15 % Cr) nicht auf die Pflanzendecke aus, da das Chrom kaum pflanzenverfügbar ist (0,5 bis 5,0 mg/kg Boden) und außerdem von den Pflanzen zum größten Teil im freien Raum der Wurzeln festgelegt wird.

Dieses Beispiel einer Zonation auf Serpentinboden zeigt weiterhin, daß es eine Serpentinvegetation schlechthin nicht gibt, sondern daß unter Berücksichtigung der Pflanzenverfügbarkeit der Schwermetalle eine Unterscheidung von schwermetallreichen und schwermetallarmen Serpentinstandorten getroffen werden muß.

F. Pflanzengesellschaften auf Schwermetallböden

Wegen der speziellen physiologischen Anforderungen des schwermetallreichen Standortes an die gesamte Konstitution der ihn besiedelnden Arten heben sich die Schwermetallrasen als stets baumfreie Flächen deutlich aus der Umgebung heraus. Dabei unterscheiden sich die Pflanzenbestände schwermetallreicher Böden durch eine besondere Artenkombination von den umgebenden Rasengesellschaften. Schon zu Beginn der pflanzensoziologischen Bearbeitung der Schwermetallvegetation gab die geographische und ökologische Isolation einiger Arten Anlaß zur Beschreibung einer Fülle von Schwermetallpflanzengesellschaften (Koch 1925, 1932, Libbert 1930, Schwickerath 1931, Gründler 1931), die später in recht unterschiedlicher Weise in die

pflanzensoziologische Hierarchie eingebaut wurden (für Europa: Schwickerath 1933, Tüxen 1937, 1955, Knapp 1942, Lebrun et al. 1949, Schubert 1952, 1954, Scamoni 1955, Ellenberg 1963, Ernst 1964, 1965 a, 1966; für Afrika: Duvigneaud 1949, Schmitz 1963).

Die physiologische Spezialisierung der Schwermetallpflanzen und die einheitliche Physiognomie dieser Pflanzengesellschaften rechtfertigt die besondere Heraushebung dieser Pflanzenbestände und ihre Zusammenfassung zu eigenen floristischen Ähnlichkeitsklassen. Dabei ordne ich diejenigen Pflanzenbestände, die vom schwermetallreichen Boden zu den Nachbargesellschaften schwermetallarmer Standorte überleiten, als vegetations-systematische Untereinheiten den Schwer-

Tab. 65: Fragmentarisch ausgebildete Schwermetallpflanzengesellschaft der nördlichen Kalkalpen und des Alpenvorlandes

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7
Höhe über NN (m)	1700	1600	1500	1000	700	1500	1220
Exposition	SW	W	SW		NW		N
Neigung (°)	20	15	15		5		5
Deckungsgrad (%)	70	80	60	80	100	100	40
Aufnahmefläche (m²)	100	100	100	100	100	20	35
<i>Klassenkennarten:</i>							
Minuartia verna	1	3	3	1	.	.	+
Silene cucubalus	2	1	+	1	2	2	2
<i>Verbands-Trennarten:</i>							
Poa alpina	1	+
Galium anisophyllum	+	.	+	.	.	+	+
Dianthus sylvestris	+	+
<i>Begleiter:</i>							
Molinia caerulea	.	.	.	3	+	.	.
Cardaminopsis halleri	.	.	.	+	4	.	.
Thymus polytrichus	3	+	+	+	.	+	+
Pohlia spec.	4	4	.
Bryum caespitium	.	2	.	.	2	.	.
Cladonia pyxidata	.	+	1	3	.	.	+
Cladonia verticillata	.	.	1	.	.	+	1
Cladonia alpestris	.	.	1	.	.	1	.
Stereocaulon nanodes	2	.

metallrasen und nicht den jeweiligen Rasen- oder Strauchgesellschaften der mit Schwermetallen normal versorgten Böden zu, wenn nachgewiesen ist, daß auch die im Übergangsbereich wachsenden Arten noch eine Resistenz gegen Schwermetalle besitzen müssen.

I. Schwermetallvegetation des holarktischen Florenreiches

1. Euro-westsibirische Schwermetall- Pflanzengesellschaften

Violetea calaminariae Br.-Bl. et Tx.
1943

Die Schwermetallrasen Mitteleuropas sind zunächst aufgrund des Vorkommens von *Viola calaminaria* charakterisiert (Schwickerath 1933) und von Braun-Blanquet und Tüxen (1943) zur Vegetationsklasse *Violetea calaminariae* zusammengefaßt worden. Die Ausdehnung der Untersuchungen auf den gesamten europäischen Bereich hat ergeben, daß die Schwermetallvegetation nicht durch das Galmeiveilchen, sondern einheitlich durch Schwermetallökotypen von *Minuartia verna* gekennzeichnet ist. Diese Art kann damit als absolute Charakterart angesprochen werden (Ernst 1964, 1968, 1969, Ritter-Studnička 1970). Gleichzeitig bestehen einige syntaxonomische Beziehungen zu den Pflanzengesellschaften der japanischen Serpentinböden, die Ohba (1968, 1969) als *Minuartietalia vernae japonicae* beschrieben hat; bisher ist aber nichts über die Ökologie dieser Gesellschaften bekannt, so daß nicht sicher ist, ob es sich überhaupt um Schwermetallpflanzengesellschaften handelt. Zu *Minuartia verna* gesellen sich in Europa fast überall noch Schwermetallökotypen von *Silene cucubalus*, weshalb diese Art als weitere Klassenkennart angesehen werden kann.

Eine weitere Ähnlichkeit der Vegetation schwermetallreicher Böden Europas besteht dann nur in Teilarealen, wobei florengeschichtliche Ereignisse, petrographische Besonderheiten in der Erzführung usw. eine geographische Differenzierung der Schwermetallpflanzengesellschaften möglich machen. Dabei können zwei Ordnungen unterschieden werden, die *Violetea calaminariae* Br.-Bl. et Tx. 1943 und die *Halacsyetalia sendtneri* Ritter-Studnička 1970.

a) *Violetea calaminariae* Br.-Bl. et Tx.
1943

Die Pflanzengesellschaften auf den schwermetallreichen Böden West- und Mitteleuropas lassen sich von denjenigen Südosteuropas positiv durch Schwermetallökotypen von *Festuca ovina* und *Agrostis tenuis*, hauptsächlich aber negativ durch das Fehlen von *Notholaena marantae*, *Stachys recta* ssp. *baldacci*, *Alyssum murale* u. a. trennen. Innerhalb der Ordnung der *Violetea* können drei in der Affinität der Artenzusammensetzung getrennte Einheiten ausgeschieden werden, die zweckmäßig als Verbände gefaßt werden:

1. die Vegetation der alpinen Schwermetallböden, *Galio anisophylli*-*Minuartion vernae*,
2. die Schwermetallrasen des westlichen Mitteleuropas und Westeuropas, *Thlaspion calaminaris*,
3. die Schwermetallrasen des übrigen Mitteleuropas, *Armerion halleri*.

Dabei hängt die Selbständigkeit der beiden letzten Verbände nicht so sehr von den Ergebnissen der systematischen Bearbeitung der darin vorgefundenen Armerien ab, sondern sie wird vielmehr durch die gesamte Artenkombination der Assoziationen bestimmt.

Galio anisophylli-*Minuartion vernae* Ernst
1964

Die Schwermetallrasen der Alpen

Die Pflanzengesellschaften über schwermetallreichen Böden der Alpen heben sich gegen die anderen europäischen Schwermetallrasen durch das Vorkommen alpiner Arten wie *Galium anisophyllum*, *Poa alpina* und *Dianthus sylvestris* ab und können deshalb zu einem eigenen Verband, *Galio anisophylli*-*Minuartion vernae* (Ernst 1964) zusammengefaßt werden. Innerhalb des Verbandes lassen sich zwei Assoziationen unterscheiden, das *Violetum dubyanae* der südlichen Kalkalpen und das *Thlaspietum cepaeifolii* der südöstlichen Kalkalpen. Die Schwermetallpflanzengesellschaften der nördlichen Kalkalpen und der Westalpen sind dagegen nur fragmentarisch ausgebildet und meistens nur durch Schwermetallökotypen von *Minuartia verna* und *Silene cucubalus* charakterisiert, da die schwermetallreichen Böden in diesen Bereichen durch den Bergbau stark gestört sind.

Von diesen Vorkommen sollen nur einige Aufnahmen angeführt werden, die von folgenden Lokalitäten stammen (Tab. 65):

Nr. 1, 2 Wannig, Nr. 3 Rauchberg, Nr. 4 Loisach-Terrasse bei Biberwier, Nr. 5 Arzberg-Halde, Nr. 6 Kupferhalde am Hochkail, Nr. 7 Inzeller Kienberg.

Violetum dubyanae Ernst 1964

Die schwermetallreichen Böden der Bergamasker Alpen werden von einer artenarmen Schwermetallpflanzengesellschaft besiedelt, die durch die in diesem Gebiet endemische *Viola dubyana* floristisch gekennzeichnet ist (Ernst 1964, 1965a, Baumeister et al. 1967). Als weitere Arten sind am Aufbau des *Violetum dubyanae* Schwermetallökotypen von *Minuartia verna*, *Silene cucubalus*, *Euphrasia salisburgensis* und *Thymus alpinus* beteiligt, zu denen sich noch *Poa alpina*, *Galium anisophyllum* und *Dianthus sylvestris* (Verbands-Trennarten) gesellen (Tab. 66). Durch die zahlreichen blauen Blüten des Veilchens, die weißen Blütensterne von *Minuartia verna* und die weißen Blütenstände von *Silene cucubalus* hebt sich diese Pflanzengesellschaft auch farblich klar von den angrenzenden Rasengesellschaften ab.

In dieser Pflanzengesellschaft lassen sich zwei Subassoziationen unterscheiden, das *Violetum dubyanae* typicum (Tab. 66, Aufn.-Nr. 1–10) und das *Violetum dubyanae* *cardaminopsidetosum* (Aufn.-Nr. 11–15). Während die typische Untergesellschaft die trockenen Standorte besiedelt, gedeiht an den feuchten Stellen der Südhänge, die durch Hangwasser oder durch Stollenwasser mit Schwermetallen, insbesondere mit Zink angereichert werden, die Subassoziation von *Cardaminopsis halleri*. Diese Pflanze bestimmt mit *Viola dubyana* die Physiognomie der Subassoziation und trägt in beträchtlichem Maße zum Aufbau der bodenfeuchten Ausbildung bei.

Die Aufnahmen der Tab. 66 stammen von folgenden Örtlichkeiten: Nr. 1, 9 und 13 Ciema di Grem, Nr. 2 Ciema di Menna, Nr. 3, 4, 6, 11 und 12 Pizzo Arera Südhang, Nr. 5, 8 und 14 Mte. Castello, Nr. 7 Presolana, Nr. 10 Halden des Mte. Golla, Nr. 15 Mte. Secco.

Die Bodenreaktion ist in beiden Subassoziationen neutral bis alkalisch (pH in H₂O 6,9 bis 7,8). Von den Schwermetallen liegt das

Zink in hohen Konzentrationen vor (55000 bis 133000 mg Zn/kg trockener Boden), während die Gesamtgehalte an Blei und Kupfer mit 1300 mg Pb je kg bzw. 900 mg Cu/kg dagegen weit zurücktreten. Entsprechend hoch sind auch die pflanzenverfügbaren Schwermetallmengen.

Physiologisch unterscheiden sich die *Viola dubyana*-Pflanzen der Schwermetallböden infolge ihrer hohen Zinkverträglichkeit (40 mmol Zn als Resistenzgrenze) von denjenigen *Viola dubyana*-Populationen, die im schwermetallarmen Kalkschutt der Gipfellagen (Pitschmann und Reisigl 1959) sowie in den alpinen Rasengesellschaften des Seslerio-Cytisetum und Hormineto-Avenetum der Grigna (Sutter 1962) vorkommen. Rüther (1967) ermittelte für weitere Arten des *Violetum dubyanae* folgende plasmatische Resistenzgrenzen gegenüber Zinksalzen: *Minuartia verna* 40 mmol Zn, *Cardaminopsis halleri* 0,4 mmol Zn und *Silene cucubalus* 4 mmol Zn gegenüber einer Normalform des gleichen Gebietes mit 0,004 mmol Zn.

Der Verbreitungsschwerpunkt des *Violetum dubyanae* liegt im Gebiet des Pizzo Arera und des Mte. Castello, wo die Gesellschaft nicht nur auf primären Standorten, Böden über anstehenden zinkreichen Gesteinen zwischen den Esinoriffkalken und den Raiblerschichten, sondern auch auf sekundären Standorten, auf den Halden und zahlreichen Schürfstellen des Zinkerzbergbaues, zu finden ist (Abb. 29). Weitere großflächige Areale der Assoziation finden sich um Ciema di Menna und Ciema di Grem. Im Gebiet der Presolana nimmt die Gesellschaft wegen der vergleichsweise schwermetallarmen Böden nur kleine Flächen ein. Die besiedelten Höhenstufen der Assoziation reichen von der oberen montanen bis zur hochalpinen Stufe hinauf.

Thlaspietum cepaeifolii Ernst 1964

Die schwermetallreichen Böden des südöstlichen Alpenraumes werden von einer Pflanzengesellschaft besiedelt, die durch *Thlaspi rotundifolium* subsp. *cepaefolium* gekennzeichnet ist und die nach dieser Kennart benannt wurde (Ernst 1964, 1965a). Die Physiognomie dieser artenarmen Gesellschaft wird durch die dunkelgrünen Polster von *Thlaspi rotundifolium* subsp. *cepaefolium* und die sparrigen hellgrünen Polster schwer-

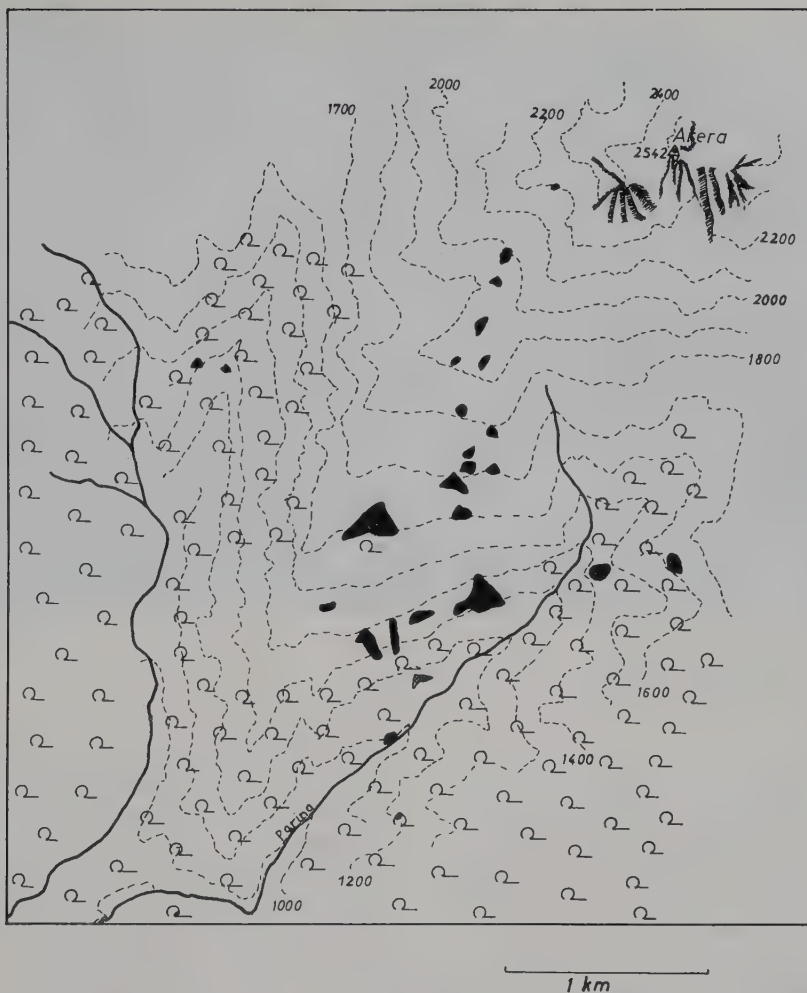


Abb. 29: Verbreitungskarte des *Violetum dubyanae* im Gebiet des Pizzo Arera (schwarze Flächen). Kartierung nach dem Stand vom August 1965

metallresistenter Ökotypen von *Minuartia verna* bestimmt. Dazwischen erstrecken sich häufig niederliegende Formen von *Silene cucubalus* und vereinzelt kleine Exemplare von *Galium anisophyllum* und *Poa alpina* (Abb. 30).

Auf den Halden des Erzbergbaues in den Südostalpen, die in den Tälern liegen, sowie in den östlichen Karawanken hat sich eine weitere, durch wärmeliebende Arten gekennzeichnete Pflanzengemeinschaft ausgebildet, die vor allem durch *Scrophularia canina* und *Erysimum sylvestre* von der typischen Ausbildung zu unterscheiden ist und als *Thlaspietum cepaeifolii erysimetosum* gefaßt wurde. Durch die ständigen Eingriffe des

Menschen, der das Haldenmaterial im Laufe der letzten hundert Jahre häufiger noch einmal der Verhüttung zugeführt hat, tritt in der wärmeliebenden Subassoziation *Thlaspi rotundifolium* subsp. *cepaefolium* teilweise stark zurück.

Insgesamt erweckt die Gesellschaft den Eindruck einer typischen Pflanzengemeinschaft des Gesteinsschuttes, obwohl die natürlich schwermetallreichen Böden sehr feinerdreich und ohne nennenswerte Bewegung sind. Es ist überhaupt erstaunlich, daß sich auf den schwermetallreichen Böden der hochalpinen Stufe eine Vegetation entwickelt hat, da es in dieser Höhe genügend vegetations-



Abb. 30: *Thlaspietum cepaeifolii* am Jauken bei Oberdrauburg mit *Thlaspi rotundifolium* subsp. *cepaefolium* (fruchtend), *Minuartia verna* und *Poa alpina*

arme Standorte gibt, die an die physiologischen Eigenschaften der Arten weniger extrem hohe Ansprüche stellen. Durch das Zusammentreffen extremer edaphischer und klimatischer Faktoren wird die Artenzahl der Schwermetallpflanzengesellschaften der alpinen Zone stets gering bleiben.

Die pflanzensoziologischen Aufnahmen der Tab. 67 wurden an folgenden Orten erstellt: Nr. 1, 6 und 9 Flußterrasse der Gailitz bei Arnoldstein, Nr. 2 Cave del Predil, Nr. 3 Reißkofel, Nr. 4, 5 und 10 Jauken, Nr. 7 Lumkofel bei St. Lorenzen/Lessachtal, Nr. 8 und 16 Črna, Nr. 11–15 Bleiberg ob Villach, Nr. 17 Terce, Nr. 18 Pecnik-Peca.

Die Böden des *Thlaspietum cepaeifolii* sind vor allem zink- und bleireich, wobei der Gesamtgehalt an Zink von 0,7 % (Črna) bis 14,6 % (Jauken), an Blei von 0,06 % (Bleiberg ob Villach) bis 0,4 % (Jauken) schwankt. Der Gesamtgehalt an Kupfer ist mit 0,01 % Cu sehr gering.

Das Areal der Assoziation zieht sich von den Karnischen Alpen (Lumkofel, Polinik) durch die Metallzone der Gailtaler Alpen (Jauken, Reißkofel, Mitterberg, Tscheckelnock) bis nach Bleiberg ob Villach. Fernerhin findet sich die Gesellschaft auf den schwer-

metallreichen Böden bei Cave del Predil (Raibl), dem locus classicus der Kennart, sowie auf den mit Schwermetallen angereicherten Flußterrassen der Gailitz bis hinab nach Arnoldstein. Außerdem konnte das *Thlaspietum cepaeifolii* auf den schwermetallreichen Böden der Karawanken vom Hochobir über den Petzen (Peca) bis nach Črna aufgenommen werden.

Thlaspietum calaminaris Ernst 1964

Die Schwermetallrasen des westlichen Mitteleuropas und Westeuropas

Die Vegetation schwermetallreicher Böden des westlichen Mitteleuropas und Westeuropas hat neben den Schwermetallökotypen von *Minuartia verna* und *Silene cucubalus* als weitere gemeinsame charakteristische Art *Thlaspi alpestre* (Verbandskennart) aufzuweisen. Ursprünglich waren die Schwermetallpflanzengesellschaften von Schwickerath (1933) wegen der hohen Stetigkeit von *Viola calaminiaria* auf den Schwermetallböden des Kreises Stolberg zum Verband *Violion calaminiariae* zusammengefaßt worden. Die großräumige Bearbeitung der metallicolen Pflanzengemeinschaften Mittel- und Westeuropas (Ernst 1964, 1966, 1968) ergab jedoch, daß

Tab. 67: *Thlaspietum cepaeifolii* Ernst 1964

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Höhe über NN (m)	800	1100	1900	2100	1800	800	1900	950	800	2000	1300	1100	1000	1200	1200	580	800	750
Exposition			SW	SSE	S		SSE			SE	SE	SSE	SE	S	ESE		N	NIE
Neigung (°)	50	40	80	50	35	60	20	80	90	15	35	25	25	25	25	80	20	5
Deckungsgrad (%)	25	100	100	100	70	100	100	50	100	100	100	100	100	100	100	100	70	80
Aufnahmefläche (m²)																		100
<i>Assoziations-Kennart:</i>																		
<i>Thlaspi rotundifolium</i>																		
subsp. <i>cepaifolium</i>	3	2	+	+	2	+	1	1	+	1	1	2	2
<i>Trennarten der thermophilen</i>																		
<i>Subassoziation:</i>																		
<i>Erysimum sylvestre</i>	1	1	+	1	1	.	.	.
<i>Scrophularia canina</i>	+	1	+	+	.	1	1	+
<i>Verbands-Trennarten</i>																		
<i>(Galio-Minuartion):</i>																		
<i>Poa alpina</i>	+	1	2	+	1	+	+	+	1	+	+	.	.	1	+	+	1	+
<i>Galium anisophyllum</i>	.	.	+	1	1	+	+	+	+	+	+	.	+	.
<i>Dianthus sylvestris</i>	.	+	.	+	1	.	.	+	+	+	.	1	2	.	+	.	.	+
<i>Klassenkennarten</i>																		
<i>(Violetea):</i>																		
<i>Minuartia verna</i>	+	2	2	1	2	3	2	3	1	2	2	2	2	2	3	3	3	3
<i>Silene cucubalus</i>	1	1	3	1	3	1	2	2	3	1	2	2	2	3	2	3	1	2
<i>Begleiter:</i>																		
<i>Thymus polytrichus</i>	+	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.
<i>Molinia caerulea</i>	+	+	.	+	3
<i>Tortella tortuosa</i>	.	+	.	.	.	+	3	+
<i>Cephalozia starkei</i>	+	1	.	+
<i>Bryum caespitium</i>	1	.	.	.	+	2	+
<i>Racomitrium canescens</i>	+	.	3	1
<i>Cladonia pyxidata</i>	1	1	.	+	.	.	.	+

Viola calaminaria nur eine Pflanzengesellschaft im westlichen Mitteleuropa kennzeichnet. Aus diesem Grunde erfolgte die Namensänderung des Verbandes in *Thlaspion calaminaris*.

Die Verbreitung der diesem Verband zuzuordnenden Pflanzenbestände erstreckt sich von den Picos de Europa Kantabriens über die Pyrenäen und Cevennen in die Schwermetallgebiete Belgiens, der Niederlande und Westdeutschlands und umfaßt auch diese Spezialistengesellschaften in Großbritannien. Hier sind sie an der Verbreitungsgrenze sehr artenarm (Ernst 1968, Shimwell 1968). Das Verbreitungsgebiet kann als atlantisch bis subatlantisch gekennzeichnet werden, wenn auch unter Berücksichtigung der Höhenstufen der Verband von Meereshöhe in England bis in die alpine Stufe des Kantabrischen Küstengebirges und der Pyrenäen (2200 m) hinaufreicht.

Thlaspio-Armerietum cantabricae
Ernst 1969

Auf den zinkreichen Böden des Kantabrischen Küstengebirges, vornehmlich im Gebirgsmassiv der Picos de Europa, gedeiht in der montanen bis alpinen Höhenstufe ein Schwermetallrasen, der durch Schwermetallökotypen von *Minuartia verna*, *Silene ciliata* und *Armeria maritima* var. *cantabrica* gekennzeichnet ist (Tab. 68). Charakteristisch für die Physiognomie der Gesellschaft ist der Polsterwuchs der dominierenden Arten.

Im Gebiet der Picos de Europa weist diese Pflanzengesellschaft zwei Ausbildungsformen auf. Bis zu 2200 m Höhe deuten *Thlaspi alpestre*, *Festuca ovina* und *Agrostis tenuis* Beziehungen der Assoziation zum *Thlaspion calaminaris* an. Diese Subassoziation des *Thlaspio-Armerietum cantabricae* ist im Vergleich zu den umgebenden hochmontanen und alpinen Rasengesellschaften des Picos de Europa-Massives sehr artenarm; vor allem fehlen Kräuter wie *Campanula cantabrica*, *Sideritis hyssopifolia*, *Conopodium denudatum*, *Linaria subina* u. a., die für die Rasengesellschaften des Kantabrischen Küstengebirges zwischen 1700 und 2200 m charakteristisch sind (Lascombes 1944, Losa und Montserrat 1953, Rivas Martinez 1969). In Höhenlagen oberhalb von 2200 m wird auf dem schwermetallreichen Kalkschutt *Thlaspi alpestre* durch *Thlaspi brachypetalum* ersetzt. Gleichzeitig verschwinden *Agrostis tenuis*, *Festuca*

ovina und *Thymus nervosus*. In dieser Subassoziation ist die Artenzahl noch geringer als in den tiefer liegenden Schwermetallrasen. Das Fehlen von *Erodium macradenum*, *Silene acaulis*, *Anthyllis vulneraria* subsp. *webbiana*, *Allium palentinum* u. a. trennt diese Gesellschaft von den Kalkschuttfuren der schwermetallarmen Rohböden, die von Rivas Martinez et al. (1971) zum *Linaron filicaulis* gestellt werden. Insgesamt deutet das *Thlaspio-Armerietum cantabricae* nicht nur syntaxonomische Beziehungen zum *Thlaspion calaminaris*, sondern durch das Vorhandensein von *Poa alpina* und *Plantago alpina* auch soziologisch-systematische Relationen zum *Galio anisophylli-Minuartion vernae* der Alpen an.

Die Aufnahmen der Tab. 68 wurden an folgenden Orten erstellt: Nr. 1, 4, 5, 12 und 13 Picos de Europa, ungestörte Schwermetallböden, Nr. 9 und 11 Schwermetallhalden der Picos de Europa, Nr. 2, 3 und 6 Sierra de la Corte, Nr. 8, 10 und 14 Peña Vieja, Nr. 15 Picos de Frierio.

Die basischen Böden des *Thlaspio-Armerietum cantabricae* sind reich an Zink (bis zu 10,3 %), während die anderen Schwermetalle wie Blei, Kupfer, Mangan u. a. nur in geringen Mengen vorliegen (vgl. Tab. 3, Aliva).

Das Areal der Assoziation ist nach den bisherigen Untersuchungen auf das Massiv der Picos de Europa beschränkt. Ein durch schwermetallresistente Ökotypen von *Thlaspi alpestre* (3,2), *Festuca ovina* (3,2), *Plantago lanceolata* (+) und *Poblia annotina* (1,2) gebildeter Schwermetallrasen bei Lanestosa (880 m) im Kantabrischen Küstengebirge ist infolge der Bergbautätigkeit nur fragmentarisch ausgebildet.

Armerietum muelleri Ernst 1966

Auf den blei- und zinkreichen Böden der Pyrenäen hat sich eine Schwermetallpflanzengesellschaft entwickelt, die als *Armerietum muelleri* beschrieben wurde (Ernst 1966). Sie unterscheidet sich durch das Vorkommen der in den Pyrenäen endemischen *Armeria maritima* var. *muelleri* von den übrigen Gesellschaften der westeuropäischen Schwermetallrasen. Ebenso klar hebt sie sich von den umgebenden, häufig *Dianthus*-reichen Halbtrockenrasen in den montanen Stufen und von den anderen Rasengesellschaften der sub-

Tab. 68: *Thlaspio* – *Armerietum cantabrigae* Ernst 1969

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Höhe über NN (m)	1900	2050	1400	1900	2200	2200	2200	2250	1950	2200	2000	2400	2350	2400	2300
Exposition	NE	E	NE	N	NE	E	SE	E	SE		SE	S	S	SE	E
Neigung (°)	10	15	10	20	10	5	5	10	15	20	20	10	20	15	10
Deckungsgrad (%)	100	80	90	70	90	80	75	100	80	65	90	30	25	40	20
Aufnahmefläche (m²)	70	100	80	100	100	75	100	100	40	80	100	100	100	100	100
<i>Assoziations-Kennarten:</i>															
<i>Armeria maritima</i> var. <i>cantabriga</i>	2	2	3	1	1	+	3	2	1	1	3	1	+	1	1
<i>Silene ciliata</i>	1	1	+	1	1	1	1	2	3	+	2	+	2	+	+
<i>Trennart der bochalpinen Ausbildung:</i>															
<i>Thlaspi brachypetalum</i>	+	1	1	+
<i>Verbandskennart (Thlaspion calaminaris):</i>															
<i>Thlaspi alpestre</i>	+	2	1	2	1	3	2	2	+	1	+
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>															
<i>Agrostis tenuis</i>	4	2	3	2	3	3	1	2	3	1	2
<i>Festuca ovina</i>	1	1	1	1	+	2	2	3	1	1	2
<i>Klassenkennart (Violetea calaminariae):</i>															
<i>Minuartia verna</i>	+	2	1	2	1	3	2	+	1	3	+	+	1	2	1
<i>Begleiter:</i>															
<i>Thymus nervosus</i>	+	1	.	.	.	+	+	+	.	.	+
<i>Poa alpina</i>	1	+	1	+	+	+	+	2	1	+	1	.	+	+	.
<i>Plantago alpina</i>	+	+	+	.	.	.	+	+	+
<i>Tortella tortuosa</i>	+	+	+	+



Abb. 31: *Armerietum muelleri* in den Pyrenäen bei Pierrefitte. Der Schwermetallrasen (unterhalb der Seilbahn) hebt sich deutlich gegen den Halbtrockenrasen im Vordergrund ab

alpinen Stufe ab (Abb. 31). Die rosaroten Blütenköpfe der Grasnelke sowie die weißen Blütensterne von *Minuartia verna* bestimmen den Aspekt der Gesellschaft, in der *Thlaspi alpestre* reichlich vertreten ist, aber außerhalb der Blüte- und Fruchtzeit unauffällig bleibt. *Silene cucubalus* kommt nur vereinzelt in den Beständen vor, kann aber nach den Beobachtungen Rüthers (mdl.) in einzelnen Jahren besser gedeihen. Unter den Gramineen dominieren *Festuca ovina* und *Agrostis tenuis*, die vor allem auf den schwermetallärmeren Böden gemeinsam mit *Armeria maritima* var. *muelleri* die Physiognomie bestimmen. Über anstehenden schwermetallreichen Gesteinen, z. B. in der subalpinen Stufe des Col du Bocard, hebt nicht so sehr die Vegetation selbst, als vielmehr der durchschimmernde braune, eisenpyritreiche Boden (20 % Fe) die Schwermetallpflanzengesellschaft aus der Umgebung heraus.

Neben der typischen Ausbildung ist auf den pyritischen Schwermetallböden, die vom Mail du Bulard im Osten über das Bentaillou-Massiv bis zum Pic de Pale Bidan im Westen reichen, eine Subassoziatiion mit *Hutchinsia alpina* (vgl. Pulou et al. 1965) und auf den schwermetallärmeren Böden des Pic d'Araillé-Massives eine Subassoziatiion (*Armerietum*

muelleri plantaginetosum) mit *Plantago lanceolata*, *Leontodon autumnalis*, *Molinia caerulea* und *Achillea millefolium* anzutreffen, in der vor allem der Mengenanteil von *Minuartia verna* aufgrund der höheren Vitalität der anderen Arten zurückgeht.

Die Fundorte der Aufnahmen der Tab. 69 sind folgende: Nr. 1, 2, 4, 6, 13, 16–18 Pic d'Araillé, Nr. 3 und 15 Bois de Pasque, Nr. 5 Rocher de Bernadisa, Nr. 7 Pic de Pale Bidan, Nr. 8 Pic de Maubermé, Nr. 9, 10 Col du Bocard, Nr. 10a Liat, Nr. 11 und 14 Pic de Cabalirros, Nr. 12 Hourquer.

Die Böden des *Armerietum muelleri* zeigen eine leicht saure Reaktion (pH in H_2O 5,2 bis 6,7). In der typischen Subassoziatiion enthalten die Böden bis zu 5,0 % Zn, 0,4 % Pb und 0,3 % Mn. Die wasserlöslichen Zinkmengen erreichen hohe Werte (bis zu 1380 mg/kg Boden) und liegen in der Bodenlösung höchstens zu 30 % in organisch gebundener Form vor. Auch das wasserlösliche Mangan (183 mg Mn/kg) ist in höheren Konzentrationen als in anderen Schwermetallböden vorhanden. Die Böden des *Armerietum muelleri* plantaginetosum sind dagegen nicht nur schwermetallärmer (0,33 % Zn, 0,1 % Pb), sondern enthalten die wasserlöslichen Schwermetalle in fast vollkommen organischer Bin-

Tab. 69: *Armerietum muelleri* Ernst 1966

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	10a	11	12	13	14	15	16	17	18
Höhe über NN (m)	1400	1700	1700	1710	1420	1600	1800	2200	1800	1850	2300	1900	1750	1400	1500	1620	1450	1500	1750
Exposition	NE	NW	NNW	W	NE	NE	SW	SE	S			W	WSW	E	WSW	WSW	NE	WNW	WNW
Neigung (°)	15	25	20	25	15	15	10	10	5			15	15	15	20	5	20	25	25
Deckungsgrad (%)	90	70	90	80	90	100	70	60	50	50	60	95	70	100	100	90	100	80	90
Aufnahmefläche (m²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	1001	100	100	100
<i>Assoziations-Kennart:</i>																			
<i>Armeria maritima</i> var. <i>muelleri</i>	+	1	3	+	+	+	3	2	3	3	3	3	3	1	2	2	1	3	2
<i>Trennart der Subass. von Hutchinsia:</i>																			
<i>Hutchinsia alpina</i>	2	1	2	2	2
<i>Trennarten der Subass. von Plantago:</i>																			
<i>Plantago lanceolata</i>	+	1	+	+	.	+	+	+
<i>Leontodon autumnalis</i>	+	+	+	+	.	+	+
<i>Molinia caerulea</i>	+	2	+	.	.
<i>Achillea millefolium</i>	+	.	+	.	.
<i>Verbandskennart</i>																			
<i>(Thlaspidion calaminaris)</i>																			
<i>Thlaspi alpestre</i>	1	1	1	2	2	1	+	+	+	1	+	1	1	1	+	1	2	1	2
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>																			
<i>Festuca ovina</i>	2	1	1	3	+	3	1	+	1	2	+	3	1	2	2	1	3	2	1
<i>Agrostis tenuis</i>	3	2	2	1	3	3	+	1	2	1	1	1	1	4	3	3	1	4	3
<i>Klassenkennarten (Violetea):</i>																			
<i>Minuartia verna</i>	2	2	2	2	+	+	+	+	+	+	+	1	2	+	2	2	1	1	1
<i>Silene cucubalus</i>	+	+	+	+	1	.	+	+	+	+	+	.	.	+	+
<i>Begleiter:</i>																			
<i>Euphrasia stricta</i>	.	+	+	1	+	+	+	+	1	+	1	+	+	.	+
<i>Galium mollugo</i>	.	.	.	1	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.
<i>Thymus serpyllum</i>	.	+	+	1	+	.	.	+	.	.	1	.	1	+	1	+	+	+	+
<i>Campanula rotundifolia</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	+
<i>Potentilla spec.</i>	+	1	2	1	2	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.	1	+
<i>Weisia viridula</i>	1	+	.	.	.
<i>Bryum caespiticium</i>	+	+	.	.	.
<i>Cladonia pyxidata</i>	1	1	.	+	.	.	+	+	+	.	+	+	+	.	.	+	1	+	+
<i>Cladonia impexa</i>	+	+	+	+	+	.	+
<i>Cladonia verticillata</i>	.	.	2	+

dung. Die von R  ther (1967) durchgef  hrten plasmatischen Resistenzteste der Schwermetall  kotypen gegen Zink ergaben f  r *Silene cucubalus*, *Minuartia verna*, *Thlaspi alpestre* und *Armeria maritima* var. *muelleri* einheitlich eine Resistenzgrenze von 0,4 mmol (als ZnSO₄). Weitere Untersuchungen der Gesellschaft liegen von Carles und Poulou (1971) vor.

Die Verbreitung der Gesellschaft erstreckt sich auf die Nord- und S  dseite der Zentralpyren  en. Dabei konzentrieren sich die Vorkommen auf der Nordseite auf die zink- und bleireichen B  den um das Pic du Mauberm  -

Massiv bei Sentein, das Pic du Pale Bidan-Massiv bei Argut und um den Pic d'Araill   bei Pierrefitte, auf der S  dseite der Pyren  en auf die Schwermetallb  den bei Parzan und Bosost.

Thlaspio-Armerietum plantagineae
Ernst 1966

Am Mont Loz  re in den Cevennen (Frankreich) gedeiht 3 km s  dlich von Le Bleymard   ber Zink (2,34 %)- und Blei (0,4 %)-f  hrenden schwach sauren B  den (pH in H₂O 5,9 bis 6,2) eine Schwermetallpflanzengesellschaft,

Tab. 70: Thlaspio – Armerietum plantagineae Ernst 1966

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8
H��he ��ber NN (m)	1180	1180	1180	1140	1200	1160	1160	1180
Exposition	SW	NW	NW	E	NE	E	E	N
Neigung (��)	25	20	20	30	5	30	20	20
Deckungsgrad (%)	70	90	90	50	90	100	90	95
Aufnahmefl��che (m ²)	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Assoziations-Kennart:</i>								
<i>Armeria plantaginea</i>	1	3	3	1	2	3	3	2
<i>Verbandskennart</i>								
<i>(Thlaspiion calaminaris)</i>								
<i>Thlaspi alpestre</i>	1	+	1	1	2	1	2	+
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>								
<i>Festuca ovina</i>	3	1	2	3	3	3	3	3
<i>Agrostis tenuis</i>	3	.	+	.
<i>Klassenkennart</i>								
<i>(Violetea calaminariae):</i>								
<i>Silene cucubalus</i>	+	+	1	1	1	+	1	+
<i>Begleiter:</i>								
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	.	.	+	+	+	+
<i>Thymus serpyllum</i>	+	+	+	1	1	2	+	+
<i>Euphrasia stricta</i>	.	1	+	.	1	+	.	+
<i>Lotus corniculatus</i>	.	+	.	.	+	+	.	.
<i>Holcus lanatus</i>	1	1	2	.
<i>Cerastium semidecandrum</i>	+	.	+
<i>Plantago lanceolata</i>	.	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	.	+	.	.	+	.	.	.
<i>Linum catharticum</i>	+	.	.	.
<i>Galium mollugo</i>	.	.	.	+
<i>Bryum caespitium</i>	2	+	1	.	+	.	+	1
<i>Weisia viridula</i>	.	+	1	.	.	3	.	1
<i>Cephaloziella starkei</i>	.	.	+	+
<i>Cladonia chlorophaea</i>	+	.	3	+
<i>Cladonia rangiformis</i>	.	3
<i>Cladonia mitis</i>	.	+	.	.	.	+	.	.
<i>Cetraria islandica</i>	.	1	+
<i>Cornicularia aculeata</i>	.	1	+

der Ökotypen von *Thlaspi alpestre*, *Silene cucubalus* und *Armeria plantaginea* das Gepräge geben (Ernst 1966). Das Fehlen von *Minuartia verna* und die floristische Artenarmut dieser Gesellschaft dürfte auf die häufige, zuweilen zwar nur kurzfristige Störung der Vegetation durch den Bergbau zurückzuführen sein. Dieser Schwermetallrasen soll trotz der geringen Flächen, die er einnimmt, wegen der besonderen Ökophysiologie als eigene Assoziation gefaßt werden (Tab. 70). Ein weiteres Vorkommen dieser Assoziation wird von Donadille (1969/70) bei St. Laurent-Le Minier erwähnt.

Die Fundorte der Aufnahmen der Tab. 70 sind folgende: Nr. 1, 2, 3, 8 Halden von Mine de Mazel, Nr. 4–7 Anstehendes und Ancienne Mine de Mazel bei Le Bleylard.

Die Pflanzen des *Thlaspio*-*Armerietum* *plantagineae* besitzen eine hohe plasmatische Resistenz gegen Zink, die für *Thlaspi alpestre*, *Silene cucubalus* und *Thymus serpyllum* sowie *Armeria plantaginea* 0,4 mol Zn (als ZnSO_4) erreicht (Rüther 1967), während die Pflanzen der umgebenden Rasengesellschaften eine 100fach geringere Zinkresistenz besitzen.

Festuco cinereae-*Armerietum* *plantagineae* (Duvign. 1966) Ernst

Auf den Serpentinböden bei Magnac Bourg (Haute Vienne) und bei Firmi-Decazeville (Aveyron) gedeiht das *Festuco cinereae*-*Armerietum* *plantagineae*, auf das erstmals Duvigneaud (1966) aufmerksam gemacht hat. Die Assoziation hat über die Kennart Beziehungen zu dem vorher beschriebenen Schwermetallrasen der Cevennen, doch ist das übrige Arteninventar so umfangreich und unterschiedlich, daß es besser als eigene Assoziation zu fassen ist. Die Stellung im Verband des *Thlaspion* ist z. Zt. noch unsicher.

Die Gesellschaft zerfällt in zwei Subassoziationen, wovon die flechten- und ericaceenreiche Ausbildung auf dem Serpentinmassiv des Roche l'Abeille (Haute Vienne) durch atlantische Arten wie z. B. *Erica cinerea*, *Erica vagans* gekennzeichnet ist. Auf den Serpentinböden des Puy de Voll (Aveyron) treten in größerer Anzahl Arten mit mediterran-submediterraner Verbreitung auf, so u. a. *Silene armeria*, *Cytisus purgans*, *Euphorbia flavicoma*, *Trinia glauca*, *Carduus nigrescens*. (Tab. 71)

Die von Duvigneaud (1966) mitgeteilten

Aufnahmen entstammen folgenden Orten: Nr. 1 bis 3 Roche l'Abeille, Nr. 4 und 5 La Flotte, Nr. 6–11 Puy de Voll. Dabei sind jeweils nur einmal vertreten: Nr. 1 *Ulex nanus* 1, *Achillea millefolium* +; Nr. 2 *Cladonia foliacea* +, *Hypericum humifusum* +; Nr. 5 *Pimpinella saxifraga* +; Nr. 6 *Hypericum reuteri* 1; Nr. 10 *Genista pilosa* +; Nr. 11 *Daucus carota* +.

Die von Monchaux (1961) analysierten Schwermetallgehalte (1000 mg Ni und 200 mg Co/kg Boden) tragen dazu bei, daß die Zusammensetzung der Vegetation über diesen Serpentinmassiven nicht allein durch das Ca/Mg-Verhältnis (0,05–0,67) bei sonst guter Nährstoffversorgung und günstigem C/N-Verhältnis (9,3–13,7) bestimmt wird. Die Resistenz der Pflanzen dieser Assoziation gegenüber Nickel ist hoch (Sasse, mdl.).

Violetum calaminariae Schwickerath 1931

Die wohl an disjunkt verbreiteten Schwermetallökotypen reichste Pflanzengesellschaft ist das *Violetum calaminariae*, welches durch das Galmeiveilchen *Viola calaminaria* gekennzeichnet ist. Die Assoziation zerfällt in zwei geographische Rassen: eine östliche, das *Violetum calaminariae* *westfalicum*, und in eine westliche, das *Violetum calaminariae* *rhenanicum*, welche seit der Erstbeschreibung durch Schwickerath (1931) die am häufigsten beachtete Schwermetallpflanzengesellschaft der Erde ist (Schwickerath 1933, 1938, 1939, 1940, 1954; Weevers 1933, Heimans 1936, 1937, 1961, 1966; Mosseray 1937; Paffen 1940; Westhoff et al. 1946; Lebrun et al. 1949; Maquinay et Ramaut 1960; Breuer et al. 1961; Ernst 1964, 1965a; Lambinon 1964; Lambinon und Auquier 1964; Müller 1965; Rüther 1966; Baumeister et al. 1967; Denaeffer-de Smet 1970; Ramaut et al. 1972; Maquinay et al. 1972).

Violetum calaminariae *rhenanicum*
Ernst 1969

Physiognomisch fällt in der westlichen Rasse des *Violetum calaminariae* *Viola calaminaria* ssp. *calaminaria* (Heimans 1966) mit den gelben Blüten auf. Außer dem Galmeiveilchen verleiht noch *Armeria maritima* var. *calaminaria* mit den rosa Blütenköpfen der Gesellschaft fast die gesamte Vegetationsperiode hindurch eine besondere farbliche Note. *Thlaspi alpestre* ist zwar häufig vertreten, fällt aber in den meist durch

Tab. 71: Festuco cinereae – Armerietum plantagineae (Duvigneaud 1966) Ernst

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aufnahmefläche (m²)	200	400	200	100	100	100	100	200	100	100	400
<i>Assoziations-Kennarten:</i>											
Armeria plantaginea	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1
Festuca cinerea	5	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>Trennarten der flechtenreichen Subass.:</i>											
Erica cinerea	+	+	+	2	1
Calluna vulgaris	.	+	+	1	2
Asterocarpus purpurascens	+	2	1
Erica vagans	.	.	.	+	+
Cladonia tenuis	2	2	1	1
Cladonia subrangiformis	1	2	1	2	1
Cladonia furcata	1	2	2	2	1
Cladonia sylvatica	2	1	+	+	1
Cladonia impexa	2	2	2	1	2
Cladonia mitis	3	2	+	2	1
Cornicularia aculeata	.	1	.	.	1
Rhacomitrium lanuginosum	+	3	2	2	2
Hypnum cupressiforme	+	2	+	1	1
Dicranum rugosum	1	1	.	.	1
<i>Trennarten der Subass. von Biscutella:</i>											
Biscutella laevigata ssp. lamottei	1	1	1	1	1	1
Euphorbia flavicoma ssp. costeana	1	+	2	1	1	1
Cytisus purgans	2	2	.	1	1	3
Carduus nigrescens ssp. spiniger	1	1	.	1	1	1
Silene armeria	+	1	.	1	+	.
Trinia glauca	1	2	2	2	2	2
Scilla autumnalis	1	+	1	+	.	+
Asperula cynanchica	2	2	2	2	.	1
Anthericum liliago	1	+	2	.	.	1
Centaurea nigra	1	.	2	1	1	1
<i>Trennart der Ordnung Violetalia:</i>											
Agrostis tenuis	1	2	1	2	1	2	1	2	2	1	2
<i>Klassenkennart (Violetea)</i>											
Silene cucubalus	1	.	.	.	+
<i>Begleiter:</i>											
Lotus corniculatus	1	2	2	1	2	+	.	.	1	1	1
Koeleria vallesiana	2	.	1	2	2	2	2	2	2	2	3
Plantago lanceolata	+	1	.	.	.	2	.	2	2	1	1
Agrostis canina var. decipiens	.	1	.	+	1	2	.	2	+	1	2
Sedum reflexum var.	+	1	.	+	+	+	+

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Aufnahmefläche (m²)	200	400	200	100	100	100	100	200	100	100	400
<i>Cerastium spec.</i>	+	+	1	1	+	.	2
<i>Scleranthus perennis</i>	(+)	1	2	1	+	1	1
<i>Herniaria glabra</i>	(+)	1	1	1	1	1	+
<i>Allium sphaerocephalum</i>	1	.	1	.	.	.	2	2	.	1	.
<i>Thrincia hirta</i>	.	1	+	+	+	.	+
<i>Polygala vulgaris</i>	.	1	1	1	+	1
<i>Sieblingia decumbens</i>	.	+	+	1	+	.	.	.	+	.	.
<i>Thymus serpyllum</i>	1	2	3	1	1
<i>Thymus drucei</i>	1	2	1	2	.	2
<i>Carex caryophyllea</i>	.	2	.	2	+
<i>Filipendula hexapetala</i>	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	+
<i>Hippocrepis comosa</i>	1	1	1	.	.	1	.
<i>Juniperus communis</i>	.	.	.	+	+
<i>Brachypodium pinnatum</i>	2	2	1	2	1	2
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i> var. <i>meridionale</i>	2	+	2	2	.	1
<i>Carex humilis</i>	2	2	.	3	.
<i>Centaureum umbellatum</i>	+	1	+	.	.	.
<i>Potentilla verna</i>	1	.	.	1	1	.
<i>Sedum acre</i>	+	.	+	.	+	.
<i>Polygonum aviculare</i> var. (+)	1	.	1	+	.	.
<i>Sedum elegans</i>	+	.	1	.	.	.
<i>Hutchinsia procumbens</i>	1	.	1	.	.	.
<i>Vincetoxicum officinale</i>	+	+
<i>Jasione montana</i>	1	+	.	.	.

Festuca ovina geschlossenen Rasen ebenso wenig auf, wie die oft etwas in der Vitalität geschwächte *Minuartia verna*, die vor allem auf den Schwermetallhalden optimal entwickelt ist. *Silene cucubalus* vervollständigt vor allem in der Nähe der Pingen und alten Halden des seit römischer Zeit durchschürften Gebietes die kennzeichnende Artenkombination.

Wegen der Lage in stark besiedelten und industrialisierten Gegenden ist die Gesellschaft in ihrer Existenz erheblich gefährdet, und der Rückgang der Flächen ist allein auf westdeutschem Gebiet seit der Kartierung durch Schwickerath (1954) aus dem Jahre 1940 beträchtlich (Abb. 32).

Der Galmeiveilchenrasen zerfällt in drei Subassoziationen: *Violetum calaminariae typicum*, *V. c. callunetosum* und *V. c. achilleetosum*. In den beiden zuletzt genannten Subassoziationen ist der Zinkgehalt erniedrigt. Außerdem sind die Böden der callunareichen Ausbildung relativ sauer (Ernst 1964).

Die Aufnahmen der Tab. 72 stammen von folgenden Punkten: Nr. 1, 7, 32 Brockenberg bei Stolberg, Nr. 2, 3 und 27 Galmeischutthalde am Nirmer Tunnel bei Aachen, Nr. 4 Vicht, Nr. 5, 13, 14, 15, 26, 31 und 33 Breiniger Berg, Nr. 6 und 24 Galmeischutthalde bei La Calamine, Nr. 8 und 19 Breiniger Heideschützenheide, Nr. 20 Breiniger Heide, Nr. 9 und 29 Le Rocheux, Nr. 10 Angleur bei Liège, Nr. 11 Plombières, Nr. 12 Finkensief bei Stolberg, Nr. 16 Binsfeldhammer, Nr. 17 Velauer Berg, Nr. 18 Münsterbusch, Nr. 21 Loh, Nr. 22 Ufer der Geul bei Epen, Nr. 23 dito, Nr. 25 und 30 Halden der Zeche Zufriedenheit bei Gressenich, Nr. 28 Sippenaeken. Die Aufnahmen Nr. 1, 2, 3, 8, 12, 19, 20 gehen auf Schwickerath (1931) zurück.

Ein- oder zweimal sind in den obigen Aufnahmen vertreten: *Knautia arvensis* 19 (+), 30 (+); *Leontodon hispidus* subsp. *hastilis* 3 (+), 30 (+); *Genista tinctoria* 12 (1.2); *Deschampsia flexuosa* 12 (+); *Scleropodium purum* 27 (+), 31 (2.2); *Diploschistes scruposus*

Tab. 72: Violetum calaminariae rhenanicum Ernst 1964

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Höhe über NN (m)	265	195	195	265	280	225	275	270	330	180	190
Exposition		NE	SE	ENE	N	E	E	SE			S
Neigung (°)		20	20	15	15	35	30	5			10
Deckungsgrad (%)	50	90	55	80	75	60	75	95	70	80	90
Aufnahmefläche (m²)	90	50	50	10	40	50	25	100	100	100	80
<i>Assoziations-Kennarten:</i>											
Viola calaminaria subsp. calaminaria	1	1	+	1	+	+	1	2	2	2	3
Armeria maritima var. calaminaria	1	2	1	2	+	.	+	2	2	3	.
<i>Trennarten der Subass. von Calluna vulgaris:</i>											
Calluna vulgaris	.	+
Cladonia rangiformis	+	.	.
Luzula multiflora
Molinia caerulea
<i>Trennarten der Subass. von Achillea millefolium:</i>											
Achillea millefolium
Plantago lanceolata	.	.	2	2	+	+	1
Carex hirta	+
Koeleria gracilis	+
Scabiosa columbaria
<i>Verbandskennart (Thlaspiion calaminaris):</i>											
Thlaspi alpestre	1	.	+	2	.	1	1	1	1	2	2
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>											
Festuca ovina	3	3	2	2	2	2	3	5	3	3	4
Agrostis tenuis	+	2	2	+	+	+
<i>Klassenkennarten (Violetea calaminariae):</i>											
Minuartia verna	+	+	+	1	3	.	+	1	1	+	.
Silene cucubalus	2	.	1	2	.	2	1	1	1	1	1
<i>Begleiter:</i>											
Rumex acetosa	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	+
Pimpinella saxifraga	+	+	+	.	.	+
Polygala vulgaris	+	1	+	.	.	.	+	1	+	.	+
Euphrasia stricta	+	.	.	+	1	.	1	2	+	+	1
Thymus serpyllum	+	.	+	.	+	+	+	2	+	.	.
Campanula rotundifolia	+	+	+	.	.	2	.	1	.	.	+
Potentilla erecta	2	.	.	+
Ranunculus acris	1	.	.	+
Cerastium fontanum	+	.	.	.
Galium mollugo	1	.	.	1
Linum catharticum	.	.	+	+	.	.	.
Hieracium umbellatum	+	.	+	.	.	.
Lotus corniculatus	+	.	+
Trifolium pratense
Trifolium repens
Weisia viridula	1	+	.	3	+	+	1
Bryum caespitium	+	+
Ceratodon purpureus	.	+
Cephaloziella starkei	+
Pohlia nutans	1
Pleurozium schreberi	+
Pohlia annotina
Eurhynchium swartzii
Rhytidiadelphus squarrosus
Climacium dendroides	.	1	+
Cladonia rangiferina	2	+	+	2	.	.	.
Cladonia chlorophaea	2	+	+	.	.	1	.	2	1	.	.
Cladonia subulata	.	.	.	+	.	1	.	.	1	1	.
Cladonia furcata	+	.	.	1	.	.
Peltigera canina	.	+	+	.	.	.
Stereocaulon nanodes	.	.	.	+	+	.	.	.	+	1	+

12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
280	270	275	270	260	210	200	280	270	265	150	125	225	290	280	190	140	330	285	270	275	265
WSW	ESE		SSE	E	W	W			ESE			ESE						SW	NW	E	
30	2		15	5	5	3			25			20						3	5	25	
90	60	100	100	100	100	95	95	100	80	100	100	85	95	100	80	90	100	95	90	90	95
100	10	100	50	10	10	100	100	100	20	50	50	50	100	100	80	100	100	100	50	10	10
1	2	1	2	3	3	2	3	2	1	3	2	1	+	1	1	2	3	2	2	3	+
+	2	2	+	.	.	.	3	1	1	.	+	+	3	3	2	+	1	2	.	2	3
1	.	2	2	+	+	+
+	3	2	1	2	2
+	1	1	1	+
.	.	.	.	3	3	3	.	.	.	+	+	+
.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	1	1	+	.	+	1
+	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	1	+	2	1	2	1
+	+	+	.	.	.	+	+	1	+
.	+	3	2	2
.	+	+	+	+
+	+	+	1	1	.	1	1	+	.	1	+	2	1	+	+	1	1	+	.	.	+
3	3	3	3	.	3	2	3	5	4	1	2	4	4	3	3	4	3	3	3	3	2
3	.	2	2	.	2	3	2	.	.	3	4	+	+
+	2	1	+	+	.	.	+	+	+	.	+	+	.	+	1	+	1	2	.	.	+
+	+	2	+	3	+	+	2	+	1	.	+	2	2	1	2	1	1	1	+	1	2
+	.	+	+	2	+	+	1	+	+	1	+	1	1	+	+	1	+	1	+	1	+
+	+	+	1	.	.	.	2	.	+	+	.	+	+	1	+	+	+
.	.	1	+	+	.	.	1	1	1	+	1	.	.	.	+	1	+	+	2	1	1
2	+	+	+	+	.	.	2	1	1	+	+	.	+	+	+	+	1
2	2	+	2	.	.	.	1	2	+	+	1	.	2	+	1	+	+	1	1	.	.
+	.	+	+	.	.	.	+	1	.	1	+	.	.	+	1	+	+	1	+	.	.
.	+	+	+	1	+	+	+	.	+
.	2	1	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+
1	.	+	+	+	.
.	+	+	2
.	3	2	1	.	.	.
+	.	.	+	+	1	+	+	1	1	+	.	.	.	+	+	.	.
+	2	1	1	1	1	1	1
.	+	+	.	1	.	.	+
.	+	+
.
+
+
+
+
+	1	.	.	+	.	+	2	+	+	1	.	.
.
.
.
.

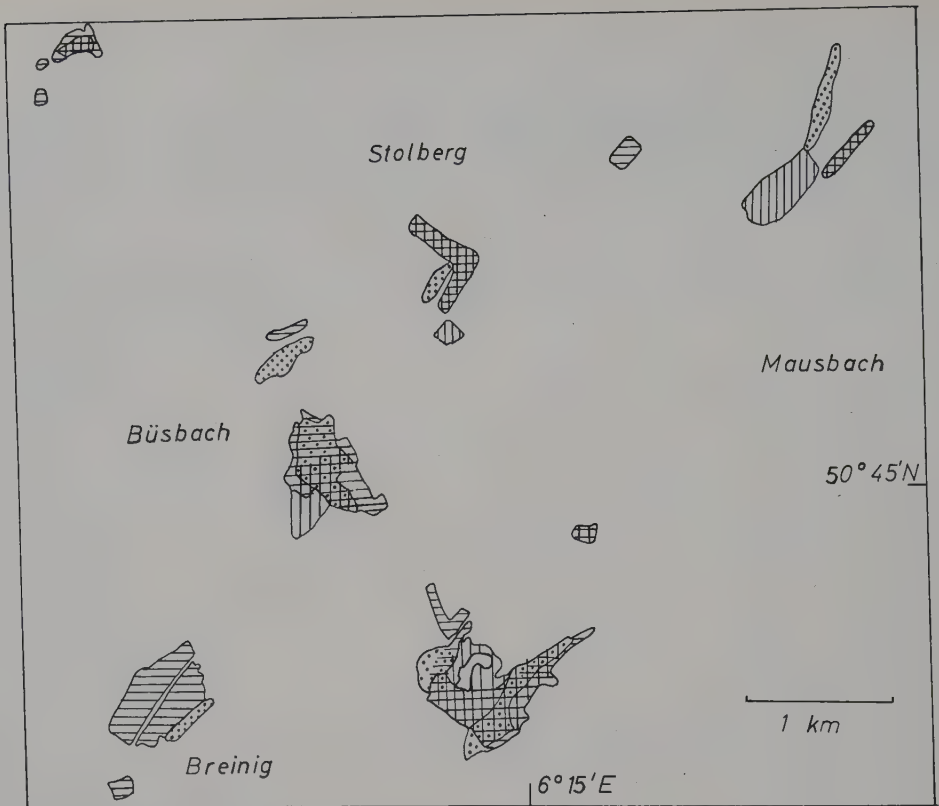


Abb. 32: Arealfuktuation des *Violetum calaminariae* im Bereich von Stolberg. ... ca 800 n. Chr. (n. Schwickerath 1954), ≡ 1940 (n. Schwickerath 1954), ||| 1970

5 (1.1); *Cladonia verticillata* 10 (+), 15 (+); *Cladonia cariosa* 22 (+), 26 (+); *Peltigera rufescens* 22 (+), 26 (+).

In der Mechernicher Triasbucht zwischen Roggendorf und Scheven kommt ein Schwer-

metallrasen vor, der nur aus *Silene cucubalus* und *Armeria maritima* var. *calaminaria* besteht. *Viola calaminaria*, noch von Hegi (1928) erwähnt, konnte in diesem Gebiet nicht mehr aufgefunden werden. Die Nährstoffarmut und die geringe Wasserkapazität der blei- und kupferreichen Sande (Ernst 1965a, 1969) dürften die Artenarmut dieser Pflanzenbestände bedingen (Lohmeyer 1964).

Das *Violetum calaminariae* rhenanicum ist auf den vornehmlich zinkreichen Böden Belgiens, der Niederlande und Westdeutschlands verbreitet. Dabei sind viele Wuchsorte Hal- den des alten Bergbaues, besonders in Belgien bei La Calamine, Welkenraedt, Moresnet und Plombières (Abb. 33). Gleichzeitig haben die mit den schwermetallreichen Abwässern der Schwermetallindustrie verbreiteten Samen einiger Schwermetallpflanzen auf den Terrassen der Geul neue günstige Wuchsmöglichkeiten gefunden. Ein heute noch ziemlich ungestörtes Vorkommen auf einem

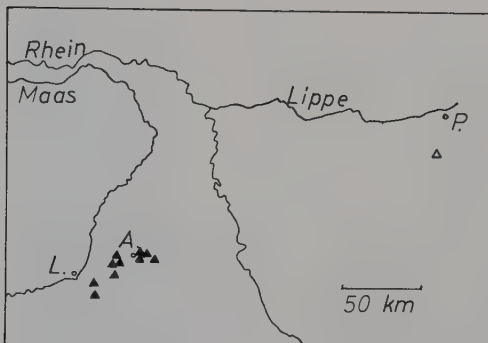


Abb. 33: Areal des *Violetum calaminariae* rhenanicum (▲) und des *Violetum calaminariae* westfalicum (△)

Tab. 73: *Violetum calaminariae westfalicum* Ernst 1964

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Höhe über NN (m)	400	395	405	400	405	405	390	275	275	430	430	450
Exposition	W		S	E	E	E	S	SW	SW	ESE	ESE	NE
Neigung (°)	20		20	20	15	5	15	2	5	20	25	20
Deckungsgrad (%)	170	90	90	60	90	90	90	10	100	30	60	90
Aufnahmefläche (m²)	100	20	30	100	100	20	10	100	100	4	20	100
<i>Assoziationskennart:</i>												
<i>Viola calaminaria</i> subsp. <i>westfalica</i>	+	3	1	.	+	1	1	3	3	.	.	.
<i>Trennarten der Subass. von Cladonia:</i>												
<i>Cladonia rangiformis</i>	.	.	.	2	2	1
<i>Cladonia chlorophaea</i>	.	.	.	1	2	1
<i>Molinia caerulea</i>	3
<i>Trennarten der Subass. von Cardaminopsis:</i>												
<i>Cardaminopsis halleri</i>	2	3	4	+	1	3
<i>Bryum bimum</i>	2	1	2
<i>Verbands-Kennart (Thlaspi calaminaris):</i>												
<i>Thlaspi alpestre</i>	+	.	.	.	1	1	.
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>												
<i>Festuca ovina</i>	1	1	3	2	2	1	1	2
<i>Agrostis tenuis</i>	.	2	.	.	1	+	.	1	+	+	2	2
<i>Klassenkennarten (Violetea calaminariae):</i>												
<i>Minuartia verna</i>	3	1	2	1	2	1
<i>Silene cucubalus</i>	.	+	2	2	.	+	3	.	+	.	.	.
<i>Begleiter:</i>												
<i>Rumex acetosa</i>	+	+	+	1	+	.	1	1	2	+	+	+
<i>Euphrasia stricta</i>	2	+
<i>Thymus serpyllum</i>	+	.	+	.	.	+
<i>Campanula rotundifolia</i>	+	+	+	+	+	.	.	.
<i>Potentilla erecta</i>	+	+	.	.	.
<i>Ranunculus acris</i>	1	1	.	.	.
<i>Linum catharticum</i>	+	.	.	+
<i>Holcus lanatus</i>	+	1	.	.	.
<i>Weisia viridula</i>	.	+	2
<i>Pohlia nutans</i>	1	.	+	1
<i>Pleurozium schreberi</i>	.	2	1	1	.	.	.
<i>Eurhynchium swartzii</i>	1	2	.	.	.
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	.	+	1	1	.	.	.
<i>Barbula hornschuchiana</i>	.	1	2	.	3
<i>Homalothecium sericeum</i>	1	+	.
<i>Cladonia verticillata</i>	.	.	.	+	1	+	2	2
<i>Cladonia pocillum</i>	.	.	+	2
<i>Peltigera rufescens</i>	+	+
<i>Stereocaulon nanodes</i>	1	+	.



Abb. 34: *Minuartio-Thlaspietum alpestris* auf anstehendem zink- und bleireichem Gestein bei Halkyn in Wales

natürlich schwermetallreichen Boden dürfte der Schwermetallrasen bei Le Rocheux sein.

Violetum calaminariae westfalicum
Ernst 1964

In der westfälischen Rasse des Galmeiveilchenrasens wird die gelbblühende *Viola calaminaria* durch die vikariierende Kleinart *Viola calaminaria* subsp. *westfalica* ersetzt. Ein weiterer floristischer Unterschied zur westlichen Gebietsassoziation ist das Fehlen von *Armeria maritima* var. *calaminaria*. *Thlaspi alpestre* wurde erst in jüngster Zeit eingeschleppt (Ernst 1968). Der Aspekt der Gesellschaft wird von Mai bis in den späten Oktober hinein durch die blauen bis rötlich-violetten Blüten des Galmeiveilchens bestimmt. Mit ihm tragen noch *Silene cucubalus*, *Minuartia verna* und *Festuca ovina* maßgeblich zur Physiognomie der Gesellschaft bei.

In dieser Schwermetallpflanzengesellschaft lassen sich drei Subassoziationen abtrennen (Tab. 73): das *Violetum calaminariae typicum*, das *V. c. cladonietosum* und das *V. c. cardaminopsidetosum*. Die Aufnahmen der Tab. 73 wurden an folgenden Orten gemacht: Nr. 1–9 Blankenrode, davon Nr. 1, 3, 5, 6 Bleikuhle, Nr. 2, 4, 7 Halden und Pingel

am Schurenberg, Nr. 8, 9 Galmeiwiese östlich des Wäschebaches, Nr. 10 und 11 Halden der Grube Juno im Elpetal, Nr. 12 Halde bei Ramsbeck-Werbern.

Diese östliche geographische Rasse des *Violetum calaminariae* ist auf das Gebiet des ehemaligen Tagebaues «Bleikuhle» bei Blankenrode im Sauerland beschränkt. Weiterer Wuchsort der Gesellschaft ist ein mit Pochsanden und schwermetallhaltigem Haldenmaterial überschwemmtes Wiesengelände am Wäschebach südlich der «Bleikuhlen». Außerdem kommt die Gesellschaft in verarmter Ausbildung noch im Elpetal bei Ramsbeck vor.

Die Ökophysiologie der Pflanzen des *Violetum calaminariae* ist von allen Schwermetallpflanzengesellschaften am besten untersucht (Schwanitz und Hahn 1954, Ernst 1964, 1965, 1968c; Gries 1966; Rüther 1967; Mathys 1972; Schiller 1971). Hier sei nur noch erwähnt, daß *Viola calaminaria* subsp. *westfalica* die Optimalentfaltung auf den schwermetallärmeren Stellen erreicht, auf denen sie infolge einer guten vegetativen Vermehrung große Polster bildet und damit den Gesamtaspekt der Gesellschaft besonders auf feuchten Böden fast beherrschen kann.

Minuartio-Thlaspietum alpestris Koch 1932

Ebenfalls zum Thlaspiion calaminaris sind die Schwermetallrasen des Silberberges bei Osnabrück (Koch 1932, Ernst 1964) und eines Teiles von Großbritannien (Ernst 1968, Shimwell 1968, 1972) zu rechnen. Verglichen mit den bisher besprochenen Schwermetallpflanzengesellschaften Mittel- und Westeuropas weist diese Gesellschaft eine spürbare Artenverarmung auf. Vor allem fehlen Schwermetallökotypen von *Armeria maritima*, was allerdings nicht auf vegetationsgeschichtliche Ursachen zurückgeführt werden kann, wie die noch folgende Assoziation auf Schwermetallböden in Großbritannien beweist. Hingegen ist das geringe Vorkommen von *Silene cucubalus* in den englischen Schwermetallrasen wohl mit der späten Einwanderung dieser Art in Großbritannien (Stebbins 1952) zu begründen. Außerdem ist noch zu beachten, daß die Vegetation der meisten englischen Schwermetallböden wegen des mindestens schon seit römischer Zeit oft sehr lebhaft betriebenen Bergbaues in ihrer Entwicklung und in ihrer Zusammensetzung gestört wurden (Abb. 34). Koch (1932) hat diese Gesellschaft zuerst als Minuartia verna-Thlaspi alpestre-Assoziation beschrieben, so daß der von Shimwell (1968) vorgeschlagene Name «Minuartio-Thlaspietum» nicht neu ist. Neben der Klassenkennart *Minuartia verna* und der Verbands- und lokalen Assoziations-Kennart *Thlaspi alpestre* bestimmen vor allem schwermetallresistente Ökotypen von *Festuca ovina* (Wilkins 1960), *Agrostis tenuis* (Bradshaw et al. 1965), *Rumex acetosa* und *Euphrasia nemorosa* den Aspekt dieser Schwermetallrasen (Ernst 1968).

Die Gesellschaft läßt sich in mehrere Subassoziationen gliedern, von denen die Ausbildung von *Cochlearia officinalis* (Tab. 74, Aufn. Nr. 24–29) vor allem in den höheren Lagen des nördlichen Pennine (470–610 m) anzutreffen ist. Die Subassoziation von *Plantago lanceolata* (Tab. 74, Aufn. Nr. 30–45) kommt auf den minder schwermetallreichen Böden besonders im südlichen Pennine vor, während die typische Ausbildung (Tab. 74, Aufn. Nr. 1–23) im gesamten Gebiet der Assoziation vorkommt.

Der Tab. 74 liegen Aufnahmen von folgenden Orten zugrunde: Nr. 1, 10 und 29 Grizedale bei Settle, ungestörter natürlicher

Schwermetallrasen; Nr. 2, 3, 15, 16 und 44 Silberberg bei Osnabrück, Halden und Pinggen; Nr. 4 und 5 Grassington, Halden; Nr. 6 Blwch-yrhaiarn bei Llanrwst; Nr. 7 und 43 Youlgreave; Nr. 8, 35 und 45 Bradwell-Moor bei Buxton; Nr. 9 Trelogan Mine; Nr. 11, 38 und 39 Longstone-Moor; Nr. 12 Bradwell Dale; Nr. 13 Thornthwaite; Nr. 14 und 33 Ubley Warren in den Mendip Hills; Nr. 17 und 18 Grinton-Moor; Nr. 19 und 21 Marrik-Moor bei Reeth; Nr. 20 und 22 Langthwaite; Nr. 23 Bonsall-Moor; Nr. 24 Nenthead; Nr. 25 Ashgill Head; Nr. 26 und 27 Garrigill; Nr. 28 Widdybank Fell; Nr. 30, 31 und 34 Halkyn, anstehendes schwermetallreiches Gestein; Nr. 32 und 40 Cromford; Nr. 36 und 37 Slaley bei Matlock; Nr. 41 Brassington; Nr. 42 Sheldon.

Folgende Arten waren in den Aufnahmen der Tab. 74 nur ein- bis dreimal vertreten: *Holcus lanatus* Nr. 6 (1), *Molinia caerulea* Nr. 6 (+), Nr. 33 (2); *Agrostis stolonifera* Nr. 9 (2); *Trifolium repens* Nr. 10 (1), Nr. 41 (2); *Galium mollugo* Nr. 23 (+); *Koeleria gracilis* Nr. 23 (+), Nr. 39 (+), Nr. 43 (+); *Calluna vulgaris* Nr. 24 (+); *Potentilla erecta* Nr. 44 (+); *Deschampsia flexuosa* Nr. 45 (+); *Ceratodon purpureus* Nr. 2 (+), Nr. 3 (1), Nr. 16 (2); *Cephaloxiella starkei* Nr. 16 (+); *Hylocomium splendens* Nr. 16 (+); *Rhacomitrium canescens* Nr. 23 (+), Nr. 31 (+), Nr. 42 (3); *Cetraria islandica* Nr. 20 (+), Nr. 22 (1), Nr. 38 (+).

Das Areal der Gesellschaft erstreckt sich auf die zink- und bleireichen Böden des Silberberges und Roten Berges bei Osnabrück, die zinkreichen Böden der Mendip Hills/SW-England, in Nord-Wales (Trelogan, Halkyn, Llanrwst), im südlichen (Buxton-Matlock-Distrikt) und nördlichen Pennine (Grassington-Distrikt) und zum anderen auf die kupfer-, zink- und bleireichen Böden von Grizedale (vgl. Abb. 25).

Ökologische Untersuchungen dieser Gesellschaft und einzelner Arten liegen von Ernst (1964, 1968), McNeilly (1968), Antonovics (1972) sowie Shimwell und Laurie (1972) und Baker (1974) vor.

Sileno-Armerietum maritimae metallicolae

In Irland (Braun-Blanquet und Tüxen 1952), in England (Henwood 1857, Ernst 1968), in Schottland (Spence 1970, Proctor 1971, Proctor und Woodell 1971, Allan und Birse 1972), auf den Shetland-Inseln (Spence

Tab. 74: Minuartio – Thlaspietum alpestris Koch 1932

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Höhe über NN (m)	535	175	175	375	375	270	210	455	130	530	310	240
Exposition	S	N	N				NW	N	E	S	SW	SW
Neigung (°)	10	20	20				3	25	15	5	20	20
Deckungsgrad (%)	80	50	30	80	100	90	80	50	70	95	80	80
Aufnahmefläche (m²)	10	5	4	10	20	100	13	20	20	10	20	100
<i>Regionale Assoziationskennarten</i> (Verbands- und Klassenkennarten):												
Thlaspi alpestre	2	2	+	1	2	2	2
Minuartia verna	4	1	2	4	2	.	2	3	2	+	3	3
<i>Trennart der Subass. von Cochlearia:</i>												
Cochlearia officinalis
<i>Trennarten der Subass. von Plantago:</i>												
Plantago lanceolata	1	.
Anthoxanthum odoratum	+	.	.	.
Achillea millefolium
Leontodon autumnalis
Lotus corniculatus
Leontodon hispidus
Rhytidadelphus squarrosus
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>												
Festuca ovina	3	3	3	3	+	3	3	1
Agrostis tenuis	.	.	.	2	3	2	.	.	+	3	.	.
<i>Klassenkennart (Violetea):</i>												
Minuartia verna s. Ass.-Kennart	.	1	2
Silene cucubalus
<i>Begleiter:</i>												
Rumex acetosa	1	1	2	+	+	+	.
Euphrasia nemorosa	.	.	+	1	.	1	3	3
Thymus serpyllum	+	1	1
Campanula rotundifolia	+	.	.	+	1	+
Linum catharticum	1	+
Cerastium fontanum	1	.	.	1	+
Galium saxatile	+	.	1	.	.
Viola riviniana	+
Viola lutea	+	.	.
Ranunculus acris	+	+	.	.
Hieracium pilosella
Arabis hirsuta	1
Carex caryophylla	.	.	3
Weisia viridula	.	+	+
Bryum caespitium	.	.	1	.	.	.	+	.	4	.	.	1
Pohlia nutans	.	.	.	2	+	.	.	.
Pleurozium schreberi
Eurhynchium swartzii
Cladonia rangiformis	2	+
Cladonia pyxidata
Cladonia mitis	1
Cladonia coccifera	1
Peltigera canina	+	1	.	+	.	.	.
Cornicularia aculeata

1957, 1958, 1959) sowie auf den Sunmöre-Inseln vor der norwegischen Küste (Rune 1953) gedeiht auf zink-, kupfer-, nickel- und chromreichen Böden eine Pflanzengesellschaft, der *Armeria maritima* und *Silene maritima* das Gepräge geben (Abb. 35). Durch schwermetallresistente Ökotypen von *Minuartia verna* ist die Zugehörigkeit der Gesellschaft zur Klasse der europäischen Schwer-

metallrasen angezeigt. Doch lassen die Aufnahmen eine Zuordnung zu einem Verband nicht zu. Braun-Blanquet und Tüxen (1952) schließen sie dem *Armerion maritimae* an, doch sind die ökologischen Verhältnisse in den Gesellschaften des *Armerion maritimae* grundsätzlich von dieser Assoziation unterschieden.

Die Gesellschaft zerfällt in zwei Sub-

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
410	240	165	170	455	455	385	335	335	335	455	595	610	470	470	490	530
SW			ESE				SE		SW		.	.	W	.	E	SW
5			5				10		15		.	.	20		10	10
90	80	90	80	90	90	95	100	100	100	100	75	90	100	100	80	90
10	30	2	4	10	10	10	10	10	10	3	10	10	20	20	10	10
.	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	.	+	2	+	+	+
3	1		1	2	3	2	3	3	2	+	3	3	2	3	3	1
.	+	1	2	3	1	2
.	1	.	1
.
.
.
.
2	4	.	.	4	3	3	3	3	4	4	3	2	3	2	3	4
.	2	2	2	1	+	1	2	1	1	1	+	+
.	2	4	+	2
1	+	2	1	.	+	1	+	.	+
+	+	.	+	1	.	+	+	1	+	1
3	1	.	.	+	3	.	.	.	+	.	.	.	1	.	3	+
+	+	+	.	.	+	+	.	+	+	1	.	.
1	+	+	+	+	2	+	.
+	+	.	.	.	+	+	2	.	+	.	+	.	.	+	+	1
+	+	+	+	+
+	2	1	.	+
.	+	2	.	.	.	+	.	+
2
.	1	.
2
.	.	.	2	1	.	.	.	1	.
.	2	+	.	+	2	+	.
.	1	.	.	2	.	.
.	2	1	1	2	+	3	3	3	.	.	1	2	2	.	1	.
.	.	+	1	+	+	1	1	+	.	.	+	1	1	.	+	1
.	+	+	+	+
.	+	+	+	+	.	.	+	+	.	+	.
.	1	1	+	1	1	.	1	1	.	.	.

assoziationen: das *Sileno-Armerietum* ma. me. typicum auf den kupfer- und zinkreichen Böden bei Crofthandy in Cornwall (12000 mg Cu, 1450 mg Zn und 210 mg Pb/kg Boden), auf den kupferreichen Böden bei Dolfrwynog in Wales und auf den Schwermetallböden von Ross-Island bei Killarney in SW-Irland mit stets geringer Artenzahl und hohem Deckungsgrad; demgegenüber ist die Sub-

assoziaton von *Cochlearia officinalis* auf den nickel- (500–3000 mg/kg) und chromreichen (1500–13500 mg Cr/kg Boden) Böden Schottlands, der Shetlands und Hebriden sowie der Sunmöre-Inseln sehr artenreich, weist aber nur geringe Deckungsgrade auf (1–20 %).

Die Aufnahmen der Tab. 75 stammen von folgenden Orten: Nr. 1, 2 und 3 Ross-Island

30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
230	235	250	240	240	455	280	280	310	310	250	320	310	210	175	455
NE	NE	S	SW		S	S		SW	E		SE	SE	S	SW	N
10	5	10	10		5	10		20	15		5	10	10	25	25
70	100	90	90	90	100	80	80	90	100	90	100	100	80	90	90
100	100	5	40	100	10	10	10	20	20	10	5	20	4	10	20
.	.	2	1	.	.	2	2	.	.	1	.	.	1	1	.
3	2	3	2	3	2	3	2	2	2	2	1	2	3	+	2
.
+	2	1	2	2	2	2	1	+	1	2	2	2	2	+	.
.	+	1	1	+	+	+	3	+	+	1	1
.	+	+	+	2
.	.	.	+	.	.	.	+	1	+	+	+
.	+	+	+	1	1	1	.	.
.	1	+	1	1	+	.	.	+
.	2	.	+	1	+	.	.	.
1	4	3	3	+	4	3	4	2	2	3	4	3	3	3	4
.	1	+	.	+
.	.	.	2	2	.
1	1	2	+	+	.	2	2	+	+	1	.	+	1	.	+
1	1	1	1	+	1	2	2	1	2	+	1	1	1	+	2
2	1	2	2	1	1	2	1	3	2	1	+	1	.	.	2
.	.	1	2	.	+	1	1	2	1	2	1	+	+	.	2
1	1	1	2	.	2	+	1	1	1	1	1	+	.	.	1
+	1	.	1	.	+
.	+	1	1	.	1
.	.	.	3
.	2	1	.	.	+	.	.	.
.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.
.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.
.	.	.	+	+	.
.	1	1	.	.	.
.	.	.	1
+	2	1	.	.	+	2	1	+	+	.	.	.	+	.	+
.
.	+
.	+	.	.	+	.	.	+	1	.	.	+
.	.	2	.	+	.	2	+	+	.	3	.	+	.	.	.
.	.	2	1	1	+	1	+	2	2	2	.	.	+	.	.
.	.	.	.	+
.	+
.	+	.	1	2
.

bei Killarney (Tüxen 1952), Nr. 4–5 Redruth in Cornwall (Ernst 1968), Nr. 7 Dolfrwynog in Wales (Ernst n. p.), Nr. 6 Crofthandy (Ernst n. p.), Nr. 8, 9 Conlick/Schottland (Allan und Birse n. p.), Nr. 10–17 (Proctor und Woodell 1971) und zwar Nr. 10 Green Hill, Nr. 11 Blackwater-Scors Burn, Nr. 12 Towanreef Nr. 13 Glenkindie, Nr. 15 Coyles of Muick, Schottland, Nr. 14 Glendarnel,

Nr. 16 Hallival/Rhum, Nr. 17 Keen of Hamar/Unst, Nr. 18 Rödön (Rune 1953).

Je zweimal sind in den Aufnahmen der Tab. 75 vertreten: *Rumex acetosella* Nr. 1 (+), Nr. 2 (2); *Cephaloxiella starkei* Nr. 2 (2), Nr. 3 (2); *Cephaloxiella rubella* Nr. 2 (2), Nr. 3 (2); *Campylium chrysophyllum* Nr. 3 (2); *Lotus corniculatus* Nr. 4 (+), Nr. 18 (v); *Festuca rubra* Nr. 8 (2), Nr. 9 (2); *Saxifraga hypnoides*



Abb. 35: Sileno-Armerietum maritimae metallicolae bei Crofthandy in Cornwall mit *Armeria maritima* im Vordergrund auf dem Schwermetallboden und *Ulex*-Heiden auf den schwermetallarmen Hängen

Nr. 10 (+), Nr. 15 (+); *Polypodium vulgare* Nr. 10 (+), Nr. 11 (+); *Gentianella campestris* Nr. 15 (+), Nr. 17 (+); *Leontodon autumnalis* Nr. 16 (+), Nr. 17 (+); *Antennaria dioica* Nr. 16 (+), Nr. 17 (+); *Silene acaulis* Nr. 16 (+), Nr. 17 (+); *Linum catharticum* Nr. 16 (+), Nr. 17 (+).

Je einmal: Nr. 2 *Crataegus* spec. Keimling +; Nr. 3 *Betula* spec. Keimling +; *Dichodontium pellucidum* var. *fagimontanum* 2; Nr. 4 *Cerastium semidecandrum* +; Nr. 8 *Avena pratensis* 1, *Weisia viridula* 2, *Bryum* spec. 1 *Peltigera canina* 1; Nr. 9 *Cornicularia aculeata* 1, *Campyllum stellatum* 1, *Cladonia arbuscula* 1; Nr. 10 *Viola tricolor* +; Nr. 11 *Carex binervis* +; Nr. 12 *Grimmia alpestris* +; Nr. 13 *Juncus bulbosus* +; Nr. 14 *Carex panicea* +, *Grimmia doniana* +, *Sieglingia decumbens* +; Nr. 15 *Bryum caespiticium* +, *Carex pulicaris* +, *Cerastium alpinum* +, *Cladonia* spp. +, *Trichophorum caespitosum* +; Nr. 16 *Campylopus atrovirens* +, *Deschampsia flexuosa* +, *Pogonartum aloides* +, *Potentilla erecta* +, *Solidago virgaurea* +; Nr. 17 *Arenaria norvegica* +, *Cerastium nigrescens* +, *Coeloglossum viride* +, *Rhinanthus spadicus* +, *Sagina nodosa* +, *Scilla verna* +, *Agrostis stolonifera* +.

Trotz der küstennahen Standorte liegt keine

ökologische Standortskompensation für *Silene maritima*, *Armeria maritima* und *Plantago maritima* vor, da kochsalzresistente Formen dieser Arten keineswegs gegen Schwermetalle resistent sind (vgl. S. 26, Watson 1961, MacLeod 1963). Für *Silene maritima* und *Armeria maritima* von Crofthandy konnte eine plasmatische Resistenz gegen Kupfer (0,04 mmol) und gegen Zink (0,4 mmol) nachgewiesen werden (Ernst 1969). Ähnliche Unterschiede hat auch Baker (1972, persönliche Mitteilung) bei *Silene maritima*-Populationen schwermetallreicher und normaler Böden gefunden. Die Ökotypen von *Agrostis canina* und *Agrostis stolonifera* der nickel- und chromreichen Böden Schottlands sind gegen Nickel fünf- bis zehnmal und gegen Chrom zwei- bis viermal resistenter als Populationen von normalen Böden des gleichen Gebietes (Proctor 1971).

Die Vegetationsgeschichte der Gesellschaft konnte aufgrund von pollenanalytischen Untersuchungen in Wales zurückverfolgt werden (Ernst 1969).

Armerion halleri Ernst 1964

Die Schwermetallrasen Mitteleuropas östlich der Weser werden neben *Minuartia verna*

Tab. 75: Sileno – Armerietum maritimae metallicolae (Braun-Blanquet et Tüxen 1952) Ernst emend.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Nr. der Aufnahme																		
Höhe über NN (m)				90	75	70	240	400	410	550	600	400	400	300	550	600	50	300
Exposition								NE	NW	W	NW	SSE	NE	SENNE	W	W	W	
Neigung (°)								5	2	5	30	10	5	35	35	10	10	
Deckungsgrad (%)	40	90	50	90	100	100	80	60	30	5	21	5	2	4	10	10	6	
Aufnahmefläche (m ²)				100	100	100	100	1	1	50	20	50	9	50	40	100	300	
<i>Assoziations-Kennarten:</i>																		
<i>Silene maritima</i>	2	2	2	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	+	+	.	+	v
<i>Armeria maritima</i>	3	5	3	3	3	3	3	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	v
<i>Trennarten der Subass. von Cochlearia:</i>																		
<i>Cochlearia officinalis</i>	1	2	+	+	+	+	.	.	.	+	.
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i>	1	1	.	.	+	.	+	+	+	.	v
<i>Cerastium vulgatum</i>	2	1	+	+	+	+	+
<i>Viola riviniana</i>	+	+	+	+	+	+	.	.	.
<i>Asplenium adiantum nigrum</i>	+	+	+	+	+	+	.	.	v
<i>Asplenium viride</i>	+	+	+	+	.	+	.	.	v
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>																		
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	2	.	.	.	3	2	1	1	1	+	+	1	+	+	.
<i>Agrostis tenuis</i>	.	.	.	1	2	+	2	+
<i>Klassenkennart (Violetea calamariae):</i>																		
<i>Minuartia verna</i>	2	2	2	+	+	+	+	+
<i>Begleiter:</i>																		
<i>Agrostis canina</i>	.	.	.	+	.	.	.	+	2	+	1	+	+	+	1	+	+	.
<i>Euphrasia micrantha</i>	.	2	2	1	.	+	.	.	.	+	+	+	+	.
<i>Thymus drucei</i>	+	4	4	+	+	+	+	.
<i>Rumex acetosa</i>	.	.	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+
<i>Empetrum nigrum</i>	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.
<i>Sagina procumbens</i>	+	+	+	.	.	+	.	.	.
<i>Campanula rotundifolia</i>	1	+	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	+	1	.	.	.	+	.	.	.
<i>Anthyllis vulneraria</i>	+	.	+	.	+	.	+	.
<i>Plantago maritima</i>	.	.	.	1	+	.	+	+	v
<i>Cardaminopsis petraea</i>	+	+	.
<i>Calluna vulgaris</i>	+	+	+	v
<i>Molinia caerulea</i>	+	+	v
<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	+	+	+
<i>Carex flacca</i>	+	.
<i>Carex demissa</i>	+	.	.	.	+	.	.	.



Abb. 36: *Armerietum halleri* mit *Armeria maritima* var. *halleri*, *Minuartia verna*, *Agrostis tenuis*, *Festuca ovina* im Saugrund bei Eisleben

und *Silene cucubalus* vor allem durch Schwermetallökotypen von *Armeria maritima* bestimmt. Ihnen fehlt einheitlich *Thlaspi alpestre*, obwohl das Areal der Gesamtart bis nach Polen reicht (Heywood 1964). Drude (1902) hat als erster diese Pflanzenbestände der Schwermetallböden des Harzes erkannt und sie als «*Armeria halleri*-Matte» beschrieben. Diese als Formation gefaßte physiognomische Einheit wurde dann von Libbert (1930) pflanzensoziologisch als *Armerietum halleri* klassifiziert. In der Folgezeit wurde diesen Beständen große Beachtung geschenkt (Wangerin 1913; Hilitzer 1923; Schade 1933, 1935; Althage 1937; Tüxen 1937, 1945, 1955; Gams 1938; Knapp 1942; Bittmann 1949; Schubert 1952, 1953, 1954; Klement 1955; Ernst 1964, 1965, 1966; Poelt et al. 1964; Dierschke 1969). Der Verband enthält drei Gesellschaften, das *Armerietum halleri*, das *Armerietum botten-dorfensis* und das *Armerietum hornburgensis*.

Armerietum halleri Libbert 1930

Kaum auf ungestörten, dafür aber auf einer Fülle durch den Bergbau gestörter oder erst durch den Menschen geschaffener schwermetallreicher Substrate hat sich die durch

Armeria maritima var. *halleri*, *Minuartia verna* und *Silene cucubalus* gekennzeichnete Pflanzengesellschaft entwickelt. Sie wurde erstmals von Libbert (1930) als *Armerietum halleri* aus dem nördlichen Harzvorland beschrieben. Nach Umbenennungen in *Alsine verna*-*Armeria vulgaris*-Gesellschaft (Althage 1937), *Minuartio-Armerietum* (Knapp 1942), *Arabideto-Armerietum halleri* (Libbert 1930 em. Tüxen 1945, Bittmann 1949) und *Minuartio-Armerietum unstruto-saalse* (Knapp 1944, Hohenester 1960) hat sich der Name *Armerietum halleri* wohl endgültig eingebürgert (Schubert 1952, 1953, 1954, Ernst 1964, 1965, Fukarek 1964 u. a.).

Die Physiognomie der Assoziation wird durch die oft mächtigen Polster von *Armeria maritima* var. *halleri* sowie von Mai bis August durch die roten Blütenköpfe dieser Art und die weißen Blüten von *Silene cucubalus* und *Minuartia verna* bestimmt (Abb. 36).

Die Assoziation läßt sich in mehrere Subassoziationen gliedern: Neben flechtenreichen, luftfeuchten (Aufn. Nr. 12-69, Tab. 76) und *Cardaminopsis*-reichen, bodenfeuchten Ausbildungen (Aufn. Nr. 8-15) nimmt vor allem im mitteldeutschen Trockengebiet die durch wärmeliebende Arten wie *Scabiosa ochroleuca*, *Seseli annuum*, *Eryngium campestre*

Tab. 76: *Armerietum halleri* Libbert 1930

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Höhe über NN (m)	200	225	200	275	190	320	440	510	420	480	310	255	160	220	420	380	300	275	310	130
Exposition	SSW	WNW					NW	NW	NNW	SSW					S		NNW		WNW	
Neigung (°)	10	10					5	30	5	30					10		20		30	
Deckungsgrad (%)	50	60	80	60	90	90	90	75	70	70	90	80	90	90	100	90	90	50	60	90
Aufnahmefläche (m²)	5	10	10	100	100	25	10	100	10	10	100	100	100	100	50	100	100	100	100	100
<i>Assoziations-Kennart:</i>																				
<i>Armeria maritima</i> var. <i>halleri</i>	1	2	3	3	3	2	4	.	.	.	3	+	3	1	+	1	3	1	2	+
<i>Trennart der Subass. von Cardaminopsis:</i>																				
<i>Cardaminopsis halleri</i>	2	2	1	1	1	+	+	3
<i>Trennarten der flechtenreichen Subass.:</i>																				
<i>Cladonia pyxidata</i>	+	1	+	1	2	1	2
<i>Cladonia rangiformis</i>	1	1	1	1	.
<i>Deschampsia flexuosa</i>	3	+	2	.
<i>Cornicularia aculeata</i>	3
<i>Calluna vulgaris</i>
<i>Lecanora spec.</i>
<i>Trennarten der Subass. von Plantago:</i>																				
<i>Plantago lanceolata</i>	+
<i>Achillea millefolium</i>	+
<i>Plantago media</i>
<i>Scabiosa ochroleuca</i>
<i>Ranunculus bulbosus</i>
<i>Variante von Brachypodium pinnatum:</i>																				
<i>Brachypodium pinnatum</i>
<i>Seseli annuum</i>
<i>Cirsium acaulon</i>
<i>Galium verum</i>
<i>Eryngium campestre</i>
<i>Linum catharticum</i>
<i>Carlina vulgaris</i>
<i>Poterium sanguisorba</i>
<i>Variante von Silene otites:</i>																				
<i>Silene otites</i>
<i>Potentilla verna</i>
<i>Carex humilis</i>
<i>Astragalus danicus</i>
<i>Adonis vernalis</i>
<i>Artemisia campestris</i>
<i>Variante von Alyssum montanum:</i>																				
<i>Alyssum montanum</i>
<i>Festuca duvalii</i>
<i>Erysimum crepidifolium</i>
<i>Trennarten des Verbandes Armerion halleri:</i>																				
<i>Cladonia alciornis</i>	2
<i>Asperula cynanchica</i>
<i>Scabiosa canescens</i>
<i>Potentilla heptaphylla</i>
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>																				
<i>Festuca ovina</i>	.	.	.	2	2	.	+	2	2	3	3	2	2	3	.	.	+	.	.	2
<i>Agrostis tenuis</i>	+	1	1	.	1	2	.	.	+	+	.	+	2	4	4	.	2	+	+	+
<i>Kennarten der Klasse Violetea calaminiariae:</i>																				
<i>Minuartia verna</i>	3	4	3	1	3	3	.	2	1	1	1	2	+	+	.	1	1	+	1	1
<i>Silene cucubalus</i>	1	+	+	2	+	+	.	.	2	2	.	+	+	+	.	+	+	1	+	+
<i>Begleiter:</i>																				
<i>Rumex acetosa</i>	2	.	1	.	+	.	1	1	1	1
<i>Campanula rotundifolia</i>	.	.	.	+	+	+	.	1	+	+
<i>Thymus serpyllum</i>	+
<i>Cerastodon purpureus</i>	1	.	2	.	.	1	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	+
<i>Euphorbia cyparissias</i>	+	+

[illegible]

47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
225	215	200	200	200	200	200	200	225	220	220	220	190	190	190	195	220	220	110	105	105	105	105	105	105
S	NW	SE	N	W	N	W	N	S	N	N	N	N	N	N	S	N	NW	NW	SE	SE	S	S	S	S
5	5	5	5	10	20	5	10	10	10	10	10	100	100	100	100	5	5	5	5	10	10	5	5	5
85	100	80	100	90	100	90	100	100	95	100	100	100	100	100	100	100	95	100	70	60	90	90	70	100
6	4	6	10	4	1	4	10	25	16	16	16	500	100	100	500	500	100	50	40	6	40	10	10	20
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
.
.	.	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
1	2	+	1	.	+	+	+	1	2	1	+	1	1	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	.
.
.
.
+	.	.	1	+	+	1	.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	1	1	+
+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	1	1	+	+
1	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	1	1	+	+	+	+	2	+	+	+	1	+	+	+
.	.	+	+	1	+	1	1	+	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	+
.	+	2	3	3	3	1	1	1	+	.	+	1	1	1	1	1	1	2
.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	.	.	+	.	+	.	.	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	1	+
.	1	1	+	+	+	+	1	+	1	1	1	1	+
.	+	+	+	+	+	+	+	2	1	1	1	1	+
.	+	+	+	+	+	+	+
.	+	+	+	+	+	+	+
.	+	+	+	+	+	+	+
.	+	+	+	+	+	+	+
.	+	+	+	+	+	+	2	1	2	2	2	2	+
.	+	+	+	+	+	+	+	2	2	2	2	2	+
.	+	+	+	+	+	+	+
1	+	+	+	.	+	.	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	.	.	.
+	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	1	1	+	+	+	.
+	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	+	+	1	1	+	+	+	1
2	3	3	2	3	2	3	3	3	2	2	1	2	2	1	1	2	3	2	+	+	2	2	1	3
.	+	+	1	1	+	1	.	+	+	.	+	1	+	+	+	+	+
2	2	2	3	2	2	2	1	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	.	.	.
2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	.	+	1	+	1	1	1	+
1	+	+	1	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	.	+	1	+	+	+
1	+	+	2	2	2	2	2	2	1	+	+	1	2	2	2	+	+	+	+	+	+	2	1	+
1	+	+	+	.	2	2	1	+	+	1	1	+	1	+	+	+	1	+	1	2	1	+	+	+
1	+	+	+	1	1	1	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2

Tab. 76: Fortsetzung

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Euphrasia stricta	+
Hieracium pilosella
Dianthus carthusianorum	+
Koeleria gracilis
Leontodon hispidus
Holosteum umbellatum
Lotus corniculatus
Bryum caespitium	.	.	.	+	.	.	.	+	+
Centaurea scabiosa
Daucus carota
Trifolium repens
Trifolium pratense
Polygala vulgaris
Avena pratensis
Echium vulgare
Medicago lupulina
Carex caryophylla
Cerastium semidecandrum
Rosa eglanteria
Peltigera rufescens
Diploschistes scruposus
Botrychium lunaria
Cerastium pumilium
Erophila verna
Cirriphyllum piliferum
Helianthemum nummularium
Tortula muralis
Prunella grandiflora
Cerastium arvense
Gentianella germanica
Salvia pratensis
Ononis spinosa
Cerastium vulgatum
Holcus lanatus
Molinia caerulea	3	+
Weisia viridula	1
Viola rupestris
Abietinella abietina
Herniaria glabra
Briza media
Viola arvensis
Hypnum cupressiforme
Reseda lutea

u. a. bereicherte Subassoziation von *Plantago lanceolata* und *Plantago media* einen großen Raum ein (Aufn. Nr. 38–64). Diese letztere Subassoziation zerfällt noch in mehrere Varianten, die mit immer geringer werdendem Gehalt an ionogenen, pflanzenverfügbaren Schwermetallmengen zunehmend artenreicher werden. Im Gebiet der Saaleberge von Könnern und Wettin ist eine geographische Rasse des Armerietum halleri anzutreffen, die sich durch hohe Anteile von *Alyssum montanum* und *Festuca duvalii* gegen die übrigen Ausbildungsformen der Gesellschaft abhebt (Aufn. Nr. 65–71).

Die Aufnahmen der Tab. 76 stammen von folgenden Orten: Nr. 1, 2 Halden bei Langelsheim; Nr. 3 Halde bei Oker, Nr. 4, 18 Innerste-Terrasse bei Lautenthal; Nr. 5, 38 Oker-Terrasse bei Stadt Oker; Nr. 6 Schlackenhalde bei Sieber; Nr. 7, 29 Halde der Zeche Hohenstein und Nr. 26, 27, 28 Halde der Zeche Victoria I bei Littfeld; Nr. 8

Frankenscharnhütte, Nr. 9 Halde bei Wildemann, Nr. 10 anstehendes Erzband bei Mittelschulenburg; Nr. 11, 19 Schlackenhalde im Granetal; Nr. 12, 21, 39–43 Innerste-Terrasse bei Lindtal (12), zwischen Langelsheim und Bredelem (21), Jerstedt (39), Künigunde (40), Baddeckenstedt (41), Othfresen (42), Derneburg (43); Nr. 13, 20, 22, 23, 24, 38 Oker-Terrasse bei Vienenburg (13, 22), Schladen (20), Wöltingerode (23), Stadt Oker (24, 38); Nr. 14 Halde bei Eisdorf; Nr. 15 Müsern; Nr. 16 Schlackenhalde bei Königshof; Nr. 17 Terrasse der Abzucht bei Goslar; Nr. 25 Rammelsberg, W-Hang bei Goslar; Nr. 30, 34–37, 44–47, 55–58 Halden im Saugrund bei Wolferode; Nr. 31–33, 49–54 Halden der 2. Schachtperiode bei Helfta; Nr. 48 Halde bei Mansfeld; Nr. 59–61 ungestörte Schwermetallrasen im Ölgrund bei Oberwiederstedt; Nr. 63 Scheine bei Walbeck; Nr. 64 Hettstedt; Nr. 65–68 Könnern, Saaleberge; Nr. 69, 70 Halden bei Wettin; Nr. 71

Außerdem sind je ein- bis dreimal in den Aufnahmen der Tab. 76 vertreten: *Teucrium montanum* Nr. 65 (+), 66 (2), 67 (2); *Potentilla erecta* Nr. 28 (+), 29 (+), 39 (+); *Orthantha lutea* Nr. 55–57 je +; *Poblia nutans* Nr. 7 (1), 28 (1), 29 (4); *Pleurozium schreberi* Nr. 14 (3), 26 (1), 27 (2); *Stereocaulon nanodes* Nr. 7 (1), 16 (1), 27 (+); *Poblia annotina* Nr. 41 (1), 42 (+), 43 (2); *Brachythecium salebrosum* Nr. 40 (+), 41 (1), 43 (2); *Cladonia pocillum* Nr. 16 (1); *Cladonia mitis* Nr. 16 (2); *Cladonia fimbriata* Nr. 19 (+); *Cladonia verticillata* Nr. 22 (1); *Ranunculus acris* Nr. 29 (+); *Vicia cracca* Nr. 66 (+).

Ökologische und ökophysiologische Untersuchungen dieser Gesellschaft und ihrer Arten liegen von Prát und Komarek (1934), Gründ-

Die Verbreitung des *Armerietum halleri* erstreckt sich von den schwermetallreichen Pochsanden der Innerste und Oker im nördlichen Harzvorland durch den Harz, die Mansfelder Mulde, die Saalehöhen bei Könnern und Wettin bis nach Polen, wo ein fragmetarisch ausgebildetes *Armerietum halleri* noch bei Bolesław und Olkusz vorkommt (Gründer 1931, Dobrzńska 1955, Sarosiek 1957). Ebenso wie bei Littfeld im Siegerland (Ernst 1964) fehlt auch in Polen *Minnuartia verna*. Noch artenärmer sind die Schwermetallpflanzengesellschaften über zink-, kupfer- und bleireichen Böden der ČSSR, in denen neben *Silene cucubalus* nur noch Schwermetallökotypen von *Melandrium rubrum* und *Agrostis tenuis* gedeihen (Prát 1934, Prát und Komarek 1934, Fejdiova 1970). Dasselbe gilt für die schwermetallreichen Böden des Erzgebirges (Carda-

47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
+	+	+	+	+	+	.	+	1	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.
+	+	+	+	+	1	.	1	1	1	2	+	2	1	1	1	+	+	1	1	+	1	1	1	1
.	+	+	1	+	+	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	.	.	.	+	2	.	1	+	+	2	2	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	+	.	+	+	1	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	1	.	.	.
1	.	.	+	1	+	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	1	1	+	.	.	.
.	.	.	.	1	.	1	1	+	+	+	+	+	.	+	+
+	.	+	.	.	+	.	+	+	1	2	2	+	+	+	+	+	.	1	+	.	.	.	1	+
+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.	.	+	+	+	.	.	.
+	.	.	+	+	.	.	.	+	+	+	+	1	+	1	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.
.	+	1	.	+	+	+	.	1	+	+	+	+	+	+	+	3	.	.	+
.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	1	.	1	+	+	+	+	+	+	1	+	.	+	.	.	3	2
.	+	.	.	.	+	1	+	+	+	+	.	+	+	+
.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	.	.	.
.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+
.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
.	1	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.
.	1	+	+	1	+	+	+	+	.
.	1	+	+	+	+	+	.
.	.	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	.	+	.

minopsidi halleri-Agrostidetum, Heynert 1970).

Armerietum bottendorffensis Schubert 1952

Auf den Bottendorfer Höhen (Unstrut) ist über schwermetallhaltigen Kupferschiefern und Basalkonglomerat eine Schwermetallpflanzengesellschaft ausgebildet, die durch die endemische *Armeria maritima* var. *bottendorffensis* charakterisiert ist und erstmals von Schubert (1952, 1954) als Armerietum bottendorffensis beschrieben wurde. Zu der Kennart gesellen sich noch wärmeliebende Arten wie *Poa badensis*, *Festuca cinerea*, *Festuca rupicola* subsp. *sulcata* und *Achillea setacea*, die als Trennarten dieser Assoziation gegen das Armerietum halleri gelten können. Diese Assoziation hebt sich sehr scharf von den umgebenden Rasengesellschaften des Stipetum capillatae, Caricetum humilis und Festucetum sulcatae ab.

Die Gesellschaft ist nicht nur, wie Hohen-

ester (1960) schreibt, auf anthropogene Flächen beschränkt, sondern ist auf den ungestörten natürlich schwermetallreichen Böden des Gebietes weit verbreitet. Die Assoziation kommt in zwei floristisch und ökologisch stark differenzierten Subassoziationen vor: Auf den basisch reagierenden Kupferschiefern und den Halden dieser Herkunft (pH in H₂O 6,0–7,8) gedeiht die Untergesellschaft mit *Astragalus danicus* und *Alyssum montanum*, die noch in zwei Varianten aufgegliedert ist, diejenige mit *Plantago media* und *Seseli annuum* auf dem feinerdereichen Substrat der Bergwerkshalden und diejenige mit *Teucrium montanum* auf dem Ausstreichenden des Stinkschiefers. Auf dem sauer reagierenden Basalkonglomerat (pH in H₂O 4,5–5,9) hat sich die Subassoziation von *Sedum sexangulare*, *Sedum acre* und *Sedum reflexum* eingestellt, die sich durch eine Reihe weiterer Arten von dem Armerietum bottendorffensis astragaletosum unterscheidet (Tab. 77).

Tab. 77: *Armerietum bottendorffensis* Schubert 1952

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Exposition	SW	S	S	N	NE	NW	N	N	SW		S	SE	S	SE	SE	S	S	SSW	SE	S	SE	W	S
Neigung (°)	5	20	2	2	2	5	2		3		5	15	5	15	5	5	5	5	5	3	5	3	10
Deckungsgrad (%)	70	70	60	75	85	80	100	100	100	100	80	70	85	80	75	90	98	85	75	95	98	100	95
Aufnahmefläche (m²)	5	20	20	20	50	10	50	50	5	10	50	20	100	10	20	20	30	500	20	50	50	20	50
<i>Assoziations-Kennart:</i>																							
<i>Armeria maritima</i> var. <i>bottendorffensis</i>	.	.	.	2	1	1	2	2	+	+	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	1
<i>Trennarten der Assoziation:</i>																							
<i>Thymus pulegioides</i>	.	.	.	1	2	1	2	2	+	+	+	1	+	+	1	1	1	1	.	1	1	1	2
<i>Poa badensis</i>	2	1	2	2	1	2	.	.	+	.	1	2	2	+	+	2	2	2	+
<i>Festuca cinerea</i>	2	1	2	3	2	2	2	3	1	.	2	3	3	2	3	1	2	3	3	3	.	+	.
<i>Festuca rupicola</i> subsp. <i>sulcata</i>	+	.	.	2	1	2	3	3	1	.	.	1	+	+	+	2	2	2	1	+	3	3	2
<i>Achillea setacea</i>	.	.	.	+	+	1	+	.	+	.	.	+	.	+	+	1	+	.
<i>Trennarten der Subass. von Astragalus:</i>																							
<i>Astragalus danicus</i>	+	+	.	1	1	+	1	+	1	1
<i>Scabiosa ochroleuca</i>	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1
<i>Viola rupestris</i>	+	+	+	+	+	+	1	1
<i>Cirsium acaulon</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alyssum montanum</i>	1	1	1	2	1	+
<i>Variante von Teucrium montanum:</i>																							
<i>Teucrium montanum</i>	2	3	2
<i>Potentilla arenaria</i>	+	+	+
<i>Salvia pratensis</i>	+	+	+
<i>Stipa capillata</i>	+	+	+
<i>Tortella inclinata</i>	+	+	+
<i>Toninia caeruleonigricans</i>	1	+	+
<i>Lecidea decipiens</i>	1	+	+	+	+
<i>Fulgensia fulgens</i>	1	+	+	+	+
<i>Fulgensia bracteata</i>	+	+	+	+
<i>Variante von Plantago media:</i>																							
<i>Plantago media</i>	.	.	.	1	1	1	2	2	1	1	.	.	.	+	+	.
<i>Euphrasia stricta</i>	.	.	.	+	.	.	1	1	1	1
<i>Seseli annuum</i>	.	.	.	1	2	2	1	1	1	1
<i>Leontodon hispidus</i>	.	.	.	+	+	+	1	1	1	1
<i>Poterium sanguisorba</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fissidens taxifolius</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Medicago falcata</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	1	.	.
<i>Trifolium repens</i>	.	.	.	+	.	+	1	1
<i>Trennarten der Subass. von Sedum mitile:</i>																							
<i>Sedum sexangulare</i>	2	1	2	2	2	2	2	2	1	2	.	+	1
<i>Sedum acre</i>	+	2	+	1	1	1	2	2	.	1	.	+	+
<i>Sedum reflexum</i>	1	2	+	1	.	.
<i>Rumex acetosella</i>	1	1	1	.	.	+	+	1	.	.	.
<i>Riccia ciliifera</i>	1	1	2	.	1	1	2	2	1	1	.	.	.
<i>Polytrichum pilosum</i>	1	.	.	+	.	1	1	1	1	1	1	+	.
<i>Bryum caespitium</i>	+	1	+	.	.	1	1	1	1	1	1	.	.

Die Aufnahmen, die aus den Arbeiten von Schubert (1952, 1954) übernommen wurden, stammen von folgenden Orten: Nr. 1–3 Galgenberg (Anstehendes), Nr. 4–10 Halden des Galgenberges, Nr. 11, 12, 15–17, 22 Galgenberg (Basalkonglomerat), Nr. 13, 14, 18–21, 23 Leimberg (Basalkonglomerat). Alle Fundorte liegen 150–200 m über NN.

Neben den Unterschieden in der Bodenreaktion sind weitere markante Differenzen

der ökologischen Verhältnisse der beiden Subassoziationen vorhanden. Das Basalkonglomerat verwittert zu einem grobkiesigen Substrat mit geringer Wasserkapazität, während der Kupferschiefer zu einem feinerdereichen Boden mit guter Wasserkapazität umgebildet wird. Über die Korngrößen der beiden Substrate teilt Schubert (1954) folgende Analysenwerte mit:

Korngrößen	Basalkonglomerat A/C-Profil	Kupferschiefer A/C-Profil	Halde
> 2 mm	42,0–50,0 %	52,6 %	2,3–16,6 %
2 – 0,2 mm	18,4–24,8	8,4	18,4–21,7
0,2 – 0,02 mm	24,5–31,7	33,0	59,0–66,1
0,02 – 0,002 mm	0,4– 5,7	5,6	5,0– 9,4
< 0,002 mm	0,2– 1,1	0,4	0,5– 1,0

Darüber hinaus enthält der Kupferschiefer wesentlich höhere Mengen an Kupfer und Zink, größere Gehalte an pflanzenverfügbarem Calcium und Magnesium und weniger wasserlösliche Manganmengen als das Basalkonglomerat (Tab. 78).

Armerietum hornburgensis Schubert 1952

Auf dem schwach kupfer- und zinkhaltigen Porphyrkonglomerat bei Hornburg (Ernst 1966) gedeiht eine Schwermetallpflanze-

sellschaft, die durch die endemische *Armeria maritima* var. *hornburgensis* gekennzeichnet wird (Schulz 1912, Schubert 1952, 1954). Mit dieser Grasnelke sind Schwermetallökotypen von *Festuca ovina*, *Agrostis tenuis*, *Silene cucubalus* u. a. vergesellschaftet (Tab. 79). Hingegen fehlt die Klassenkennart der Violetea, *Minuartia verna*. Das starke Eindringen von *Spergula arvensis* deutet auf eine erhebliche Beeinflussung der Gesellschaftsentwicklung durch den Menschen hin.

Tab. 78: Bodenverhältnisse im Armerietum bottendorfensis über Kupferschiefer und Basalkonglomerat und des Armerietum hornburgensis. Alle Angaben in mg/kg lufttrockener Boden

	Bottendorf Kupferschiefer	Basalkonglomerat	Hornburg Kupferschiefer
Kupfer			
gesamt	4900–5700	350–400	160
austauschbar	230– 750	28– 43	20
wasserlöslich	15– 17	0,4	3,0
Zink			
gesamt	645– 760	180–200	270
austauschbar	64– 80	16– 28	35
wasserlöslich	0,6	1,0	6,0
Mangan			
wasserlöslich	1,0	18,0	22,5
Calcium			
austauschbar	4500	440	2800
Magnesium			
austauschbar	530	120	440
Kalium			
austauschbar	90	90	182

Tab. 79: Armerietum hornburgensis Schubert 1952

Nr. der Aufnahme	1	2
Exposition	W	NW
Neigung (°)	30	5
Deckungsgrad (%)	70	70
Aufnahmefläche (m²)	10	10
<i>Kennart der Assoziation:</i>		
Armeria maritima var. hornburgensis	+	2
<i>Trennarten der Ordnung Violetalia:</i>		
Festuca ovina	2	2
Agrostis tenuis	3	1
<i>Klassenkennart der Violetea:</i>		
Silene cucubalus	+	+
<i>Begleiter:</i>		
Ceratodon purpureus	3	3
Spergula arvensis	1	1
Pimpinella saxifraga	+	+
Scabiosa ochroleuca	+	+
Achillea millefolium	.	+
Campanula rotundifolia	.	+
Euphorbia cyparissias	.	+
Hieracium pilosella	.	+
Rumex acetosella	.	+

Die edaphischen Verhältnisse des Armerietum hornburgensis sind durch relativ hohe wasserlösliche Zink-, Kupfer- und Manganmengen gekennzeichnet (Tab. 78).

Als Anhang der Violetalia calaminariae sollen zwei Pflanzengesellschaften schwermetallreicher Böden Skandinaviens gebracht werden, deren weitere soziologische Einordnung noch unklar ist.

Lychnis alpina-*Arenaria norvegica*-
Ass. Rune 1953

Auf nickel- (0,3 %), chrom- (0,4 %) und kupferreichen (0,07 %) Böden gedeiht hauptsächlich in der subalpinen und alpinen Zone Skandinaviens ein sehr lückiger Schwermetallrasen, der durch schwermetallresistente Formen von *Lychnis alpina* und *Arenaria norvegica* gekennzeichnet ist (Tab. 79b) Außerdem kann noch *Minuartia biflora* als Kennart der Assoziation betrachtet werden. Hochstete Begleiter sind *Rumex acetosa* und *Festuca ovina*.

Die Gesellschaft besiedelt vor allem nickel- und chromreiche Serpentinböden in Norwegen und Schweden (Bjørlykke 1938, Rune

Tab. 79b: Schwermetallrasen Skandinaviens
A = *Lychnis alpina* - *Arenaria norvegica* - Ass. Rune 1953 (10 Aufn. n. Rune 1953, 1 n. Kotilainen 1944, 1 n. Tanner 1931), B = *Asplenium viride* - *Cerastium kajanense* - Ass. Rune 1953

	A	B
Zahl der Aufnahmen:	12	8
<i>Assoziationskennarten</i>		
<i>(Arenarietum norvegicae):</i>		
Arenaria norvegica	II	—
Minuartia biflora	III	—
Lychnis alpina	IV	IV
<i>Assoziationskennarten</i>		
<i>(Cerastietum kajanensis):</i>		
Asplenium viride	I	V
Cerastium vulgatum var. kajanense	—	IV
Campyllum stellatum	—	V
Tritomaria quinquedentata	—	V
Drepanocladus uncinatus	—	V
<i>Klassenkennart</i>		
<i>(Violetea calaminariae):</i>		
Minuartia verna	I	—
<i>Begleiter:</i>		
Rumex acetosa	IV	IV
Agrostis stolonifera	I	III
Melandrium rubrum	I	III
Deschampsia flexuosa	I	II
Festuca ovina	III	—
Cerastium glabratum	III	—
Silene acaulis	II	—
Juncus trifidus	I	—
Luzula spicata	I	—
Cerastium vulgatum	I	—
Dryas octopetala	I	—
Molinia caerulea	I	—
Cardaminopsis petraea	I	—
Cerastium alpinum	I	—
Campanula rotundifolia	I	—
Cetraria islandica	I	—
Oligotrichum incurvum	I	—

1953) sowie in Finnland (Tanner 1930, Kotilainen 1944), kupfer- und zinkreiche Böden in Norwegen und Schweden (Vogt 1942, Vogt und Braadlie 1942). Die Assoziation zeigt viele Beziehungen zum Arenarion norvegicae (Nordhagen 1935, 1943), doch schon Rune (1953) bezweifelt ihre Zugehörigkeit zu diesem Verband. Ihre Zugehörigkeit zur Klasse Violetea wird durch das vereinzelte Vorkommen von *Minuartia verna* (Kotilainen 1944) dokumentiert.

Im collinen und montanen Bereich Skandinaviens wird die vorige Assoziation durch eine Pflanzengesellschaft ersetzt, in der *Asplenium viride* und *Cerastium vulgatum* var. *kajanense* das Gepräge geben. Dabei ist *Asplenium viride* auf Serpentinböden nicht an Felsen gebunden, sondern überzieht z. T. großflächig den nickel- und chromreichen Boden. Darüber hinaus sind die Moose *Campylium stellatum*, *Tritomaria quinqueidentata* und *Drepanocladus uncinatus* bestandsbildend (Tab. 79b).

b) *Halacsyetalia sendtneri* Ritter-Studnicka 1970

Die Schwermetallpflanzengesellschaften des südöstlichen Mitteleuropas und Südosteuropas finden sich vornehmlich auf schwermetallreichen Serpentinböden. Ritter-Studnicka (1970) hat sie erstmals zur Ordnung *Halacsyetalia sendtneri* zusammengefaßt und in die Klasse der Festuco-Brometea gestellt. Doch sind ebenso wie in der Ordnung Vio-

letalia calaminariae die ökologischen Verhältnisse dieser Assoziationen von denjenigen der übrigen Ordnungen der Klasse der Festuco-Brometea so weit unterschieden, daß diese Ordnung hier aus ökologischer Sicht zur Klasse Violetea calaminariae gestellt wird.

Unter Berücksichtigung der Aufnahmen und Florenlisten von Janchen (1920), Markgraf (1932), Pavlović (1955, 1962, 1964), Krause et al. (1956, 1957), Ritter-Studnicka (1964, 1970) und eigener Aufnahmen müssen die von Ritter-Studnicka nur aus der regionalen Sicht Bosniens aufgestellten Kenn- und Trennarten der Assoziationen, Verbände und der Ordnung neu gefaßt werden. Kennarten der Ordnung sind die paläoendemische Boraginacee *Halacsya sendtneri* (Verbreitungskarte bei Ritter-Studnicka 1965), der Streifenfarn *Asplenium adiantum nigrum* ssp. *serpentini*, die Labiate *Stachys recta* vornehmlich in der Unterart *baldacci*, der Pelzfarn *Notholaena marantae*, der an der Nordgrenze des Areals an Serpentin gebunden ist, sowie nickel- und chromresistente Ökotypen von *Alyssum mu-*



Abb. 37: *Diantho gratianopolitanae*-*Armerietum serpentini* auf schwermetallreichem Serpentin bei Wurlitz im Schwesnitztal. Im Hintergrund Kiefern auf schwermetallarmem Serpentin

rale, *Medicago prostrata*, *Sedum rupestre*, *Bromus erectus* ssp. *pannonicus* und *Cardamine glauca*. Allgemein sind die ökologischen Verhältnisse der Pflanzengesellschaften der Halacsyetalia sendtneri durch einen Überschuß an Nickel und Chrom, einen Mangel an Phosphorsäure, Molybdän und Kalium sowie durch ein verändertes Ca/Mg-Verhältnis gekennzeichnet, welches im Vergleich zu den übrigen Böden kleiner als 1 ist.

Innerhalb der Ordnung Halacsyetalia sendtneri lassen sich drei geographisch getrennte Verbände fassen:

Asplenio serpentini-Festucion glaucae Zolyomi 1936 im südöstlichen Mitteleuropa,

Polygonion albanicae Ritter-Studnicka 1970 in Mittel-Bosnien,
Potentillion visianii Ritter-Studnicka 1970 in Ostbosnien, Serbien, Mazedonien und Albanien.

Asplenio serpentini-Festucion glaucae Zolyomi 1936

Der Verband, der die Pflanzengesellschaften auf den Serpentinböden des südöstlichen Mitteleuropas umfaßt, ist vor allem durch *Festuca cinerea* (*Festuca glauca*) und *Asplenium adiantum nigrum* ssp. *serpentini* gekennzeichnet. Systematisch wurde er zuerst von Zolyomi (1936) gegen das Festucion vallesiacae ab-

Tab. 80: Diantho gratianopolitanae – Armerietum serpentini Gauckler 1954 emend

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4
Höhe über NN (m)	525	530	535	535
Exposition	SSE	ESE	SSW	—
Neigung (°)	10	5	10	—
Deckungsgrad (%)	80	75	80	90
Aufnahmefläche (m²)	20	5	12	50
<i>Assoziations-Kennarten:</i>				
Armeria maritima var. serpentini	2	2	2	2
Dianthus gratianopolitanus	2	3	2	1
<i>Verbands-kennart (Asplenio-Festucion):</i>				
Festuca cinerea	3	2	2	2
<i>Ordnungskennart (Halacsyetalia):</i>				
Asplenium adiantum nigrum ssp. serpentini	1	+	+	+
<i>Klassenkennart (Violetea calaminariae):</i>				
Silene cucubalus	+	1	+	1
<i>Begleiter:</i>				
Thesium alpinum	+	+	+	+
Potentilla verna	+	+	+	+
Thymus pulegioides	+	+	+	+
Arenaria serpyllifolia	+	+	1	+
Sedum acre	2	+	+	+
Rumex acetosella	+	1	+	+
Galium verum	+	+	+	+
Hedwigia ciliata	+	+	+	+
Cephaloziella starkei	1	+	2	1
Cladonia rangiformis	2	1	2	2
Cladonia chlorophaea	1	+	+	2
Cladonia mitis	1	2	1	1
Cornicularia aculeata	1	+	2	1
Cetraria islandica	+	1	+	+
Polytrichum pilosum	+	+	.	+
Ceratodon purpureus	+	.	2	+
Centaurea scabiosa	+	.	+	+
Polytrichum juniperinum	.	+	+	+

Tab. 81: *Asplenio serpentini* – *Sesleriëtum calcariae* (Zlatnik 1928) Zolyomi 1936

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5
Höhe über NN (m)	300	320	330	320	320
Exposition	N	NNE		N	NW
Neigung (°)	60	30		30	20
Deckungsgrad (%)	100	100	100	100	100
Aufnahmefläche (m²)	1000	400	40	150	50
<i>Assoziations-Kennarten:</i>					
<i>Sesleria varia</i>	5	5	5	5	3
<i>Armeria maritima</i>	1	+	+	+	.
<i>Biscutella laevigata</i>	1	1	+	1	1
<i>Dianthus pontederac</i>	+	+	+	+	1
<i>Verbandskennart (Asplenio-Festucion):</i>					
<i>Festuca cinerea</i>	1	2	.	1	1
<i>Ordnungs-Kennarten (Halacsyetalia):</i>					
<i>Asplenium adiantum nigrum</i> ssp. <i>serpentini</i>	1	+	+	+	—
<i>Dorycnium germanicum</i>	+	+	.	.	1
<i>Klassenkennart (Violetea):</i>					
<i>Silene cucubalus</i>		+	+	.	.
<i>Begleiter:</i>					
<i>Genista pilosa</i>	2	2	+	1	1
<i>Potentilla arenaria</i>	1	2	1	+	2
<i>Thymus praecox</i>	1	2	2	+	1
<i>Rumex acetosa</i>	1	1	+	1	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	2	1	+	2	1
<i>Galium verum</i>	1	+	+	1	+
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	+	3	2	+
<i>Hylocomium splendens</i>	3	3	3	2	.
<i>Dicranum rugosum</i>	+	+	.	+	1
<i>Sedum telephium</i> ssp. <i>maximum</i>	+	.	+	1	1
<i>Festuca rupicola</i>	1	.	2	+	4
<i>Thlaspi montanum</i>	1	+	.	+	.
<i>Cladonia fimbriata</i>	.	+	+	+	+
<i>Pimpinella saxifraga</i>	1	+	.	+	.
<i>Pinus sylvestris</i>	+	+	.	.	+
<i>Viola hirta</i>	+	.	+	+	.
<i>Avena pratensis</i>	.	+	.	+	+
<i>Carex humilis</i>	.	+	.	+	2
<i>Allium flavum</i>	+	.	.	+	+
<i>Sedum acre</i>	.	+	+	.	+
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	.	+	.	1
<i>Frullania tamarisci</i>	.	+	2	3	.
<i>Juniperus communis</i>	+	+	.	.	.
<i>Cytisus nigricans</i>	1	+	.	.	.
<i>Stellaria holostea</i>	+	.	.	+	.
<i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	+	.	.	2	.
<i>Alyssum montanum</i>	.	.	+	.	+
<i>Achillea millefolium</i>	+	.	.	.	1
<i>Cladonia furcata</i>	+	.	.	.	+
<i>Cladonia rangiferina</i>	.	.	.	+	4
<i>Rhamnus frangula</i>	.	.	.	+	+
<i>Asplenium trichomanes</i>	.	.	+	+	.

gegrenzt, später von Braun-Blanquet (1943) als *Asplenion serpentini* der Ordnung *Festucetalia vallesiacae* zugeordnet. Aufgrund des Vorkommens des Serpentinfarne im gesamten Verbreitungsgebiet der *Halacsyetalia sendtneri* ist die Namensgebung von Zolyomi (1936) informationsreicher.

Diantho gratianopolitanae-*Armerietum serpentini* Gauckler 1954 emend.

Diese Gesellschaft ist die artenärmste im gesamten Verband und wurde von Gauckler (1954) von den Serpentinböden bei Wurlitz im Schwesnitztal beschrieben. Gegenüber allen anderen Assoziationen des Verbandes ist sie durch *Armeria maritima* var. *serpentini* und *Dianthus gratianopolitanus* gekennzeichnet. Der Aspekt der Gesellschaft wird neben den Polstern der Grasnelke mit ihren rosafarbenen Blüten durch die steifblättrigen blaugrünen Horste von *Festuca cinerea*, die rötlich-grünlichen Polster von *Sedum acre* sowie durch die Strauchflechten *Cladonia mitis*, *Cl. rangiformis* und *Cornicularia aculeata* bestimmt (Abb. 37).

Die Aufnahmen der Tab. 80 stammen von folgenden Lokalitäten: Nr. 1, 3 Felsterrasse am rechten Steilhang des Schwesnitztales (Wojaleite), Nr. 2, 4 Hochfläche am linken Steilhang des Schwesnitztales bei Wurlitz. Nr. 1–3 n. Gauckler (1954), Nr. 4 Ernst (n. p.). Je einmal kommen in den Aufnahmen vor: Nr. 1: *Alyssum alyssoides*, *Carduus nutans*, *Cladonia coniocraea*, *Rhacomitrium canescens*, Nr. 2: *Galium pumilum*, *Cladonia pyxidata*, *Riccia* spec., Nr. 3: *Campanula rotundifolia*, *Cladonia furcata* und *Hypnum cupressiforme*.

Die Gesellschaft ist nur auf den Serpentinböden bei Wurlitz, die bis zu 700 mg Ni, 1300 mg Cr/kg Boden enthalten, gut ausgebildet, auf den Serpentinstöcken von Erbdorf, Grötschenreuth, Förban und Kupferberg hingegen nur noch fragmentarisch.

Asplenio serpentini-*Seslerietum calcariae* (Zlatnik 1928) Zolyomi 1936

Eine artenreichere Assoziation findet sich auf den Serpentinböden bei Mohelno und wurde von Zlatnik (1928) als *Seslerietum calcariae biscutellosum laevigati* cum *Asplenium cuneifolium* beschrieben und in das *Seslerion calcariae* eingeordnet. Zolyomi (1936) stellt sie als *Seslerietum calcariae aspleniosum cuneifolii* in den *Asplenio-Festuc*

cion glaucae (*duriusculae*)-Verband der Basalt- und Serpentinböden Südost-Europas, wobei er *Biscutella laevigata*, *Thlaspi montanum* und *Asplenium adiantum nigrum* ssp. *serpentini* als Kennarten der Assoziation wertet. Aufgrund der erweiterten Kenntnisse der Pflanzengesellschaften über Serpentin werden hier neben der dominierenden *Sesleria varia*, *Biscutella laevigata*, *Dianthus pontederiae* und *Armeria maritima* (var. ?) als Assoziations-Kennarten herausgestellt (Tab. 81). In der Tab. 81 sind die Aufnahmen Nr. 73–78 ohne Nr. 75 von Zlatnik (1928) wiedergegeben. Sie stammen vom Berg Včelín an der Jihlavka bei Mohelno.

Die Bodenverhältnisse dieser Gesellschaft wurden von Novak (1928), Pelišek (1939) und Němec (1951, 1954) eingehend untersucht, wobei neben dem für Serpentinböden niedrigen Ca/Mg-Verhältnis der Gehalt an Chrom (2200 mg) und an Nickel (300 mg/kg Boden) als entscheidende Standortsfaktoren herausgestellt wurden, die auch für das Mißlingen von Aufforstungen verantwortlich gemacht wurden.

In den Aufnahmen der Tab. 81 sind jeweils nur einmal vertreten: Nr. 1 *Campanula persicifolia* (+), *Fragaria vesca* (+), *Seseli libanotis* (+), *Corylus avellana* (+), *Berberis vulgaris* (+); Nr. 2 *Cladonia arbuscula* (2); Nr. 3 *Cladonia pyxidata* (+); Nr. 4 *Senecio campestris* (+).

Euphorbio seguierianae-*Festucetum cinereae* (Zlatnik 1928 p.p.) Zolyomi 1936 emend.

In SE-Exposition haben sich in demselben Serpentinegebiet bei Mohelno wärmeliebende Arten wie *Euphorbia seguieriana*, *Carex humilis*, *Seseli hippomarathrum* und *Seseli elatum* ssp. *osseum* eingefunden, die zusammen mit *Festuca cinerea*, *Potentilla arenaria* und *Dorycnium germanicum* der Pflanzengesellschaft das Gepräge geben. Zlatnik (1928) hat diese Bestände als *Festucetum glaucae euphorbiosum seguierianae* und *Caricetum humilis dorycniosum sericei* beschrieben. Doch handelt es sich, wie Zolyomi (1936) bemerkt, um eine Assoziation mit einer Variante nach *Carex humilis*, die er als mährische Rasse des Schafschwingelrasens faßt (*Festucetum glaucae serpentini-cum moravicum*), doch besser als *Euphorbio seguierianae*-*Festucetum cinereae* zu bezeichnen ist. Diese Assoziation unterscheidet sich von den Rasengesellschaften der österreichischen Serpentinböden durch das Vorkom-

Tab. 82: Euphorbio seguerianae – Festucetum cinereae (Zlatník 1928 p.p.) Zolyomi 1936 emend

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Höhe über NN (m)	280	290	290	310	310	320	320	320	350	370	370	340	270	290	290	300	275	300	300
Exposition	-	SE	S	S	S	E	S	S	S	SW	SW	W	S	SW	SW	W	SE	W	W
Neigung (°)		15	15	15	15	30	15	15			5	15	15	5	15	30	15	20	5
Aufnahmefläche (m²)	100	50	200	100	30	30	100	100	20	150	200	50	30	20	40	500	2200	50	100

Assoziations-Kennarten:

Festuca cinerea	3	2	3	+	2	3	2	3	2	3	2	2	3	2	+	2	1	2	.
Euphorbia segueriana	1	+	+	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Stipa capillata	1	+	1	1	1	+	.	.	1	1	1	.	1	1	.	1	1	.	.
Stipa pulcherima ssp. mediterranea	1	.	1	1	1	1	.	.	+	2	.	.
Hieracium echinoides	2	.	1	1	1	1	1	1	1	.	.	1	.	.
Allium flavum	1	.	1	.	+	1	+	1	1	+	+	1	.	.

Trenart der Variante nach Carex humilis:

Carex humilis	.	+	+	2	3	2	2	3	2	1	2	1	3
---------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---

Ordnungs-Kennarten (Halacsyetalia):

Asplenium adiantum nigrum ssp. serpentinum	1	+	1	.	.	+
Notholaena marantae	1	1	1	1	.	.	2
Dorycnium germanicum	2	+	1	+	1	1	+	3	1	1	1	1	1	2	.

Begleiter:

Potentilla arenaria	2	+	1	1	1	2	+	1	1	1	2	3	+	2	+	3	2	2	2
Thymus praecox	1	+	+	1	2	2	2	2	1	1	2	1	2	2	1	1	2	1	1
Genista pilosa	2	+	3	+	2	1	+	2	4	.	2	2	2	.	.	1	1	2	3
Alyssum montanum	1	+	1	1	1	1	1	1	+	1	1	+	.	1	.	1	+	.	+
Koeleria macrantha	2	.	1	+	1	.	+	.	+	+	1	1	1	2	1	1	1	3	1
Silene otites	1	+	+	1	1	+	+	+	+	1	+	.	.	1	.	.	1	.	.
Pinus sylvestris	+	1	+	1	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+
Avena pratensis	+	+	+	+	+	1	.	.	+	.	1	+	.	1	1	+	1	1	3
Seseli elatum ssp. osseum	+	+	1	1	+	.	+	+	+
Campanula rotundifolia	1	.	.	1	+	.	1	1
Sedum album	1	.	1	+	1	1	.	2	+	.	1	2
Rhithidium rugosum	1	.	+	+	1	1
Cladonia symphyocarpia	+	+	.	+	.	+	+	1
Cladonia subrangiformis	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	1	.	.	+	.	.

1	+		2	1	+		+			+	
1				1	+			+			1
			+								
							+				+
			3	+						3	
		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		1	+	1						

Seseli hippomarathrum
 Asplenium ruta-muraria
 Galium verum
 Linaria genistifolia
 Agropyron intermedium
 Pleurozium schreberi
 Rumex acetosella
 Hieracium pilosella
 Lactuca serriola
 Achillea millefolium
 Arenaria serpyllifolia
 Dianthus pottederae
 Plantago media
 Lotus corniculatus
 Veronica spicata
 Festuca pseudovina
 Cornicularia aculeata
 Cladonia rangiferina
 Parmelia stenophylla f. hypoclista

men von *Euphorbia seguieriana*, *Stipa capillata*, *Stipa pulcherrima mediterranea*, *Hieracium echinoides* und *Allium flavum* sowie durch das Fehlen von *Dianthus carthusianorum* und *Euphorbia cyparissias*.

In der Tab. 82 sind die Aufnahmen von Zlatnik (1928, Nr. 1–15, 17–20) verwertet, die alle vom Vöel in bei Mohelno stammen. Je ein- oder zweimal sind nur vertreten: *Asperula cynanchica* Nr. 9 (1), *Aster linosyris* Nr. 9 (1), Nr. 18 (+); *Carduus nutans* Nr. 18 (+); *Centaurea scabiosa* Nr. 1 (+), Nr. 4 (+); *Lactuca saligna* Nr. 7 (+); *Lactuca serriola* Nr. 4 (+), Nr. 18 (+); *Picris hieracioides* Nr. 1 (+), Nr. 13 (+); *Pimpinella saxifraga* Nr. 13 (+), Nr. 18 (+); *Quercus robur* Nr. 16 (+); *Sedum sexangulare* Nr. 8 (+); *Senecio erucifolius* Nr. 4 (1), Nr. 5 (+); *Taraxacum laevigatum* Nr. 8 (+); *Trifolium arvense* Nr. 7 (+); *Verbascum lychnitis* Nr. 5 (+), Nr. 15 (+); *Viola collina* Nr. 18 (+), Nr. 19 (+); *Stipa stenophylla* Nr. 13 (+); *Hylocomium splendens* Nr. 19 (1); *Hypnum cupressiforme* Nr. 1 (1), Nr. 2 (+); *Abietinella abietina* Nr. 15 (+); *Cladonia furcata* Nr. 8 (+).

Die ökologischen Verhältnisse des Bodens sind bis auf den Wärme- und Wasserhaushalt die gleichen wie im Asplenio serpentini-Seslerietum calcariae.

Sehr artenarme Ausbildungen dieser Gesellschaft beschreibt Sarosiek (1958, 1964) von den chromreichen Serpentinorkommen bei Jordanowa und Tapadta in Niederschlesien, wo das Chrom Zwergformen von *Senecio viscosus* hervorrufen soll.

Dianthus carthusianori-Festucetum cinerea
 ass. nova

In Kärnten, Steiermark, Niederösterreich und im Burgenland ist auf den fast stets S-exponierten Serpentinböden eine weitere Rasse des Festucetum cinerea ausgebildet, in der *Dianthus carthusianorum*, *Allium montanum*, *Euphorbia cyparissias* als geographische Trennarten dieser Gesellschaft gegenüber der vorher beschriebenen Assoziation gewertet werden können. Dieser norischen Rasse sind einige lokale Varianten untergeordnet. Auf dem Kirchkogel bei Traföb/Steiermark sowie im Burgenland (Kienberg, Redlschlag und Kleine Plischa bei Bernstein) gedeiht eine Variante mit dem balkanischen Element *Thlaspi goesingense*, dem karpatisch-ostalpinen *Alyssum repens* ssp. *repens* und mit

Tab. 83: *Diantho carthusianori* – *Festucetum cinereae* ass. nova

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Höhe über NN (m)	510	784	650	700	750	800	850	900	615	640	610	630
Exposition	SE	S	SE	ESE	SE	E	S	ENE	SE	SSE	SE	SW
Neigung (°)	40	45	35	45	45	40	45	30	30	30	25	30
Deckungsgrad (%)	85	90	85	90
Aufnahmefläche (m²)	200	50	200	100	50	50	50	100	40	50	20	100
<i>Assoziations-Kennarten:</i>												
<i>Festuca cinerea</i>	3	2	2	4	4	3	3	2	3	3	3	2
<i>Dianthus carthusianorum</i>	1	+	1	1	1	1	+	1	+	.	+	+
<i>Euphorbia cyparissias</i>	1	+	+	+	+	1	+	1	.	.	+	.
<i>Allium montanum</i>	1	+	+	+	1	1	1	1	.	.	.	+
<i>Trennarten der Subassoziation von Thlaspi:</i>												
<i>Thlaspi goesingense</i>	.	+	+	1	1	1	+	1
<i>Alyssum repens</i> ssp. <i>repens</i>	1	+	1	1	1	+	1	1
<i>Centaurea triumfetti</i>	1	1	+	+	1	+	+	+
<i>Trennarten der Subassoziation von Erysimum:</i>												
<i>Erysimum sylvestre</i>	+	+	1	+
<i>Armeria maritima</i> var. <i>elongata</i>	+	+	1	.
<i>Carex humilis</i>	1	+	1	+
<i>Trennarten der Subassoziation von Biscutella:</i>												
<i>Biscutella laevigata</i> ssp. <i>varia</i>
<i>Bupleurum falcatum</i>
<i>Thlaspi montanum</i>
<i>Ordnungs-Kennarten (Halacsyetalia):</i>												
<i>Asplenium adiantum</i> nigrum ssp. <i>serpentinum</i>	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.
<i>Notholaena marantae</i>
<i>Stachys recta</i>
<i>Klassen-Kennarten (Violetea):</i>												
<i>Silene cucubalus</i>	+	+	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.
<i>Minuartia verna</i>
<i>Begleiter:</i>												
<i>Potentilla arenaria</i>	2	2	2	3	3	3	2	3	3	2	3	2
<i>Thymus praecox</i>	2	1	2	+	+	+	+	1	2	1	3	1
<i>Koeleria macrantha</i>	2	1	+	1	3	1	1	3	2	1	2	+
<i>Genista pilosa</i>	+	.	.	.
<i>Asperula cynanchica</i>	+	.	+	+	+	+	+
<i>Alyssum montanum</i>	+	+	+	1
<i>Silene otites</i>	+	+	.	.
<i>Sempervivum hirtum</i>	.	1	+	.	+	+	1	+	+	+	.	1
<i>Seseli elatum</i> ssp. <i>austriacum</i>	+	.	+	.	.
<i>Sedum acre</i>	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	1
<i>Achillea collina</i>	+	+	+	1	1	+	+	1	.	.	1	.
<i>Galium verum</i>	+	.	.	.
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	+	1	+	1	1	+	1	1	.	.	+	.
<i>Pinus sylvestris</i>	.	+	.	+	+
<i>Cytisus supinus</i>	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	+	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.
<i>Fissidens cristatus</i>	+	+	+	+	+	+	1
<i>Silene nutans</i>	+	+	+	+	+	1	.	+
<i>Pleurozium schreberi</i>	+	+	+	+	+
<i>Carduus defloratus</i>	+	+	.	.	+
<i>Brachythecium velutinum</i>	1	+	+	+	1	+	+	.	.	.	+	.
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	+	+	1	+	+	+
<i>Frullania dilatata</i>	+	+	+	.	.	+	+
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	.	.	+	+	+	+	+	1
<i>Knautia torica</i>	.	+	+	+	+	+
<i>Bryum pallens</i>	+	1	+	1	+	1
<i>Galium mollugo</i>	+	.	.	+	+	+
<i>Asplenium trichomanes</i>	+	+	+
<i>Sorbus aria</i>	+	.	+	+	+	+
<i>Rubus idaeus</i>	+	+	.	+	+
<i>Avena pubescens</i>	.	.	+	.	+	.	.	+
<i>Barbilophozia barbata</i>	+	+	+	+	+
<i>Cephaloziella starkei</i>	+	+	+	+	+
<i>Hieracium baubini</i>	1	+	+
<i>Asplenium adulterinum</i>	.	+	.	+	+	+
<i>Hymenostomum microstomum</i>	+	.	.	.	+	.	+

[illegible]

Tab. 83: Fortsetzung

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Höhe über NN (m)	510	784	650	700	750	800	850	900	615	640	610	630
Exposition	SE	S	SE ESE	SE	SE	E	S ENE	SE SSE	SE	SE	SE	SW
Neigung (°)	40	45	35	45	45	40	45	30	30	30	25	30
Deckungsgrad (%)	85	90	85	90
Aufnahmefläche (m²)	200	50	200	100	50	50	50	100	40	50	20	100
<i>Weisia viridula</i>	1	+	1	.	.	1
<i>Thymus humifusus</i>	+	.	.	+	1	2
<i>Frullania tamarisci</i>	.	.	.	+	+	+
<i>Selaginella helvetica</i>	+	.	+	.	+	+	+	.
<i>Ceratodon purpureus</i>	.	+	+	+	.	.	1
<i>Cladonia fimbriata</i>	1	.	.	1	1	1
<i>Achillea millefolium</i>	+	+	.	.
<i>Cerastium arvense</i>
<i>Knautia arvensis</i>	+	.	+	.
<i>Myosotis sylvatica</i>
<i>Thesium alpinum</i>	+	.	.	.
<i>Phleum phleoides</i>	2
<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Rumex acetosa</i>
<i>Genista tinctoria</i>
<i>Pimpinella saxifraga</i>
<i>Campanula rotundifolia</i>
<i>Anthericum ramosum</i>
<i>Stellaria holostea</i>
<i>Sedum album</i>

Centaurea triumfetti. Diese Bestände hat Eggler (1954) als Pino-Festucetum ovinae s. str. und Maurer (1966) als Festucetum pallentis beschrieben.

Auf dem Südhang der Gulsen bei Kraubath treten als lokale Trennarten *Armeria maritima* var. *elongata*, *Erysimum sylvestre* und *Carex humilis* zum Festucetum. Eggler (1955) nimmt an, daß diese Ausbildung erst nach Kahlschlag und Beweidung entstanden sei. Doch deutet der Kümmerwuchs der wenigen Kiefern in diesem Trockenrasen auf die toxische Wirkung der Nickel- und Chromgehalte des Bodens hin (vgl. Tab. 8), die keinen Wald aufkommen lassen (vgl. Nemec 1951). Diese Variante des *Diantho carthusianori*-Festucetum cinerea ist synonym mit dem Festucetum glaucae-longifoliae gulsenense (Eggler 1955), Festucetum pallentis styriacae gulsenense (Eggler 1963), Armerieto-Potentilletum arenariae (Braun-Blanquet 1961, Wagner 1941) und umfaßt auch das Asplenietum serpentinum gulsenense (Eggler 1955), das nur als Fazies auf den flachgründigen Stellen anzusehen ist.

Die Serpentin-Pflanzengesellschaft des Gurhof-Graben bei Aggsbach unterscheidet sich von den vorhergehenden Varianten durch *Biscutella laevigata*, *Bupleurum falcatum* und *Thlaspi montanum* und wurde von

Kretschmer (1931) als *Festuca glauca*-Ass. und von Knapp (1944) als Asplenietum serpentinum gurhofense und Asplenium serpentinum vachauvense typicum beschrieben.

In diese Assoziation gehört auch noch die sehr verarmte Ausbildung auf dem Lärchkogel bei Trieben. Ihr fehlen aufgrund der Höhenlage (1600 m) fast alle wärmeliebenden Elemente.

Die Aufnahmen der Tab. 83 wurden an folgenden Orten erstellt: Nr. 1–7 Kirchkogel bei Traföb (n. Maurer 1966), Nr. 8 dto (n. Eggler 1954), Nr. 9–25 Gulsen bei Kraubath (eigene Aufnahmen, Eggler 1955, Braun-Blanquet 1961), Nr. 26, 27 Kienberg bei Bernstein (Eggler 1954), Nr. 28, 29 Lärchkogel bei Trieben, Nr. 30 Kleine Plischa bei Bernstein (Maurer 1966), Nr. 31–34 Gurhof-Graben bei Aggsbach (Kretschmer 1931).

Je einmal bis dreimal sind zusätzlich in den Aufnahmen der Tab. 83 enthalten: *Poa pratensis* ssp. *angustifolia* Nr. 7 (+), Nr. 14 (+); *Sedum sexangulare* Nr. 7 (1), Nr. 24 (+), Nr. 25 (+); *Sempervivum pittonii* Nr. 14 (+); *Polygala chamaebuxus* Nr. 2, 4 und 5 (+); *Cytisus hirsutus* Nr. 3 (+); *Festuca rupicola* Nr. 5 (+), Nr. 6 (+), Nr. 8 (2); *Euphrasia stricta* Nr. 2, 3 und 4 (+); *Polygonum alpinum* Nr. 2, 5 und 6 (+); *Bryum argenteum* Nr. 1, 2 und 3 (+); *Dicranum scoparium* Nr. 2, 4

[illegible]

und 6 (+); *Hylocomium splendens* Nr. 2, 4 und 6 (+); *Radula complanata* 1, 2 und 6 (+); *Cladonia arbuscula* Nr. 1 und 6 (+); *Thlaspi alpestre* ssp. *gaudianum* Nr. 7 und 14 (1, +); *Festuca arundinacea* Nr. 11, 14 und 16 (+); *Poa stiriaca* Nr. 15 und 18 (+); *Agrostis tenuis* Nr. 9 und 11 (+); *Cynus nigricans* Nr. 14 und 16 (+); *Polygala subamara* Nr. 9 (+), Nr. 26 (+), Nr. 27 (1); *Galium lucidum* Nr. 9 (+); *Verbascum chaixii* Nr. 14, 22 und 25 (+); *Cuscuta epithymum* Nr. 16, 22 und 23 (+); *Rhytidium rugosum* Nr. 22 und 23 (+); *Potentilla alba* Nr. 26 und 27 (+, 1); *Tunica saxifraga* Nr. 28 (1); Nr. 29 (+); *Stellaria bclostea* Nr. 31 (+) und 34 (+).

Für die ökologischen Verhältnisse dieser Assoziation gelten die gleichen Aussagen, die schon zu den anderen Festuceta cinereae gemacht wurden (vgl. Krapfenbauer 1967, 1969). Zur Resistenz gegenüber Schwermetallen wurden bisher nur Untersuchungen an *Armeria maritima* var. *elongata* und *Silene cucubalus* durchgeführt (vgl. Tab. 29 S. 26).

Alyssetum bertolonii ass. nova

Eine weitere, sich in den Rahmen der Halacsyetalia sendtneri einordnende Pflanzengesellschaft haben Messeri (1936) von den Serpentinböden des Monte Ferrato bei Prato (Florenz) und Pichi-Sermolli (1948) von den

kiesigen und grobskelettreichen Böden der Serpentinstöcke des oberen Tibertales von Sansepolcro bis Pieve S. Stefano beschrieben. Namensgebende Kennart ist der reichlich Nickel speichernde, italienisch-albanische Endemit *Alyssum bertolonii*, der vor allem auf den schwermetallreichsten Stellen durch die silbergrauen Blätter die Physiognomie der Assoziation bestimmt. Mit *Festuca cinerea* vermittelt die Gesellschaft zum Asplenio Festucion-Verband, doch enthält sie mit *Artemisia alba* auch ein Element des Potentillion visianii. Mit *Helichrysum italicum*, *Cerastium campanulatum*, *Plantago holosteum*, *Gastroidium ligidum*, *Reichardia picroides* u. a. sind bereits eine Reihe mediterraner Elemente mit z. T. hoher Steigkeit vertreten, die schon Übergänge zu den rein mediterranen Schwermetallpflanzengesellschaften anzeigen. Die Assoziation kommt in zwei Rassen vor, im oberen Tiber-tal mit dem Alyssum bertolonii plantagine-tosum holostei, das durch die Trennarten *Plantago holosteum* und *Juniperus oxycedrus* vom Alyssum bertolonii centaureetosum paniculatae vom Mte. Ferrato und von Impruneta mit den Trennarten *Centaurea paniculata* und *Euphorbia nicaeensis* unterschieden wird. Der maximale Schwermetallgehalt der letzteren Subassoziation liegt bei 0,26 % Ni und 0,56 % Cr (Minguzzi und Vergnano 1948).

Tab. 84: *Alysetum bertolonii* ass. nova

a = Subass. von *Plantago holosteum* (Pichi-Sermolli 1948)

b = Subass. von *Centaurea paniculata* (Messeri 1936)

	a	b
Zahl der Aufnahmen	13	5
<i>Assoziations-Kennart:</i>		
<i>Alyssum bertolonii</i>	V	V
<i>Trennarten der Subass. von Plantago holosteum:</i>		
<i>Plantago holosteum</i>	V	.
<i>Juniperus oxycedrus</i>	IV	.
<i>Trennarten der Subass. von Centaurea paniculata:</i>		
<i>Centaurea paniculata</i>	.	V
<i>Euphorbia nicaeensis</i>	.	III
<i>Verbands-Kennart (Asplenio-Festucion):</i>		
<i>Festuca cinerea</i>	V	V
<i>Ordnungs-Kennarten (Halacsyetalia):</i>		
<i>Asplenium adiantum nigrum</i> ssp. <i>serpentini</i>	II	I
<i>Stachys recta</i>	III	I
<i>Notholaena marantae</i>	II	I
<i>Klassen-Kennart: (Violetea calaminariae):</i>		
<i>Silene cucubalus</i>	II	I
<i>Begleiter:</i>		
<i>Helichrysum italicum</i>	V	V
<i>Thymus striatus</i>	V	IV
<i>Galium lucidum</i>	V	III
<i>Genista januensis</i>	V	II
<i>Stipa pulcherrima</i> ssp. <i>mediterranea</i>	V	I
<i>Bromus erectus</i>	V	I
<i>Hieracium piloselloides</i>	IV	IV
<i>Sanguisorba minor</i>	IV	III
<i>Trinia glauca</i>	IV	II
<i>Centaurea jacea</i>	IV	I
<i>Picris hieracioides</i>	IV	I
<i>Cerastium semidecandrum</i>	.	IV
<i>Dianthus virgineus</i>	III	IV
<i>Aira capillaris</i>	III	III
<i>Minuartia laricifolia</i>	III	III
<i>Reichardia picroides</i>	III	III
<i>Sedum rupestre</i>	III	II
<i>Carlina corymbosa</i>	III	II
<i>Silene paradoxa</i>	III	II
<i>Artemisia alba</i>	III	I
<i>Echium vulgare</i>	III	I

	a	b
Zahl der Aufnahmen	13	5
<i>Cerastium campanulatum</i>	III	I
<i>Carex caryophylla</i>	III	I
<i>Herniaria glabra</i>	I	III
<i>Lactuca viminea</i>	III	.
<i>Stachys hyssopifolia</i>	III	.
<i>Hippocrepis comosa</i>	III	.
<i>Knautia illyrica</i>	III	.
<i>Ceterach officinarum</i>	II	II
<i>Armeria denticulata</i>	II	III
<i>Linum trigynum</i>	II	I
<i>Dactylis glomerata</i>	II	I
<i>Dorycnium hirsutum</i>	II	.
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	II	.
<i>Gastridium lendigerum</i>	II	.
<i>Cuscuta epithymum</i>	II	.
<i>Rubus ulmifolius</i>	II	.
<i>Prunella laciniata</i>	II	.
<i>Allium sphaerocephalon</i>	II	.
<i>Danthonia calycina</i>	II	.
<i>Carex humilis</i>	II	.
<i>Anthericum liliago</i>	II	.
<i>Hieracium pilosella</i>	.	II
<i>Crepis setosa</i>	.	II
<i>Allium vineale</i>	.	II
<i>Jasione montana</i>	.	II
<i>Cistus salviacifolius</i>	.	II
<i>Inula viscosa</i>	I	I
<i>Vincetoxicum officinale</i>	I	I
<i>Euphorbia exigua</i>	I	II
<i>Filago germanica</i>	I	I
<i>Convolvulus cantabrica</i>	I	I
<i>Potentilla recta</i>	I	I
<i>Anthyllis vulneraria</i>	I	I

In den Aufnahmen der Tab. 84 sind in der Subassoziation von *Plantago holosteum* noch mit Stetigkeit I und geringem Deckungsgrad vertreten: *Linaria purpurea*, *Quercus pubescens*, *Spartium junceum*, *Fumana procumbens*, *Brachypodium pinnatum*, *Daucus carota*, *Carduus nutans*, *Carlina vulgaris*, *Asplenium trichomanes*, *Linum tenuifolium*, *Sedum dasyphyllum* und *S. album*, *Poa bulbosa*, *Brachypodium distachyum*, *Anagallis arvensis*, *Fraxinus ornus*, *Cynosurus echinatus*, *Agrostis tenuis*, *Melica ciliata*, *Euphorbia cyparissias*, *Hypericum perforatum* und *Erica scoparia*; in der Subass. von *Centaurea paniculata* noch *Pinus pinaster*, *Vulpia ligustica*, *Trifolium campestre*, *Brixa maxima*.

Ökophysiologische Untersuchungen an einigen Arten der Assoziation wurden von Pichi-Sermolli (1948), Minguzzi und Vergnano (1948, 1953), Lisanti (1952) und Vergnano (1958a, b; 1967) durchgeführt.

Polygonion albanicae Ritter-Studnicka 1970

Die Pflanzengesellschaften über Serpentin in Zentralbosnien wurden von Ritter-Studnicka (1970) zum Verband Polygonion albanicae zusammengefaßt. Kennarten sind die namengebende, in Albanien und Bosnien endemische Art *Polygonum albanicum*, eine Kleinart von *Polygonum aviculare*, und *Sesleria latifolia* var. *serpentinica*, Trennart gegenüber den anderen Verbänden: *Scabiosa leucophylla*. In der oben zitierten Arbeit sind zwar weitere Kenn- und Trennarten angeführt, die aber einer kritischen Prüfung nicht standhalten: *Gypsophila spergulifolia*, *Euphorbia montenegrina*, *Dorycnium germanicum* und *Centaurea micranthos* kennzeichnen die Ordnung der Halacsyetalia, *Festuca rupicola* und *Thymus jankae* sind als Begleiter in vielen Assoziationen des anderen Verbandes vorhanden.

Silenetum willdenowii serpentinae Ritter-Studnicka 1970

Auf grobschuttreichen Serpentinhängen dominiert ebenso wie auf den übrigen schwermetallreichen Schutthalden in Europa (vgl. Ernst 1965) *Silene cucubalus*. Bei der von Ritter-Studnicka (1956, 1968, 1970) als *Silene willdenowii* var. *serpentinii* bestimmten Art handelt es sich nicht um eine typische Serpentinomorphose, sondern um die typische Wuchsform von *Silene cucubalus* auf einem sehr steinigen und beweglichen Substrat. Dieser Habitus kann bei der Art auch experimentell leicht erzeugt werden. Neu für die Serpentin-Skelettböden in Zentralbosnien ist die Vergesellschaftung mit *Scrophularia tristis*, *Alysum murale*, *Stachys recta* ssp. *baldacci* und *Silene armeria*. Der Assoziation fehlen alle Kennarten des Polygonion albanicae (Tab. 85).

Halacsyo-Seselietum rigidae Ritter-Studnicka 1970

Auf grobskelettigen, aber festliegenden Serpentin-Rohböden gedeiht eine Pflanzengesellschaft, die durch das massenhafte Vorkommen von *Halacsya sendtneri*, *Notholaena marantae*, *Silene armeria* und die als Assozia-

tions-Kennarten gewerteten *Seseli rigidum* und *Sesleria latifolia* gekennzeichnet ist. Krause und Ludwig (1956) haben diese Gesellschaft aus dem Gostović-Gebiet (Bosnien) als *Carex humilis*-*Halacsya sendtneri*-Ass. beschrieben (Abb. 38). Ritter-Studnicka (1970) hat diese Assoziation anhand des umfangreichen Aufnahmenmaterials als Halacsyo-Seselietum rigidae gefaßt. Neben der typischen Ausbildung (Tab. 85) soll eine Variante mit dominierendem Pelzfarn (*Notholaena marantae*) und eine Subassoziation von *Pinus nigra* vorkommen, die aber nicht mit Aufnahmen belegt sind. Der Deckungsgrad der thermophilen Gesellschaft beträgt nur 10–30 %, doch scheint die Assoziation aufgrund der von Ritter-Studnicka (1970) mitgeteilten Artmächtigkeit für einzelne Arten (*Halacsya sendtneri* 4, *Sesleria latifolia* 4, *Seseli rigidum* 3 usw.) auch fast geschlossene Bestände zu bilden.

Dorycnio-Scabiosetum leucophyllae Ritter-Studnicka 1970

Auf den stärker verwitterten Serpentinböden fehlen die xero- und thermophilsten Elemente (*Halacsya sendtneri*, *Seseli rigidum*, *Sesleria latifolia* und *Silene staticifolia*) fast völlig. Dafür treten mesophile Arten wie *Brachypodium pinnatum*, *Veronica spicata*, *Potentilla tommasiana* u. a. mit geringer Stetigkeit und Artmächtigkeit zu den Arten der vorhergehenden Assoziation hinzu. Infolge der häufigen Beweidung dieser Pflanzenbestände hat sich eine Weidefazies mit *Thymus jankae*, *Festuca rupicola* und *Bromus erectus* ssp. *pannonicus* ausgebildet, in der alle anderen Arten mehr oder weniger häufig verdrängt werden. Diese Ausbildungsform der Assoziation wurde von Krause und Ludwig (1956) als *Bromus erectus*-*Euphorbia montenegrina*-Rasen und von Ritter-Studnicka (1963) als *Thymus jankae*-*Festuca sulcata*-Ass. beschrieben. Dabei stellt die von Krause und Ludwig (1956) aufgenommene Felsflur ein pflanzensoziologisches Bindeglied zwischen dem Halacsyo-Seselietum und dem Dorycnio-Scabiosetum leucophyllae dar. Der Deckungsgrad der Assoziation beträgt 10–60 %. Einige ökologische Daten finden sich bei Krause und Ludwig (1957), die die Nährstoffarmut, das ungünstige Calcium-Magnesium-Verhältnis und den hohen Anteil leicht löslichen Kobalts

Tab. 85: Die Pflanzengesellschaften des Polygonion albanicae

A = *Silenetum willdenowii* serpentinae Ritter-Studnicka 1970
 B = *Halacsyo* – *Seseli*tum rigidae Ritter-Studnicka 1970
 C = *Carex humilis* – *Halacsya sendtneri* – Ass. Krause & Ludwig 1956
 D = *Dorycnio* – *Scabiosetum leucophyllae* Ritter-Studnicka 1970
 E = *Bromus erectus* – *Euphorbia montenegrina* – Ass. Krause & Ludwig 1956

Assoziation:	A	B	C	D	E
Zahl der Aufnahmen:	11	22	6	20	5
<i>Kennarten des Silenetum willdenowii:</i>					
<i>Silene cucubalus</i>	V	I	.	.	I
<i>Scrophularia tristis</i>	III
<i>Anchusa barbelieri</i>	II
<i>Isatis tinctoria</i>	II
<i>Cardamine glauca</i>	II
<i>Laserpitium siler</i>	II
<i>Alyssum markgrafii</i>	I
<i>Kennarten des Halacsyo – Seseli</i> tum:					
<i>Seseli rigidum</i>	.	IV	II	.	.
<i>Sesleria latifolia</i>	.	III	IV	.	I
<i>Silene staticifolia</i>	.	III	.	.	.
<i>Kennarten des Dorycnio-Scabiosetum:</i>					
<i>Scabiosa leucophylla</i>	.	.	III	IV	II
<i>Silene paradoxa</i>	.	.	I	II	I
<i>Verbands-Kennart (Polygonion albanicae):</i>					
<i>Polygonum albanicum</i>	.	I	.	III	.
<i>Ordnungs-Kennarten (Halacsyetalia):</i>					
<i>Halacsya sendtneri</i>	.	V	V	.	.
<i>Centaurea micranthos</i>	.	III	III	III	III
<i>Asplenium adiantum nigrum serpentinum</i>	.	III	I	III	I
<i>Notholaena marantae</i>	II	IV	.	II	.
<i>Stachys recta</i> ssp. baldacci	IV	III	V	IV	III
<i>Alyssum murale</i>	IV	III	II	IV	II
<i>Bromus erectus</i> ssp. pannonicus	I	III	V	III	V
<i>Dorycnium germanicum</i>	.	II	I	V	II
<i>Medicago prostrata</i>	I	II	.	II	.
<i>Euphorbia montenegrina</i>	.	I	V	II	IV
<i>Sedum hispanicum</i>	.	I	II	II	III
<i>Gypsophila spargulifolia</i>	.	II	.	III	.
<i>Dianthus croaticus</i>	.	I	II	III	II
<i>Sedum ochroleucum</i>	I	II	.	.	.
<i>Klassenkennart (Violetea):</i>					
<i>Minuartia verna</i>	.	III	I	IV	I
<i>Begleiter:</i>					
<i>Galium purpureum</i>	III	IV	III	II	I
<i>Teucrium montanum</i>	II	III	III	V	I
<i>Thymus jankae</i>	.	III	IV	IV	IV
<i>Hieracium pavichii</i> ssp. fussianum	.	III	I	II	IV
<i>Lotus corniculatus</i>	.	II	II	III	II
<i>Potentilla australis</i> var. malyana	.	II	V	II	IV
<i>Galium lucidum</i>	.	I	IV	II	V
<i>Thlaspi avalanum</i>	.	I	I	II	I
<i>Rumex acetosella</i>	.	I	.	III	I
<i>Tunica saxifraga</i>	.	II	I	III	.
<i>Campanula lingulata</i>	.	II	.	I	I

Assoziation:	A	B	C	D	E
Zahl der Aufnahmen:	11	22	6	20	5
<i>Asperula cynanchica</i>	.	I	I	III	.
<i>Calamintha alpina</i> ssp. <i>hungarica</i>	II	I	.	III	.
<i>Polygala supina</i>	.	I	III	.	I
<i>Iris bosniaca</i>	.	I	III	.	I
<i>Arenaria leptoclados</i>	II	.	.	II	.
<i>Fraxinus ornus</i> Strauch, Keimling	II	I	V	II	II
<i>Silene armeria</i>	III	III	.	.	.
<i>Satureja thymifolia</i>	III	II	.	.	.
<i>Cotinus coggygria</i>	III	I	.	.	.
<i>Cerasus mahaleb</i>	II	I	I	.	I
<i>Melica ciliata</i>	II	II	.	.	.
<i>Vincetoxicum officinale</i>	II	.	I	.	.
<i>Genista januensis</i>	.	IV	III	II	II
<i>Thesium linophyllum</i>	.	II	.	II	.
<i>Festuca vallesiaca</i>	.	II	.	I	.
<i>Anthericum ramosum</i>	.	II	.	I	.
<i>Poa molinieri</i>	.	II	.	III	.
<i>Leontodon crispus</i> ssp. <i>asper</i>	.	II	.	.	I
<i>Ceterach officinarum</i>	.	I	I	.	.
<i>Carex humilis</i>	.	I	V	.	.
<i>Allium ochroleucum</i>	.	.	V	.	I
<i>Vicia cracca</i>	.	.	V	.	IV
<i>Centaurea triumfetti</i>	.	.	IV	.	II
<i>Polygonatum odoratum</i>	.	.	V	.	II
<i>Brachypodium pinnatum</i>	.	.	I	II	I
<i>Peucedanum oreosilinum</i>	.	.	III	II	III
<i>Hypericum barbatum</i>	.	.	.	II	II
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	.	.	.	I	I
<i>Pinus nigra</i>	.	.	III	.	II
<i>Genista pedunculata</i>	.	.	III	.	II
<i>Genista tinctoria</i>	.	.	III	.	II
<i>Rhamnus frangula</i>	.	.	II	.	II
<i>Cytisus austriacus</i> var. <i>maezius</i>	.	.	II	.	II
<i>Aristolochia pallida</i>	.	.	II	.	I
<i>Stachys officinalis</i>	.	.	II	.	II
<i>Erythronium dens-canis</i>	.	.	II	.	II
<i>Anemone nemorosa</i>	.	.	II	.	I
<i>Dianthus sylvestris</i>	.	III	.	.	.
<i>Festuca rupicola</i>	.	III	.	IV	.
<i>Veronica spicata</i>	.	.	III	.	.
<i>Verbascum chaixii</i> var. <i>austriacum</i>	.	.	.	III	III
<i>Koeleria macrantha</i>	.	.	.	II	.
<i>Potentilla tommasiana</i>	.	.	.	II	.
<i>Trifolium arvense</i>	.	.	.	II	.
<i>Pteridium aquilinum</i>	.	.	.	II	.
<i>Lactuca saligna</i>	.	.	.	II	.
<i>Grimmia apocarpa</i>	.	II	.	.	.
<i>Centaurea stenolepis</i>	.	.	.	II	.
<i>Koeleria splendens</i>	.	.	.	II	.
<i>Viola riviniana</i>	.	.	.	II	.
<i>Thymus pulegioides</i>	.	.	.	II	.
<i>Vicia galloprovincialis</i>	.	.	.	II	.
sowie einige Arten mit Stetigkeit I					



Abb. 38: *Halacsya sendtneri* auf Serpentin im Gostovič-Gebiet. Aufnahme von Dr. Krause

aufzeigen, und bei Ritter-Studnicka (1963), die die Daten noch durch Analysen des Nickel- und Chromgehaltes ergänzt. Erste ökologische Untersuchungen an Pflanzen wurden zum Ca/Mg-Gehalt und zum Säurehaushalt von Ritter-Studnicka (1972, 1973) publiziert.

Die Flechten, die die Steine zwischen den oben beschriebenen Pflanzengesellschaften besiedeln, haben Krause und Klement (1958) als *Aspicilietum ochraceae* gesondert gefaßt; ich halte eine Einbeziehung in die Assoziation der Phanerogamen für sinnvoller.

Potentillion visianii Ritter-Studnicka 1970

Die Pflanzengesellschaften auf den schwermetallreichen Serpentin und den übrigen schwermetallreichen Böden in Ostbosnien, Serbien, Albanien und Mazedonien gehören alle zu dem von Ritter-Studnicka (1970) aus Ostbosnien beschrieben und nach dem Paläoendemiten *Potentilla visiani* benannten Verband *Potentillion visianii*. Weitere Verbands-Kennarten sind die Cistacee *Fumana bonapartei*, die Rutacee *Haplophyllum boissieria-*

num sowie Schwermetallökotypen von *Euphorbia glabriflora*, *Linaria concolor*, *Stachys scardica* und *Verbascum bosnense*, zu denen sich die Trennarten des Verbandes *Cerastium lanigerum* ssp. *dollineri*, *Artemisia alba* ssp. *lobelii* und *Astragalus onobrychis* gesellen.

Linarietum concoloris Ritter-Studnicka 1970

Die Pflanzendecke der beweglichen Serpentin-Schutthalden, besonders in Süd-Exposition ist in Ostbosnien und Serbien durch die Scrophulariaceen *Linaria concolor* und *Scrophularia tristis*, die Crucifere *Isatis tinctoria* und die Umbellifere *Bupleurum karglii* charakterisiert. Auch die Ordnungskennart *Cardamine glauca* erreicht in diesen Beständen die höchste Stetigkeit, bevorzugt aber mehr feinkiesige Schuttfuren. Daneben haben nur noch die thermophile *Notholaena marantae*, *Euphorbia glabriflora* und *Alyssum murale* gute Entfaltungsmöglichkeiten. Alle übrigen Arten treten nur gelegentlich auf.

Die Aufnahmen der Tab. 86 stammen von folgenden Orten: Nr. 1 Drinsko, Nr. 2 Ba-

Tab. 86: Linarietum concoloris Ritter-Studnicka 1970

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Höhe über NN (m)	320	320	490	400	400	450	490	480	350
Exposition	S	S	S	SE	S	SE	SW	S	S
Neigung (°)	15	20	35	20	25	20	20	25	20
Deckungsgrad (%)	20	25	25	10	20	25	25	10	40
Aufnahmefläche (m²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Assoziations-Kennarten:</i>									
<i>Linaria concolor</i>	1	+	1	1	2	1	2	+	2
<i>Scrophularia tristis</i>	1	.	1	2	1	1	1	1	1
<i>Cardamine glauca</i>	.	.	1	.	.	1	1	1	1
<i>Isatis tinctoria</i>	.	.	1	.	.	2	.	.	2
<i>Bupleurum karglii</i>	+	.	1
<i>Verbands-Kenn- u. Trennarten</i> (<i>Potentillion</i>):									
<i>Euphorbia glabriflora</i>	2	2	.	1	2	.	2	.	3
<i>Artemisia alba</i> ssp. <i>lobellii</i>	.	.	.	1	1	.	.	.	2
<i>Kennarten der Ordnung</i> (<i>Halacsyetalia</i>):									
<i>Alyssum murale</i>	1	1	1	2	.	1	.	1	.
<i>Notholaena marantae</i>	.	.	.	1	1	1	1	.	.
<i>Sedum ochroleucum</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	1
<i>Sedum hispanicum</i>	.	+	.	.	+	.	.	.	+
<i>Stachys recta</i> ssp. <i>baldacci</i>	.	1	1	1	1	1	.	.	1
<i>Kennart der Klasse (Violetea):</i>									
<i>Minuartia verna</i>	+	.	+	.	.	+	.	.	+
<i>Begleiter:</i>									
<i>Bromus squarrosus</i>	+	.	+	1	+	+	+	.	+
<i>Teucrium montanum</i>	+	.	.	+	+	1	.	.	+
<i>Galium lucidum</i>	.	1	.	1	.	.	1	.	.
<i>Satureja thymifolia</i>	+	1	+	1	.	.	1	1	.
<i>Rumex acetosella</i>	.	+	.	.	+	+	.	.	.
<i>Tunica saxifraga</i>	.	1	.	1	.	2	.	.	.
<i>Melica ciliata</i>	.	1	1	+
<i>Calamintha hungarica</i>	.	.	.	1	.	.	.	1	2
<i>Galium purpureum</i>	.	.	.	1	1	2	.	.	.
<i>Lappula myosotis</i>	.	+	.	.	+	.	1	.	+
<i>Polygala supina</i>	.	.	+	+	.

rimo, Nr. 3 Gojava, Nr. 4 Stražište, Nr. 5 Bos. Jagodina, Nr. 6 Zlostup, Nr. 7, 8 Varda, Nr. 9 Marić Luka.

Je einmal ist vertreten: Nr. 2 *Scabiosa silaifolia* (+); Nr. 3 *Silene paradoxa* (+), *Cytisus nigricans* (+); Nr. 4 *Lactuca saligna* (+); Nr. 6 *Hieracium pavichii* ssp. *fussianum* (+); Nr. 9 *Astragalus onobrychis* (1).

Euphorbio-Fumanetum bonapartei Ritter-Studnicka 1970 p. p.

Auf den ruhenden Serpentinböden gedeiht in Ostbosnien, Serbien und Albanien eine

Pflanzengesellschaft mit *Fumana bonapartei* und *Euphorbia glabriflora* als dominierende Arten. Diese Assoziation wurde erstmals aus Serbien von Pavlović (1955) als *Halacsya sendtneri*-*Potentilla mollis*-Gesellschaft beschrieben. Doch sind diese beiden Arten wegen ihrer geringen Stetigkeit im Gesamtareal der Assoziation nicht als Charakterarten geeignet. Von Ritter-Studnicka wurden ähnliche Pflanzenbestände in Ostbosnien als *Thymus moesiacus*-*Festuca stricta*-Ass. (1963) bzw. später (1970) als Erysimo-Semperviretum heuffelii und Euphorbio-Fumanetum bonapartei ge-

Tab. 87: Euphorbio – Fumanetum bonapartei Ritter-Studnicka 1970 p.p.

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25		
Höhe über NN (m)	1200	1100	1250	530	400	750	1000	.	.	480	520	750	800	950	1050	1000	900	650	480	900	950	1200	1100	1050	1000		
Exposition	W	W	SW	W	SW	SW	S	.	.	SW	SE	S	SW	S	SE	SE	SE	S	SW	SE	E	SE	E	S	S		
Neigung (°)	20	30	25	25	30	25	20	.	20	20	30	30	20	15	20	15	15	15	20	35	25	35	20	15	15		
Deckungsgrad (%)	40	50	40	50	40	40	50	.	70	50	60	40	50	40	50	70	50	60	70	60	50	50	40	40	40		
Aufnahmefläche (m²)	100	100	100	100	100	100	100	.	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	25	50	100	35	50	60	60		
<i>Assoziations-Kennarten:</i>																											
Fumana bonapartei	+	1	1	3	3	1	1	1	1	1	.	.	1	+	+	1	+	+	.	.	+	+	1	1	1	+	
Euphorbia glabriflora	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1	3	3	2	2	2	2	.	.	2	1	1	.	1	.	1	.	
<i>Trennarten der Weidfazies von Teucrium:</i>																											
Teucrium montanum	+	.	.	1	3	1	2	1	1	1	1	1	2	.	+	.	1	
Thymus moesiacus	+	+	.	.	1	3	1	2	2	.	.	1	3	
Trifolium arvense	.	.	.	+	+	1	+	.	.	+	.	+	
<i>Trennarten der Subass. von Erysimum:</i>																											
Erysimum linariifolium	1	1	1	2	1	1	2	1	
Sempervivum heuffelii	2	2	1	1	1	1	1	2	1	1	
Potentilla rupestris var. mollis	2	2	2	2	2	2	2	
Arneria canescens	1	1	1	1	2	2	2	
Satureja thymifolia	+	.	.	1	.	1	1	1	1	1	1	
Campanula rotundifolia	+	.	.	.	1	2	1	1	1	1	1	
<i>Kennarten des Verbandes (Potentillium):</i>																											
Potentilla visianii	.	+	+	1	2	1	.	.	.	+	.	.	.	1	2	2	.	.	1	1	2	
Scorzonera austriaca	.	+	.	1	1	2	.	.	1	1	1	1	1	1	.	2	.	.	
Linaria concolor	1	.	1	.	1	1	.	.	.	+	1	.	.	
Stachys scardica	+	+	1	1	1	.	2	
Verbascum bosnense	.	+	+	1	2	1	1	+	
Haplophyllum boissertianum	+	1	+	
<i>Trennarten des Verbandes (Potentillium):</i>																											
Artemisia alba ssp. lobelii	.	.	1	.	.	1	1	1	1	1	.	1	3	.	.	2	2	
Astragalus onobrychis	.	1	.	1	1	1	.	.	2	.	.	3	1	1	1	1	1	.	+	1	.	1	2	.	.	.	
Cerastium lanigerum	1	.	.	1	1	2	1	1	1	1	2	.	.	.	1	.	.	
<i>Ordnungs-Kennarten (Halacystetalia):</i>																											
Stachys recta ssp. baldacci	+	+	+	1	+	+	1	1	1	+	+	1	1	1	+	+	1	+	+	+	.	1	
Medicago prostrata	1	1	1	1	1	1	.	.	2	1	.	1	1	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Notholaena maritima	.	+	1	1	1	1	1	1	.	.	1	.	.	3	2	.	1	.	1	1	1	2	1	1	1	1	
Alyssum murale	1	1	1	.	1	1	.	+	2	.	.	1	1	.	.	1	1	.	1	1	1	1	1	2	1	1	
Sedum rupestre ssp. ochroleucum	1	1	1	+	.	1	.	.	1	.	1	2	1	.	+	.	+	
Halacysta sendtneri	+	.	.	3	3	3	3	3	1	+	
Asplenium adiantum nigrum ssp. serpentinum	1	+	1	.	.	.	1	1	+	1	
Bromus erectus ssp. pannonicus	.	+	+	.	1	1	.	.	1	+	

kennzeichnet. Doch zeigte eine genaue Analyse dieser Bestände, daß sie alle zum Euphorbio-Fumanetum bonapartei zusammengefaßt werden können. Neben einer typischen Ausbildung auf etwas tiefer verwittertem Boden, der bis zu 2500 mg Ni und 3000 mg Cr/kg enthält, ist auf sehr flachgründigen, felsigen Partien, die vom Vieh verschont werden, eine Standortsform mit *Erysimum linariifolium*, *Sempervivum heuffelii*, *Armeria canescens* und *Satureja thymifolia* als Trennarten ausgebildet (das Erysimo-Semperviretum v. Ritter-Studnicka 1970) (Tab. 87, Nr. 19–25). Bei Beweidung werden die Kennarten der Assoziation ebenso wie die Kennarten der Subassoziation geschwächt, und es entwickelt sich eine Weidefazies mit *Teucrium montanum*, *Thymus moesiacus*, *Trifolium arvense* und *Bromus squarrosus* (Tab. 87, Nr. 10–18). Bei sehr starker Beweidung schrumpft das Arteninventar auf *Teucrium montanum*, *Bromus squarrosus* und *Alyssum murale* zusammen, die den Boden nur noch spärlich bedecken und einer forcierten Erosion preisgeben. Die Vegetation der schwermetallreichen Serpentine in Albanien gehört wahrscheinlich auch zum Euphorbio-Fumanetum bonapartei, soweit es sich aus den Florenlisten vom Bardanjolt bei Skodra (Janchen 1920), vom Prokletije-Gebirge bzw. aus allen Landesteilen Albaniens (Markgraf 1932) erschließen läßt.

Die Aufnahmen der Tab. 87 wurden an folgenden Orten gemacht: Nr. 1 Tornik/Zlatibor, Nr. 2 Visoca Glavica/Tara, Nr. 3 Brijač/Murtenica, Nr. 4 und 5 Gojava/Rudo, Nr. 6, 14–17, 20, 21, 23–25 Varda-Massiv bei Rudo, Nr. 7 Goleč/Ozren bei Sjenica, Nr. 12 Štrbac/Uvac, Nr. 13 Kneginja/Uvac, Nr. 8 Crni Rzav/Zlatibor, Nr. 9 Rogozna (Nr. 7 bis 9 n. Pavlović 1955, 1962), Nr. 10 und 19 Bos. Jagodnja/Višegrad, Nr. 11 Vardište/Višegrad, Nr. 18 Zlostup/Mioče, Nr. 22 Dučulova Varda/Rudo.

Außerdem sind in den Aufnahmen der Tab. 87 folgende Arten je zwei- bis dreimal vertreten: *Berteroa incana* Nr. 5 (+), Nr. 17 (+), Nr. 18 (1); *Lychnis coronaria* Nr. 4–6 (1); *Campanula lingulata* Nr. 4, 6, 7 (+); *Herniaria incana* Nr. 4, 17, 18 (+); *Rhacomitrium canescens* Nr. 4 (3), Nr. 5, 6 (1); *Linum tenuitolum* Nr. 4, 8 und 12 (+); *Grimmia commufata* Nr. 4–6 (+); *Potentilla tommasiana* Nr. 4, 10 (1); *Minuartia bosniaca* Nr. 6, 14, 17 (+); *Leontodon crispus* ssp. *asper* Nr. 3, 4 und 6 (1);

Silene paradoxa Nr. 7 (+), 8, 9 (1); *Cytisus diffusus* Nr. 7 (+), 8 (2), 9 (1); *Silene armeria* Nr. 7 (+), 8 (2); *Aethionema graeca* Nr. 7, 8 (+); *Calamagrostis argentea* Nr. 7 (+), 8 (1); darüber hinaus je einmal 19 diverse Arten.

Bodenkundliche Untersuchungen der Standorte dieser Assoziation wurden vor allem von Ritter-Studnicka (1963) durchgeführt und ergaben keine Unterschiede zu den Standortverhältnissen der bisher behandelten Assoziationen.

Brometum fibrosi Pavlović 1962

Im südlichen Verbreitungsgebiet des Potentillion visianii wird unter dem stärkeren Einfluß des mediterranen Klimas die vorhergehende Assoziation durch das Brometum fibrosi (Pavlović 1962) ersetzt; Kennarten sind der karpatisch-transilvanische *Bromus fibrosus* und der serbisch-albanische Endemit *Eryngium serbicum*. Außer auf nickel- und chromreichen Serpentine der Ibar-Massive (Troglav, Stolovi, Golija, Rogozna und Kopaonik) ist die Gesellschaft auch auf den blei- und nickelreichen Böden des Kopaonik anzutreffen, wo sie sehr artenarm ist.

Die Aufnahmen der Tab. 88 wurden an folgenden Lokalitäten gemacht: Nr. 1 Dobrih Strana/Stolovi, Nr. 2 Gornja Kamenica/Rogozna (Nr. 1 und 2 n. Pavlović 1962), Nr. 3 Vilje Kolo/Golija, Nr. 4 Borje/Troglav, Nr. 5 Trnava/Zimovnik, Nr. 6 Srbovac/Kopaonik. Folgende Arten sind nur einmal gefunden worden: Nr. 1 *Andropogon gryllus* (1), *Galium pumilum* (1), *Tragopogon orientalis* (1); Nr. 2 *Tulipa scardica* (2), *Poa concinna* (2), *Hippocrepis comosa* (1).

Die Schwermetallgehalte des Bodens der Aufnahme-Nr. 6 sind 1000 mg Pb, 340 mg Zn und 95 mg Cr.

Minuartia verna-*Alyssum repens*-Ass. Krause 1960

Über den manganreichen Böden von Drama werden die sonst weit verbreiteten *Chrysopogon*-Rasen von einer Schwermetallvegetation mit dominierender *Minuartia verna*, *Alyssum repens* und *Alyssum spec.* verdrängt (Krause 1960). Zu diesen Arten gesellt sich z. T. noch *Thymus pseudo-atticus*. Diese Vorkommen, deren Ökologie noch völlig unerforscht ist, liegen noch an der Südgrenze des laubabwerfenden Carpinetum orientalis, d. h. im euro-westsibirischen Florengebiet.

Tab. 88: Brometum fibrosi Pavlović 1962

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6
Höhe über NN (m)	600	700	930	900	800	700
Exposition	SW	—	S		SE	SW
Neigung (°)					15	25
Deckungsgrad (%)			40	30	45	25
Aufnahmefläche (m ²)			100	100	100	100
<i>Assoziations-Kennarten:</i>						
Bromus fibrosus	3	2	2	3	2	1
Eryngium serbicum	2	2	.	+	1	+
<i>Kenn- u. Trennarten des Verbandes:</i>						
Potentilla visiani	1	.	+	+	+	.
Stachys scardica	1	1	1	1	1	+
Euphorbia glabriflora	2	+	+	+	+	.
Artemisia alba ssp. lobelii	+	+	+	+	+	+
<i>Ordnungs-Kennarten (Halacsyetalia):</i>						
Stachys recta ssp. baldacci	+	2	+	+	1	+
Halacsysa sendtneri	.	+	.	+	.	.
Alyssum murale	.	.	+	.	+	2
Bromus erectus ssp. pannonicus	1	1	1	1	1	+
Asplenium adiantum nigrum ssp. serpentini	+	.	+	.	.	.
<i>Klassen-Kennart (Violetea):</i>						
Minuartia verna	.	.	+	+	+	1
<i>Begleiter:</i>						
Thymus jankae	2	1	+	1	1	1
Teucrium montanum	2	2	1	+	+	+
Festuca valesiaca	2	2	1	1	2	+
Veronica jacquini	1	1	+	+	.	.
Scabiosa columbaria	+	+	+	+	1	+
Potentilla hirta	+	+	+	.	+	.
Silene paradoxa	2	.	+	1	+	.
Hieracium pavichii ssp. fussianum	+	.	+	+	+	.
Campanula lingulata	+	.	+	1	+	.
Scleranthus perennis	+	.	+	+	+	1
Sanguisorba minor ssp. muricata	1	.	1	1	1	.
Centaurea micranthos	1	.	+	1	.	.
Verbascum lychnitis	+	+	+	+	.	.
Genista janauensis	.	1	2	2	+	.
Dianthus carthusianorum	.	+	+	+	+	.
Leontodon crispus ssp. asper	.	+	.	+	+	.
Hieracium bauhini	+	+	+	.	.	.
Galium lucidum	.	.	1	1	+	.
Scorzonera austriaca	+	+	.	.	+	.
Linum hologynum	+	1	.	.	+	.
Polygala supina	1	1	.	.	+	.
Vincetoxicum officinale	+	+	+	.	+	+
Koeleria macrantha	2	.	1	+	.	.
Echium rubrum	+	.	+	.	+	.
Plantago argentea	.	1	+	.	+	.
Dorycnium herbaceum	.	2	.	.	+	.
Thesium linophyllum	+	.	+	+	.	.
Polygala maior	+	.	+	+	.	.
Peucedanum officinale	1	1
Dianthus baldacci	1	.	+	.	.	.
Arenaria serpyllifolia	+	.	.	.	+	.

2. Schwermetallvegetation des west- und zentralasiatischen Florengebietes

Über die Vegetation der schwermetallreichen Böden der UdSSR sind nur spärliche Informationen zugänglich, die ausschließlich auf biogeochemische Untersuchungen zurückgehen und einen Anschluß der Pflanzenbestände an die Klasse der *Violetea calamariae* unwahrscheinlich machen. Die meisten Schwermetallböden werden durch üppige Exemplare der Nickel und Kupfer akkumulierenden Indikatorpflanze *Gypsophila patrinii* gekennzeichnet, während die anderen Arten regional wechseln. Das vorliegende Material berechtigt nicht zur Aufstellung von Assoziationen oder höheren syntaxonomischen Einheiten.

Aus dem Südrural zwischen Orsk und Aktjubinsk (400–500 m über NN) wird über eine Pflanzengesellschaft mit *Gypsophila patrinii*, dem Endemiten *Matthiola fragrans*, *Silene suffrutescens*, *Anabasis cretica*, *Berteroa spathulata* und *Alyssum tortuosum* berichtet, die auf nickelreichem Boden (3500 mg Ni/kg) die transurale Steppenvegetation mit *Festuca rupicola*, *Stipa capillata* und *Stipa lessingiana* ersetzt (Maljuga 1954). In einer Übergangszone mit geringerer Nickelkonzentration gedeihen außerdem noch meist abnorme und chlorotische Formen von *Pulsatilla patens*, *Avena desertorum* und *Linum catharticum* (Storezheva 1954).

Von einer weiteren typischen Schwermetallpflanzengesellschaft mit *Gypsophila patrinii*, *Iris ruthenica*, *Sedum hybridum* und *Festuca rupicola* hat Nesvetailova (1955) aus dem Rudnyi Altai berichtet.

Flerova und Flerov (1964) beschreiben eine Gesellschaft mit *Gypsophila*, *Rumex acetosa*, *Centaurea montana* und *Astragalus* über kupfer-, zink-, blei- und antimonreichem Boden im Dzungarian Tau.

In der Republik Tuva, zwischen Sanja- und Tannu-Gebirge, hebt sich die Schwermetallvegetation über Böden mit 1 % Cu durch Massenvorkommen von *Gypsophila patrinii*, vom Nickel-Akkumulator *Alyssum biovulatum*, *Silene jenissensis*, *Potentilla bifurca* und einigen anderen Arten gegen die umgebende *Caragana spinosa*-*Caragana arborescens*-Steppe ab (Sobolevskaya 1950, Makarova 1960, Maljuga und Petrunina 1961). Aufgrund des extrem kontinentalen Klimas (230 mm Niederschlag, $-3,5^{\circ}\text{C}$ Jahresdurchschnittstempera-

tur mit einem absoluten Maximum von $+39^{\circ}\text{C}$ und einem Minimum von -57°C) ist diese Pflanzengesellschaft auf die Südhänge beschränkt, während die Nordhänge (0,7 % Cu, 0,9 % Ni) nur wenige chlorotische Zwergformen der dort verbreiteten *Larix sibirica*-*Betula verrucosa*-Wälder aufzuweisen haben.

Als weitere Schwermetallpflanzengesellschaft wird im Kuraminski-Gebirge bei Sary-Cheku (Usbekistan) auf kupferreichem Boden (0,2 % Cu) eine Assoziation mit *Silene brahunica*, *Polygonum spec.* und *Ferula spec.* erwähnt. Auch hier wird über ein üppiges Gedeihen der Caryophyllaceae auf dem an Malachit und Azurit reichen Boden berichtet, während andere Arten pathologische Symptome zeigen (Talipov 1964).

3. Schwermetallpflanzengesellschaften der Mediterraneis

Vegetation schwermetallreicher Böden ist im Mediterrangebiet vom Norden Portugals, vom Süden Spaniens, aus Euböa und Attika bekannt. Das noch spärliche Material ist für eine abschließende syntaxonomische Einordnung unzureichend.

a) *Armerion eriophyllae* Pinto da Silva 1970

Die schwermetallreichen, flachgründigen Serpentinböden Nord-Portugals, die bis zu 6000 mg Ni und 4000 mg Cr/kg Boden enthalten (Menezes de Sequeira 1969), werden vom Armerio-Arenarietum fontiqueri eingenommen (Pinto da Silva 1970). Die Gesellschaft weist als Kennarten *Arenaria tetraquetra* ssp. *fontiqueri*, *Alyssum serpyllifolium*, *Dianthus marizii*, *Seseli peixotianum* und *Armeria eriophylla* auf (Tab. 88a). Diese Arten bestimmen zusammen mit *Herniaria scabrida*, *Oglica minima*, *Tuberaria guttata*, *Poa bulbosa* und *Agrostis castellana* die Physiognomie dieser mediterranen Assoziation, die von Pinto da Silva dem Verband *Armerion eriophyllae* und vorläufig der Klasse Thero-Brachypodietea zugewiesen wurde. Das von Pinto da Silva ausgeschiedene Taeniothero-Alysetum lusitanici ist mit dem Armerio-Arenarietum fontequeri zusammengefaßt worden. Über die Ökologie und Physiologie der Mitglieder des *Armerion eriophyllae* herrscht noch weitgehende Unkenntnis.

Tab. 88a: Armerio – Arenarietum fontqueri
Pinto da Silva 1970

Zahl der Aufnahmen	26
<i>Assoziations-Kennarten:</i>	
Arenaria tetraquetra	IV
Dianthus marizii	IV
Alyssum serpyllifolium	IV
Seseli peixotianum	III
Armeria eriophylla	II
Jasione crispa	II
Reseda virgata	II
<i>Ordnungs- u. Klassenkennarten</i>	
<i>(Thero-Brachypodietea):</i>	
Herniaria scabrida	V
Leontodon nudicaulis	IV
Crucianella angustifolia	III
Petrorhagia nauteuillii	III
Taeniatherum caput-medusae	III
Phleum bertolonii	III
Centaurea paniculata	II
Sanguisorba mauretanica	II
Galium parisense	II
Aegilops triuncialis	II
Sedum tenuifolium	II
<i>Klassenkennarten (Tuberarietea):</i>	
Oglifa minima	V
Agrostis castellana	IV
Poa bulbosa	III
Tuberaria guttata	III
Bucephalophora aculeata	IV
Micropyrum tenellum	III
Moliniera laevis	II
<i>Weitere Begleiter:</i>	
Genista hystrix	IV
Allium vineale	II
Santolina semidentata	II
Delia segetalis	II
Euphorbia falcata	II
Trifolium arvense	II
Trifolium campestre	II
Linaria amethystea	II
Lavandula stoechas	II
Asperula cynanchica	II
Bromus tectorum	II
Spergularia purpurea	II
Bryophyta	II

b) *Omphalodion brassicaefoliae* Rivas Marti-
nez, Izco & Costa 1973

Von den Serpentinböden des südlichen
Spaniens haben Rivas-Martinez et al. (1973)
eine Pflanzengesellschaft beschrieben, die
nach der Crucifere *Iberis fontqueri* und der

Caryophyllacee *Arenaria capillipes* benannt
wurde. Das Arenario-Iberidetum fontquerii
wurde zusammen mit Pflanzengesellschaften
der Dolomitböden zum Verband Omphalo-
dion brassicaefoliae innerhalb der Thero-
Brachypodietalia gestellt. Verbandskennarten
sind *Pistorinia breviflora*, *Silene lasiostyla*, *Are-
naria retusa*, *Catapodium salzmanni* und die
Borraginacee *Omphalodes brassicaefolia*. Eine
Tabelle für das gesamte Artenspektrum der
Assoziation liegt noch nicht vor.

c) *Schwermetallvegetation Euböas und Attikas*

Von Krause et al. (1963) liegt eine ein-
gehende Untersuchung der Vegetation über
nickelhaltigen Serpentinböden Euböas vor.
Bei einem Ca/Mg-Verhältnis von 0,15–0,63
und Nickelgehalten bis zu 436 mg/kg Boden
(gelöst in 0,1 N HCl) werden die groben
Skelettböden durch eine sehr offene *Stachys
cretica*-*Alyssum euboeum*-Gesellschaft bzw. *Mal-
colmia scyria*-*Alyssum praecox*-Assoziation ein-
genommen. Aufgrund des niedrigen Nickel-
gehaltes gehen von diesem Schwermetall
keine entscheidenden Wirkungen auf die Ve-
getation aus; vielmehr liegt hier wohl ein
reines Serpentinproblem vor.

Anders ist die physiologische Situation auf
den durch den Bergbau stark gestörten zink-
und bleireichen Böden und Halden von
Lavrion (vgl. Tab. 4) in Attika. Hier gedeiht
als einzige Pflanze *Malcolmia maritima* mit
Deckungsgraden von + .1 bis 1.2, wobei auf
sehr schwermetallreichen Stellen die Blüten-
farbe von rosa zu grün umschlägt.

Von den schwermetallreichen Böden der
übrigen Mediterraneis (Sardinien, Tunesien,
Algerien, Türkei) liegen bisher keine Vege-
tationsanalysen vor mit Ausnahme von Ma-
rokko (Petit 1974).

4. *Schwermetallvegetation
des sino-japanischen Florengebietes*

a) *Elsholtzia*-Gesellschaften

In China charakterisieren artenarme Gesell-
schaften mit Ökotypen von *Elsholtzia patrini*
und *Polygonum posumbu* (Chou-Chin-Han 1960)
sowie *Elsholtzia haichowensis* (Hsieh und Hsu
1954, Kuo Tsung Shan 1957) die kupfer-
reichen Böden der Anhwei-Provinz bei
Tungkwanshan und anderen Orten am un-
teren Jangtse. Weitere Informationen stehen

Tab. 89: Minuartietalia vernae japonicae OHBA 1968 auf Serpentin

A = Violetum yubarianae OHBA 1968

B = Saussuretum chionophyllae OHBA 1968

C = Arenarium katoanae OHBA 1968

D = Sanguisorbo - Minuartietum vernae japonicae OHBA 1968

E = Leontopodium fauriei angustifolii OHBA 1968

F = Cerasteo - Minuartietum vernae japonicae OHBA 1968

Zahl der Aufnahmen:	A	B	C	D	E	F
	3	9	2	12	25	57
<i>Kennart des Violetum yubarianae:</i>						
Viola yubariana	3
<i>Kennart des Saussuretum chionophyllae:</i>						
Saussurea chionophylla	.	IV
<i>Trennarten des Saussuretum:</i>						
Lagotis glauca	.	III	.	.	.	I
Saxifraga laciniata	2	III
Stellaria japonica	.	IV
Carex stenantha	.	II
Campanula chamissonis	.	II	.	.	.	I
<i>Kennarten des Sanguisorbo-Minuartietum:</i>						
Sanguisorba obtusa	.	.	.	IV	.	.
Aruncus dioicus	.	.	2	IV	I	.
Polygonum hayachinense	.	.	.	III	.	.
Calamagrostis deschampoides	.	.	.	III	.	.
<i>Trennarten des Sanguisorbo-Minuartietum:</i>						
Leontopodium hayachinense	.	.	.	III	.	.
Primula macrocarpa	.	.	.	III	.	.
Aletris foliata	.	.	.	II	II	.
Calamagrostis sachaliensis	.	.	.	II	.	.
Carex doenitzii	.	.	.	II	.	.
Anaphalis margaritacea	.	.	.	II	.	.
<i>Kennarten des Leontopodium fauriei:</i>						
Leontopodium fauriei var. angustifolii	V	.
Erigeron thunbergii	.	.	.	II	I	I
<i>Trennarten des Leontopodium:</i>						
Adenophora nikoensis	III	.
Potentilla togashii	II	.
Euphrasia insignis	II	.
Angelica acutiloba	II	.
Thalictrum minus	II	.
<i>Kennarten des Drabo-Arenarium katoanae:</i>						
Arenaria katoana	3	II	2	II	III	.
Draba japonica	3	IV	.	II	.	.
<i>Kennarten des Cerasteo-Minuartietum:</i>						
Cerastium schizopetalum	V
Arabis serrata	I	IV

A = *Violetum yubarianae* OHBA 1968
 B = *Saussuretum chionophyllae* OHBA 1968
 C = *Arenarietum katoanae* OHBA 1968
 D = *Sanguisorbo* – *Minuartietum vernae japonicae* OHBA 1968
 E = *Leontopodietum fauriei angustifolii* OHBA 1968
 F = *Cerasteo* – *Minuartietum vernae japonicae* OHBA 1968

	A	B	C	D	E	F
Zahl der Aufnahmen:	3	9	2	12	25	57
<i>Trennarten des Cerasteo-Minuartietum:</i>						
<i>Minuartia hondoensis</i>	III
<i>Eritrichium nipponicum</i>	I	III
<i>Deschampsia caespitosa</i>	I
<i>Ordnungskennarten</i> (<i>Minuartietalia vernae japonicae</i>):						
<i>Minuartia verna</i> ssp. <i>japonica</i>	2	IV	.	V	II	IV
<i>Carex capillaris</i>	.	I	.	.	.	I
<i>Begleiter:</i>						
<i>Festuca ovina</i>	.	II	2	II	I	IV
<i>Dianthus superbus</i> var. <i>speciosus</i>	.	I	.	II	II	II
<i>Thymus quinquecostatus</i>	.	.	1	I	IV	III
<i>Parnassia palustris</i>	1	.	1	I	II	I
<i>Allium schoenoprasum</i>	2	III	2	.	I	III
<i>Tilingia tachiroei</i>	.	.	2	IV	IV	III
<i>Viola biflora</i>	.	.	.	IV	I	I
<i>Angelica stenoloba</i>	2	III	2	.	I	.
<i>Primula modesta</i>	.	.	2	.	II	I
<i>Viola crassa</i>	III
<i>Ixeris dentata</i>	.	.	.	I	II	.
<i>Festuca rubra</i>	III	II
<i>Seseli coreanum</i>	II	I
<i>Agrostis borealis</i>	II	I
<i>Pedicularis verticillata</i>	II	I
<i>Rhacomitrium lanuginosum</i>	III	I
<i>Carex blepharicarpa</i>	IV	I
<i>Cladonia nipponica</i>	II	I
<i>Cladonia rangiferina</i>	II	I
<i>Aquilegia flabellata</i>	.	.	.	IV	.	I
<i>Polygonum ajanense</i>	.	IV
<i>Potentilla matsumurae</i>	.	III	.	II	.	I
<i>Minuartia arctica</i>	.	III
<i>Polygonum viviparum</i>	.	II
<i>Patrinia sibirica</i>	.	II
<i>Carex sabyensis</i>	.	.	.	II	.	.
<i>Hypericum kamtschaticum</i>	.	.	.	II	I	.
und weitere Arten der Stetigkeit I						

über diese Gesellschaften nicht zur Verfügung.

b) *Minuartietalia vernae japonicae* Ohba 1968

Die Vegetation der schwermetallreichen Böden Japans, insbesondere der nickel- und chromreichen Serpentine ist sehr eingehend

untersucht. Von den Serpentinböden der sub-alpinen und alpinen Stufe beschreibt Ohba (1968) spezifische Schwermetall-Pflanzengesellschaften, die er zur Ordnung *Minuartietalia vernae japonicae* zusammenfaßt mit *Minuartia verna* ssp. *japonica* als Kennart der Ordnung und *Festuca alpina* als hochsteten

Begleiter. Inwieweit sich die japanische Rasse der Frühlingsmiere gegenüber Schwermetallen physiologisch ähnlich verhält wie die europäische Variante, ist meines Wissens noch nicht untersucht. Innerhalb der Ordnung unterscheidet Ohba (1968) zwei Verbände mit mehreren, jeweils häufig nur für ein Bergmassiv endemischen, sonst aber physiognomisch sehr ähnlichen Assoziationen.

Drabo-Arenarion katoanae Ohba 1968

Auf Hokkaido und im Nordteil von Honshu verschwinden auf schwermetallreichen Serpentinböden die *Pinus pumila*-*Betula ermanii*-Wälder und werden durch offene, z. T. sehr artenarme, krautige Pflanzengesellschaften ersetzt, deren Leitarten *Arenaria katoana* und *Draba japonica* sind. Ohba (1968) faßt diese Assoziationen zum Verband Drabo-Arenarion katoanae zusammen (Tab. 89).

Die W bis NE exponierten Hänge des Yubari-dake und des Tottabetsu-dake besiedeln zwischen 1400 und 1920 m über NN bei 0° bis 40° Neigung das Violetum yubariana mit der endemischen *Viola yubariana* als Kennart und das Saussuretum chionophyllae mit *Saussurea chionophylla* als kennzeichnende Pflanze. Das Arenarietum katoanae auf dem Apoi-dake bei 700 m Höhe ist offensichtlich nur eine artenarme Ausbildung des Sanguisorbo obtusae-Minuartietum vernae japonicae, das als Kennarten *Sanguisorba obtusa*, *Aruncus dioicus*, *Polygonum hayachinense* und *Calamagrostis deschampoides* aufweist. Diese Assoziation ist auf der Insel Honshu auf den nach Süden gerichteten Hängen (10–40° Neigung) des Hayachine-san zwischen 1500 und 1800 m Höhe verbreitet. Auf dem noch südlicher gelegenen Bergen Shibutsu-san und Tanigawa-dake wird die vorher erwähnte Assoziation durch das Leontopodietum fauriei abgelöst, das ohne Bevorzugung einer Exposition die schwermetallreichen Serpentinstandorte zwischen 1550 und 2000 m Höhe einnimmt. Kennarten dieser Assoziation sind *Leontopodium fauriei* var. *angustifolium* und *Erigeron thunbergii*.

Cerasteo-Minuartion vernae japonicae Ohba 1968

Auf dem noch südlicher gelegenen Shironuma-Bergmassiv wird das Drabo-Arenarion katoanae durch das Cerasteo schizopetalae-

Minuartion vernae japonicae (Ohba 1968) ersetzt, das nur eine Gesellschaft gleichen Namens enthält. Kennarten der Assoziation und des Verbandes sind neben *Minuartia verna* ssp. *japonica*, *Cerastium schizopetalum* var. *bifidum*, *Arabis serrata*, *Dianthus superbus*, die die Serpentinböden zwischen 2000 und 2800 m über NN besiedeln (Tab. 89).

Spiraeon blumei-sikokualpinae all. nov.

Die schwermetallreichen, offenen Serpentinböden auf Shikoku, die bis zu 6400 mg Cr, 2300 mg Ni und 800 mg Co/kg Boden enthalten und mit denen Honshu's vergleichbar sind (Yamagata et al. 1960), sind von Pflanzengesellschaften bestanden, in denen *Spiraea*-Arten dominieren.

Spiraeetum sikokualpinae Yamanaka 1955

Diese Assoziation gedeiht zwischen 1540 und 1670 m in SW-Exposition auf den trockenen und flachgründigen Böden des Kigashi-akaishi und Nishi-akaishi und wird durch die für diese Serpentinorkommen endemische *Spiraea sikokualpina* charakterisiert (Yamanaka 1955). Neben dieser dominierenden Rosacee spielt in der Strauchschicht noch die Caprifoliacee *Abelia serrata* var. *luchwardii* eine Rolle, während die Krautschicht von den Cyperaceen *Carex blepharicarpa*, *Carex chrysolepis* und *Carex alterniflora* sowie dem Gras *Miscanthus oligostachyus* beherrscht wird (Tab. 90).

Spiraeetum blumei Yamanaka 1958

Spiraea blumei ersetzt auf dem Ryu und Shiuji (Takushima) und auf dem Akakoshi (Ehima) die vorhergehende Art und bestimmt die Physiognomie der Gesellschaft (Yamanaka 1958). Die Krautschicht wird hauptsächlich von *Miscanthus sinensis*, *Carex sikoikiana* bzw. *Carex davaliana* und *Saussurea nipponica* gebildet (Tab. 91).

Athyrium yokoscense-*Calamagrostis hakoensis*-Ass. Yamanaka 1954

Auf den kupferreichen Böden von Besshi (1000–1300 m ü. NN) und Shirataki (500 bis 700 m ü. NN) bilden Ökotypen von *Athyrium yokoscense* und *Calamagrostis hakoensis* eine eigene Assoziation, der neben *Artemisia asiatica*, *Miscanthus sinensis* und *Reynoutria japonica* alpine Pflanzen wie *Phyllodoce nipponica*

Tab. 90: *Spiraeetum sikokualpinae* Yamanaka 1955

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Höhe über NN (m)	1540	1545	1555	1560	1565	1635	1635	1665	1665	1670
Exposition	SW	SW	SW	SW	SW	SW	SW	SW	SW	SW
Neigung (°)	5	25	5	5	20	15	5	15	10	15
<i>Assoziations-Kennart:</i>										
<i>Spiraea sikokualpina</i>	5	4	3	5	5	5	5	4	4	5
<i>Begleiter: Strauchschicht:</i>										
<i>Abelia serrata</i> var. <i>luchwardii</i>	2	+	2	1	+	2	1	1	1	2
<i>Berberis amurensis</i>	+	+	.	+	.	.	1	1	1	1
<i>Rhododendron lagopus</i>	+	.	.	1	1	+
<i>Rosa nipponensis</i>	.	.	1	+	.	.	+	.	.	.
<i>Krautschicht:</i>										
<i>Carex blepharicarpa</i>	3	2	2	2	2	2	3	3	3	5
<i>Miscanthus oligostachyus</i>	1	1	2	2	+	1	3	2	1	1
<i>Aster ageratoides</i>	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex chrysolepis</i> + <i>C. alterniflora</i>	2	2	1	4	2	2	1	+	2	.
<i>Gentiana scabra</i>	+	+	1	+	+	+	+	.	+	.
<i>Thalictrum minus</i>	1	1	1	1	.	1	1	1	.	.
<i>Miscanthus sinensis</i>	1	+	.	1	.	+	1	.	1	1
<i>Adenophora triphylla</i>	+	1	+	.	1	+	.	.	+	+
<i>Saussurea nipponica</i>	1	.	+	1	+	+	.	.	+	+
<i>Astilbe thunbergii</i>	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+
<i>Parnassia foliosa</i>	1	1	1	+	.	.	1	.	+	.
<i>Hypericum sikokumontanum</i>	+	+	+	+	1	+
<i>Festuca ovina</i>	+	+	.	.	.	1	+	.	2	.
<i>Angelica ubatakensis</i>	+	2	+	+	+	.
<i>Euphrasia microphylla</i>	1	+	+	.	.	.	+	.	+	.
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+	.	.	+	+	.	.	.	+	+
<i>Melica nutans</i>	.	.	+	+	+	.	.	+	.	+
<i>Chionographis japonica</i>	.	.	+	+	.	+	.	.	+	+
<i>Scabiosa japonica</i>	+	3	+	.	.	+
<i>Viola biflora</i>	1	1	.	+	.	.	+	.	.	.
<i>Aruncus dioicus</i>	+	1	.	1	.	.	+	.	.	.
<i>Viola grypceras</i>	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.
<i>Leontodon japonicum</i>	.	1	1	.	1	.

nica und *Diplocosia adenothrix* als Relikte beigemischt sind. Bei geringerem Kupfergehalt stellt sich eine Strauchgesellschaft mit der als Kobalt-Akkumulator bekannten *Clethra barbinervis* (Yamagata und Murata 1958, Yamagata und Murata 1964), den Ericaceen *Lyonia naiziki* und *Rhododendron* ssp., der Urticaceae *Boehmeria spicata*, den Saxifragaceen *Deutzia crenata* und *Hydrangea paniculata*, der Caprifoliacee *Weigelia floribunda* u. a. ein, die auch auf Böden mit nur leicht erhöhtem Schwermetallgehalt dominieren (Nagano et al. 1966, 1967, Shibuichi et al. 1967, Nagato u. Nagano 1971).

5. Schwermetallvegetation
des nordamerikanischen Floren-
gebietes

Die Vegetation der Schwermetallböden Nordamerikas ist zwar unter vielen Aspekten untersucht, doch fehlen bisher noch quantitative Vegetationsaufnahmen. Deshalb können hier nur einige Beispiele für die nordamerikanische Schwermetallvegetation angeführt werden.

Über zinkreichen Böden in Friedensville/ Pennsylvanien und im Missouri-Gebiet gilt die Scrophulariacee *Tomantheria auriculata* als

Tab. 91: Spiracetum blumei Yamanaka 1958

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7
Höhe über NN (m)	650	680	930	940	850	1100	1100
Exposition	SW	SE	SE	SW		SE	SW
Neigung (°)	30	35	25	40		60	50
<i>Assoziations-Kennart:</i>							
<i>Spiraea blumei</i>	5	5	5	5	5	5	3
<i>Begleiter: Strauchschicht:</i>							
<i>Smilax china</i>	1	.	+	+	+	.	.
<i>Rosa onoei</i>	+	+	+	+	.	.	+
<i>Sasamorpha purpurascens</i>	2	3	.	1	.	.	.
<i>Clethra barbinervis</i>	.	.	1	1	+	.	.
<i>Pinus densiflora</i>	.	+	3	.	+	.	.
<i>Viburnum erosum</i>	.	.	+	1	+	.	.
<i>Quercus serrata</i>	1	+	.	.	.	1	2
<i>Rhododendron kaempferi</i>	1	+	.	.	.	+	+
<i>Rhus trichocarpa</i>	.	+	.	1	+	.	.
<i>Parabenzoin trilobum</i>	.	+	.	+	.	.	.
<i>Cryptomeria japonica</i>	+	+	.	.	+	.	.
<i>Deutzia crenata</i>	+	.	+
<i>Pieris japonica</i>	.	.	1	.	1	.	.
<i>Rhododendron weyrichii</i>	.	.	+	.	+	.	.
<i>Ilex crenata</i>	.	+	.	+	.	.	.
<i>Tsuga sieboldii</i>	.	.	.	+	+	.	.
<i>Pertya glabrescens</i>	.	.	.	3	1	.	.
<i>Lespedeza buergeri</i>	1	1
<i>Abelia serrata</i>	1	+
<i>Carpinus carpinoides</i>	+	1
<i>Euonymus alatus</i> var. <i>rotundus</i>	+	1
und 21 andere Arten je einmal							
<i>Krautschicht:</i>							
<i>Miscanthus sinensis</i>	2	1	2	2	2	1	1
<i>Saussurea nipponica</i>	2	+	1	1	2	.	.
<i>Carex sikokiana</i>	1	1	2	3	.	.	.
<i>Viola ovato-oblonga</i>	+	.	+	.	+	.	.
<i>Tripterospermum japonicum</i>	.	.	+	+	.	.	.
<i>Carex duvaliana</i>	2	2
<i>Carex alterniflora</i> + <i>sikokiana</i>	2	2
<i>Chrysanthemum indicum</i>	1	1
<i>Thalictrum minus</i>	1	+
<i>Carex ciliato-marginata</i>	+	1
<i>Aster ageratoides</i>	+	+

Zink-Indikatorpflanze (Robinson et al. 1947). Sie kommt zusammen mit Ökotypen von *Linaria vulgaris*, *Lobelia inflata*, *Equisetum arvense*, *Achillea millefolium*, *Viola sagittata*, der Composite *Ambrosia artemisifolia*, der Lauracee *Sassafras variifolium* und der Liliacee *Smilacina racemosa* auf den alkalischen (pH 7,9 bis 8,1) Böden vor, die maximal 12,5 % an Zink, 0,01 % an Kadmium und noch ge-

ringere Konzentrationen an weiteren Schwermetallen enthalten.

In der semiariden Zone Arizonas wird von Lovering et al. (1950) die Papaveracee *Eschscholtzia mexicana* als typische Pflanze der Kupferlagerstätten dieses Gebietes angegeben wo sie z. T. einartige Gesellschaften über der erreichsten Zone bildet (0,95 % Cu, 0,03 % Zn). Zum sog. «Californian Poppy» gesellen

sich über den austreichenden Erzadern noch *Quercus turbinella* und das Gras *Bouteloua rothrockii*. Mit geringerwerdendem Schwermetallgehalt treten zu diesen Arten noch die sonst weiter verbreiteten *Larrea tridentata*, *Ephedra nevadensis* und *Acacia constricta* hinzu. Nur selten sind Kakteen der Gattungen *Opuntia*, *Echinocactus* und *Echinocereus* anzutreffen.

Die Vegetation der z. T. nickelreichen Serpentinböden Nordamerikas ist ebenfalls vielseitig untersucht (Fernald 1907, 1911; Raymond 1950, Scoggan 1950, Rune 1953, Whittaker 1954, 1960; Walker 1954, 1955; Radford 1948, Harshberger 1903, 1904; Tardos 1957; Pennell 1910, 1913, 1930; Kruckeberg 1951, 1954, 1964, 1967, 1969), doch liegen bisher noch keine Charakterisierungen der Pflanzengesellschaften, z. T. sogar nur unvollständige Florenlisten vor.

Die weit verbreiteten, an Uran, Vanadium und Molybdän reichen Selenböden (Verbreitungskarte bei Muth et al. 1963) tragen eine hoch spezialisierte Pflanzendecke (Beath et al. 1939, 1943; Cannon 1952, 1960; Kleinhampl 1962). Doch ist die Wirkung dieser Schwermetalle auf die Vegetation wesentlich geringer als die des Selens (Hurd-Karrer 1934, 1937, 1938, Trelease und Beath 1949, Peterson et al. 1971, Shrift 1972), so daß es sich hier um keine Schwermetallpflanzengesellschaften handelt.

II. Schwermetallpflanzengesellschaften der Paläotropis

1. Schwermetallvegetation Afrikas

Acrocephalo-Eragrostietea boehmii class. nov.

Die Bearbeitung der Schwermetallvegetation Afrikas wurde von Robyns (1932) begonnen und dann von Webb et al. (1951) wieder aufgenommen und von Schmitz (1963) und Duvigneaud (1958–1963) weitergeführt. Duvigneaud (1958) hat alle Schwermetallpflanzengesellschaften Katangas zur Ordnung *Acrocephalo-Eragrostidetalia cupricola* zusammengefaßt und diese der Klasse der Grassavannen *Ctenio-Loudetietea simplicis* Duvigneaud 1949 zugeordnet. Die weitere floristisch-soziologische und ökophysiologische Bearbeitung der Schwermetallvege-

tation 'Zambias, Rhodesiens und Südafrikas (Wild 1965, 1968, 1970, 1971, Wild und Heyting 1966, Jacobsen 1967, 1968, 1970, Reilly 1967, 1969, 1971, Reilly et al. 1970, Drew et al. 1972, Howard-Williams 1969, 1970, 1971, 1972, Ernst 1972a) hat ähnlich wie in Europa die Aufstellung einer eigenen Klasse *Acrocephalo-Eragrostietea boehmii* sinnvoll und notwendig erscheinen lassen.

Klassen- und Ordnungskennarten sind die Gramineen *Eragrostis boehmii* und *Loudetia simplex*, die Labiate *Becium homblei* und die Velloziacee *Vellozia equisetoides*. Die Ordnung umfaßt zwei Verbände, das *Eragrostio-Bulbostylium metallicum* Schmitz 1962 in Katanga und Zentral-Zambia und das *Indigofero-Loudetium* im Hochland von Rhodesien und im nördlichen Teil von Südafrika. Die Schwermetallvegetation Westafrikas, auf die Webb und Millman (1951) hingewiesen haben, wird wegen der ungenügenden Beschreibung hier noch nicht berücksichtigt.

a) *Eragrostio-Bulbostylium metallicum* Schmitz 1962

Kennarten des Verbandes der Vegetation nickel-, kupfer-, zink-, blei- und kobaltreicher Böden der Katangaschwelle und des Hochlandes von Lusaka sind *Bulbostylis mucronata*, *Bulbostylis abortiva*, die sog. Kupferblume *Acrocephalus robertii*, die Cyperacee *Ascolepis metallorum* sowie Ökotypen von *Sopubia degreana*, *Pandiaka carson*, *Cryptosepalum maraviense* und *Crotalaria cornetii*.

Loudetietum kagerensis Duvigneaud
et Denaeyer 1963

Auf sehr schwermetallreichen, grobskelettigen Böden mit Gehalten an Kupfer bis zu 3,5% und Kobalt von 8% gedeiht in Katanga ein Schwermetallrasen, der fast nur aus hoch schwermetallresistenten Gräsern besteht. *Loudetia kagerensis* ssp. *jubata* ist die Kennart der artenarmen Assoziation, der sich auf den Schwermetallböden von Fungurume und Kambove *Sporobolus stelliger* und auf denjenigen von Kamwali *Sporobolus deschampsiioides* zugesellen. Auf Schwermetallhalden treten diese Arten zurück und werden von *Rendlia cupricola* ersetzt, die einen anthropogenen Paraklimax bildet.

Die Physiognomie der Assoziation erinnert aufgrund der Wuchsform von *Lou-*

Tab. 92: *Loudetietum kagerensis* Duvign. et Den. 1963

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5
Deckungsgrad (%)	50	30	40	50	40
Neigung (°)	10	20	10		10
Aufnahmefläche (m²)	100	50	100	100	100
<i>Kennart der Assoziation:</i>					
<i>Loudetia kagerensis</i> ssp. <i>jubata</i>	3	2	3	3	3
<i>Trennarten der Subassoziationen:</i>					
<i>Sporobolus stelliger</i>	2	+	1	2	.
<i>Digitaria nitens</i> ssp. <i>festucoides</i>	.	.	+	1	.
<i>Sporobolus deschampsiioides</i>	2
<i>Klassen-Kennart (Acrocephalo-Eragrostietea):</i>					
<i>Eragrostis boehmii</i>	+	1	1	1	1
<i>Begleiter:</i>					
<i>Rendlia cupricola</i>	1	+	.	.	1
Cyanophyceen	2	2	2	.	2

detia kagerensis ssp. *jubata*, *Rendlia cupricola* und *Digitaria nitens* ssp. *festucoides* an europäische *Festuca ovina*-Rasen und in Kamwali, wo *Sporobolus deschampsiioides* dominiert, an Bestände von *Deschampsia flexuosa*. Der Erdboden ist durch rötlich-bräunliche Krusten bedeckt, die von Cyanophyceen stammen, die

nur kurzfristig während der Regenzeit eine dunkelgrüne Farbe annehmen.

Die Aufnahmen der Tab. 92 stammen von folgenden Orten: Nr. 1, 2 Fungurume, Nr. 3, 4 Kambove, Nr. 5 Kamwali. Außerdem sollen hier 4 Aufnahmen von Kupferhalden angeführt werden, auf denen *Rendlia*



Abb. 39: *Velloxia equisetoides* auf felsigem, schwermetallreichem Boden bei Copper Queen. Im Unterwuchs die Graminee *Danthoniopsis viridis*

cupricola dominiert, und zwar in Ruashi (4.4), Luiswishi (3.4), Likasi (4.4) und Kamatanda (4.4).

Bulbostylo-Acrocephaletum robertii
(Duvigneaud 1958) Schmitz 1962

Das Bulbostylo-Acrocephaletum robertii ist wohl die am weitesten im Copperbelt Katangas verbreitete Schwermetallpflanzen-gesellschaft. Sie wurde erstmals von Duvigneaud (1958) erwähnt und durch Schmitz (1963) mit einer Assoziationstabelle belegt. Die Kennart der Assoziation ist die Labiate *Acrocephalus robertii* (= *Haumaniastrum robertii*), die Kupferblume der Geologen Katangas. Die dicht verzweigte, polsterartig wachsende Pflanze ist infolge der reichen Anthocyansynthese in allen oberirdischen Organen blau oder violett gefärbt.

Wie viele tropisch-subtropische Pflanzen-gesellschaften zeigen auch die Schwermetallrasen verschiedene Aspekte in Abhängigkeit von der Regen- bzw. Trockenzeit. Am Ende der Trockenzeit (Oktober bis Mitte November) heben sich zuerst die Cyperaceen *Bulbostylis mucronata* und *Bulbostylis abortiva* mit ihren weißen Blütenständen und den grünen Blattrosetten aus dem trockenen Braun der Schwermetallrasen heraus. In der ersten Phase der Regenzeit (Dezember bis Januar) treiben dann die meisten Gramineen wieder aus. Einige von ihnen, wie *Eragrostis boehmii* und *Loudetia simplex*, beginnen bald zu blühen. Zur gleichen Zeit erreichen auch die Cyperaceen *Ascolepis metallorum* und die Amarantaceen *Pandiaka carson* (= *P. metallorum*) das Optimum der Entwicklung. In diesem durch Gramineen und Cyperaceen bestimmten Aspekt fallen die vereinzelt stehenden Com-melinaceen *Commelina* und *Cyanotis* mit blauen oder gelben Blüten, die Tiliacee *Triumfetta* sowie die ebenfalls gelbblühenden *Gladiolus*-Arten kaum auf. Am Ende der Regenzeit wandelt sich noch einmal die Physiognomie der Schwermetallrasen. Dann herrschen vor allem die faziesbildende, lebhaft gelbblühende Composite *Anisopappus hoffmannianus* und die gelbblühende Labiate *Acrocephalus robertii* vor.

Auf felsigen Biotopen schwermetallreicher Böden, besonders auf felsigen Abhängen bestimmen die Velloziaceen der Gattung *Vellozia* (= *Xerophyta*, zur Systematik vgl. Ayensu 1969) die Physiognomie der Schwermetall-

rasen (Abb. 39). Schon zu Beginn der Regenzeit treiben *Vellozia equisetoides* und *Vellozia barbarae* aus und prägen mit den grünen hochstehenden Blattschöpfen und den violetten bzw. bläulichen Blüten den Anblick dieser Standorte. Ihre mehr oder weniger stark verzweigten Achsen setzen sich aus einem Zylinder von Adventivwurzeln zusammen, der von den braunen bis schwarzen Basen abgestorbener Blätter umgeben ist. Die Velloziaceen sitzen mit einer Art Wurzelfilz dem felsigen Boden flach auf und speichern während der Regenzeit erhebliche Mengen an Wasser zwischen den abgestorbenen Blattbasen und Adventivwurzeln. Stets zeigen sie auf den schwermetallreichsten Partien einen gestauchten Wuchs, der mit der Schwermetallwirkung in Zusammenhang steht. Doch handelt es sich nur um Modifikationen, so daß eine besondere Abgliederung der Zwergformen als Unterarten (vgl. Duvigneaud und Denaeyer 1963) nicht gerechtfertigt ist. In dieser Subassoziation hat auch die Iridacee *Lapeyrouisia sandersonii* ihren Verbreitungsschwerpunkt (Aufn. Nr. 14–17).

Die Gesellschaft ist am weitesten auf den Schwermetallböden des mittleren und östlichen Katangas verbreitet, von Lubumbashi bis Kasompi. Auf den Halden des z. T. vorgeschichtlichen Bergbaues ist die Gesellschaft auf eine Art reduziert, wobei *Bulbostylis mucronata* die Kupferhalden und *Ascolepis metallorum* die Zinkhalden besiedelt.

Die Aufnahmen der Tab. 93 wurden an folgenden Stellen gemacht: Nr. 1 Zn-Halde von Kengere, Nr. 2 Kupferhalde von Karawara, Nr. 3 Kupferhalde von Lubumbashi, Nr. 4 Ruashi, Halde, Nr. 5–7 Ruashi, Nr. 8 bis 11 Etoile (Nr. 3–11 n. Schmitz 1963), Nr. 12 Menda, Nr. 13 Kasompi, Nr. 14 Niamumenda, Nr. 15 Kambove, Nr. 16 Kasompi, Nr. 17 Likasi. Je einmal sind in den Aufnahmen der Tab. 93 vertreten: Nr. 6 *Triumfetta* spec. (1), Nr. 11 *Tristachya tboillonii* (1); Nr. 12 *Buchnera metallorum* (1), *Buchnera pedunculare* (+); Nr. 14 *Albizia antunesiana*; Nr. 15 *Tristachya helenae* (+), *Cyperus submacrocarpus* (+); *Cyphia gamopetala* (+); Nr. 16 *Protea goetzeana* (1); *Cryptosepalum dasycladum* (+), *Buchnera candida* (1), *Dissothis derriksiana* (1); *Olax obtusifolia* (+); Nr. 17 *Triumfetta likasiensis*; *Acalypha cupricola* (+), *Alectra melampyroides* (+); Nr. 3 *Cynodon dactylon* (+), *Phragmites mauritianus* (1),

Tab. 93: Bulbostylo – Acrocephalum robertii Schmitz 1962

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Aufnahme-Nr.	60	70	70	90	85	100	40	40	95	50	95	70	90	40	30	30	50
Deckungsgrad (%)	100	100	50	25	25	25	25	50	20	100	200	100	100	100	100	100	100
Aufnahmefläche (m²)																	
<i>Assoziations-Kennart:</i>																	
Acrocephalus robertii	+	1	2	.	4	1	1	2	4	.	.	1	2
<i>Verbandskenntart (Bulbostylon metallicum):</i>																	
Ascolepis metallorum	4	1	+	1	+	+	2	+	.	+	1	.
Bulbostylis mucronata	.	4	4	5	3	1	.	1	+	1	1	.	+	1	+	+	+
Bulbostylis abortiva	+	.	+	+	1	1	.	.	+	.	+
Pandiaka carson	+	+	.	+	.	.
Sopubia degreana
Crotalaria cornetii	1
<i>Ordnungs- und Klassenkenntarten:</i>																	
Eragrostis boehmii	1	.	2	+	2	+	+	3	1	1	+	+	2
Loudetia simplex	1	1	1	.	1	+	.
<i>Trennarten der Subass. von Vellozia:</i>																	
Vellozia equisetoides	3	2	2	3
Vellozia demeismaekertiana	2	1	.	.
Lapeyrousia sandersonii	+	+	+	+
Cirrosiphon geniculatus	+	.	+	2	.	.
<i>Begleiter:</i>																	
Monocymbium cerasiforme	2	3	+	+	1	+	+
Buchnera henriquesii	1	1	+	+	+	.	+	+	.	.	.
Anisopappus hoffmannianus	1	.	+	+	1	.	+	+	+	.	.
Dicoma anomala	+	.	+	+	+
Alectra spec.	+	+	+	2
Coreopsis spec.	+	.	.	+	.	+
Gladiolus spec.
Commelina spec.	1	+	+	.	.	+	1
Lindernia perennis	2	.	+
Lindernia damblonii	+	1	1

[illegible]

Pennisetum glaucocladum (+); Nr. 6 *Bryum argenteum* (+); Nr. 10 *Panicum* spec. (1), *Alternanthera repens* (+), *Celosia trigyna* (+); Nr. 11 *Cyanotis lanata* (+), *Dyschoriste* (+), *Euphorbia hirta* (+).

Die Schwermetallrasen liegen alle zwischen 1000 und 1500 m ü. NN.

Eragrostio-Crotalarietum cobalticolae
Duvigneaud 1959

Die schwermetallreichen Böden des westlichen Katangas werden vom *Eragrostio boehmii-Crotalarietum cobalticolae* besiedelt, das Duvigneaud (1959) zunächst als Spezialistengesellschaft der kobaltreichen Böden vom Mindingi beschrieben hat (Aufn. Nr. 5 bis 8, Tab. 94). Doch haben die weiterführenden Untersuchungen (Duvigneaud und Timpermann 1959, Duvigneaud und Denaeys 1963, Schmitz 1963) gezeigt, daß die Assoziation auch auf den kupferreichen Böden von Kolwezi und Jadotville anzutreffen ist. Die Kennart der Assoziation ist die Papilionate *Crotalaria cobalticola*, ein bis zu einem halben Meter hoch werdendes, reich verzweigtes annuelles Kraut, das zur Blütezeit mit den gelb-rötlichen Blütenständen den Aspekt der Gesellschaft bestimmt.

Innerhalb der Assoziation können einige lokale Rassen unterschieden werden: Die Subassoziatio mit *Anisopappus davyi* kommt bei Mindingi vor (Aufn. Nr. 5–8), wo auf den alten Halden *Silene burchelli* besonders üppig gedeiht. Duvigneaud und Plancke (Duvigneaud 1959) haben diese *Silene* als *Silene cobalticola* beschrieben, doch handelt es sich nur um eine schmalblättrige Standortsmodifikation der polymorphen *Silene burchelli*, wie sie auch auf den nickelreichen Serpentinien des Great Dyke in Rhodesien anzutreffen ist. Eine weitere Gebietsassoziatio ist die Subassoziatio von *Becium aureoviride* und *Commelina zigzag* bei Tenke und Fungurume. In ihr bestimmen die Büsche der kleinstrauchigen Labiate *Becium aureoviride* mit gelbgrünen Blättern den Aspekt der Schwermetallrasen. Auf felsigen Standorten ist wiederum eine Subassoziatio mit *Velloxia equisetoides* anzutreffen.

Die Aufnahmen der Tab. 94 entstammen folgenden Orten: Nr. 1, 14 Tilwizembe, Nr. 2, 3, 12 und 15 Chabara, Nr. 4 Mupine, Nr. 5-8 Mindingi (n. Duvigneaud 1959), Nr. 9 Tenke, Nr. 10, 11, 13 Fungurume. Je

Tab. 94: Eragrostio – Crotalarictum cobalticolae Duvign. 1959

Aufnahme-Nr.	1	2	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Deckungsgrad (%)	75	60	95		70					60	50	50	30	30	50	40
Aufnahmefläche (m²)	100	100	100	100						100	100	100	200	200	200	400
<i>Assoziations-Kennart:</i>																
Crotalaria cobalticola	1	2	2	1	1	2	1	2	2		1	2	2	+	1	+
<i>Trennarten der Subass. von Anisopappus davyi:</i>																
Anisopappus davyi	1	2	3	3
Silene burchelli	+	1
<i>Trennarten der Subass. von Becium aureoviride:</i>																
Becium aureoviride	2	1	2
Commelina zigzag	1	1	2
<i>Trennarten der Subass. von Vellozia:</i>																
Vellozia equisetoides	1	2	2	2
Lapeyrousia sandersonii	+	+	+	+
<i>Verbandskeimarten (Bulbostylion metallicum):</i>																
Ascolepis metallorum	4	1	2	.	2	2	2	.	.	4	3	3	2	2	3	1
Bulbostylis mucronata	+	1	+	2	+	1	1	1	1	+	+
Bulbostylis abortiva	1	1	1	1	2	2	2	1	2	.	1	+
Pandiaka carson	+	+	1	1	1	1	1	1	+	+	1
Sopubia degreana	.	1	+	+	1	2	2	1	2	1	.	1
Acrocephalus robertii	+	2	1	1	1	+	+	.	+	+	.
Sopubia neptunii	.	+	+	+
<i>Ordnungs- und Klassenkennarten:</i>																
Eragrostis boehmii	1	2	4	3	4	3	3	3	4	1	2	2	1	+	1	1
Loudetia simplex	.	.	1	+	+	1	1	.	.	+	.
<i>Begleiter:</i>																
Cyanophyceen	1	+	.	.	2	2	2	.	3	.	.	+	1	1	+	1
Gladiolus actinomorphantus	.	+	.	1	+	.	.	1	1	.	+
Dasystachys pulchella	.	.	+	+	1	1	.	+
Andropogon filifolius	+	.	.	.	2	2	2	+	.	.	+	+
Anisopappus hoffmanianus	.	.	.	+	+	+	.	.	.
Acalypha cupricola	1	.	.	1	.	.	+

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Deckungsgrad (%)	75	60	95	70	60	50	50	30	30	50	40
Aufnahmefläche (m ²)	100	100	100	100	100	100	100	200	200	200	400
Cyanotis caespitosa	1	2	1
Buchnera pulchra	1	1	.	1	.	.
Eriosperrum abyssinicum	.	+	1
Ipomoea debeerstii	+	.	.	.	1	1	.
Buchnera henriquesii	1	3	1
Andropogon spec.	1	1
Justicia elegantula	+	.	+
Icomum lineare	2	1	+
Vernonia multiflora	1
Ipomoea alpina	+
Dicoma anomala
Sacciolepis barbata
Olox obtusifolia
Monocymbium ceresiforme	.	3	.	1	1	.	+	+	2

einmal sind in den Aufnahmen noch vorhanden: Nr. 4 *Crotalaria francoisiana* (2); Nr. 5 *Aeschynomene pygmaea* (1); Nr. 7 *Dibeteropogon spec.* (+), *Digitaria spec.* (+), *Triumfetta likasiensis* (1), *Cryptosepalum maraviense* (+); Nr. 10 *Rendlia cupricola* (+), *Loudetia kagerensis ssp. jubata* (+), *Lopholaena deltombei* (1); Nr. 11 *Lightfootia ericoidella* (1); Nr. 14 *Tristachya helenae* (+); Nr. 15 *Protea birta* (+).

Eragrostio dikuluwensis-Vernonietum ledocteanae Duvigneaud 1963

Im Bereich der schwermetallreichen Böden von Dikuluwe mit 0,5–9,0 % Cu und 0,02 bis 0,3 % Co gedeiht eine Pflanzengesellschaft, die durch die Endemiten *Eragrostis dikuluwensis*, *Acalypha dikuluwensis* und *Vernonia ledoc-*



Abb. 40: Loudetieto-Cryptosepaletum maraviensis mit *Triumfetta cupricola* (Halbstrauch), *Cryptosepalum maraviense* und Gramineen bei Muliashi

teana charakterisiert ist. Die polsterwüchsige *Acalypha dikuluwensis* findet in einer Fazies mit *Monocymbium cerasiiforme* (Aufn. Nr. 4 und 5, Tab. 95) ihr Optimum, wobei der Kupfergehalt dieses Wuchsortes mit 0,3–0,6 % schon erheblich erniedrigt ist. Die mit großen Felsblöcken durchsetzten Hänge werden von der Subassoziation mit *Vellozia barbarae* eingenommen. Je nach dem Kupfergehalt dieser Felsstandorte ist die Velloziacee mit *Vernonia ledocteana*, *Pandiaka carson*, *Asclepis metallorum* und *Bulbostylis mucronata* (Aufn. Nr. 6 und 7, Tab. 95) oder bei 0,2–0,5 % Cu mit den

Gramineen *Loudetia simplex* und *Alloteropsis semialata* vergesellschaftet.

Die Aufnahmen der Tab. 95 stammen alle aus der Umgebung von Dikuluwe bei Kolwezi.

Loudetio-Cryptosepaletum maraviensis
Schmitz 1954 emend. Duvigneaud et Timpermann 1959

Auf denjenigen Schwermetallböden, in denen der Kupfergehalt durchschnittliche Werte von 1000–3000 mg/kg, der Nickelgehalt 400–2000 mg/kg und die Kobaltkon-

Tab. 95: *Eragrostio dikuluwensis* – *Vernonietum ledocteanae* Duvigneaud 1963

Aufnahme-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
Deckungsgrad (%)	80	60	60	80	60	50	40	70
Neigung (°)	10	20	.
Aufnahmefläche (m ²)	100	100	100	100	100	200	200	100
<i>Assoziations-Kennarten:</i>								
<i>Eragrostis dikuluwensis</i>	1	1	1	2	1	2	1	+
<i>Acalypha dikuluwensis</i>	1	+	+	2	2	+	+	1
<i>Vernonia ledocteana</i>	+	1	1	+	1	2	2	.
<i>Trennarten der Subass. von Vellozia</i>								
<i>Vellozia barbarae</i>	2	1	2
<i>Lapeyrousia sandersonii</i>	.	.	.	+	.	1	+	+
<i>Usnea cupricola</i> (?)	1	1	.
<i>Verbandskennarten (Bulbostylion):</i>								
<i>Asclepis metallorum</i>	4	3	3	+	1	2	3	+
<i>Bulbostylis mucronata</i>	1	+	+	1	1	1	1	.
<i>Pandiaka carson</i>	.	+	+	.	1	2	1	.
<i>Acrocephalus robertii</i>	.	+	1	1	+	.	1	.
<i>Crotalaria cobalticola</i>	.	.	+	.	.	.	+	.
<i>Ordnungs- und Klassenkennarten:</i>								
<i>Loudetia simplex</i>	1	+	.	.	.	1	.	4
<i>Monocymbium cerasiiforme</i>	.	.	+	4	3	+	+	2
<i>Begleiter:</i>								
<i>Becium empetroides</i>	+	+	.	.	+	.	.	1
<i>Gladiolus spec.</i>	.	.	+	.	+	+	.	.
<i>Eriospermum abyssinicum</i>	.	.	+	.	.	+	1	.
<i>Dasystachys pulchella</i>	.	.	+	+	.	.	+	.
<i>Cyperus submacropus</i>	.	.	.	+	.	+	1	.
<i>Anisopappus hoffmanianus</i>	.	.	+	.	.	+	.	+
<i>Ipomoea alpina</i>	.	.	+	.	.	+	+	.
<i>Haumanniastrum polyneurum</i>	.	.	.	+	1	.	.	.
<i>Oxalis obtusifolia</i>	+	1
<i>Triumfetta spec.</i>	.	.	.	+
<i>Cheilanthes inaequalis</i>	+	.	.
<i>Spuriodaucus marthozianus</i>	+	.	.
<i>Dissotis derriksiana</i>	+	.
<i>Alloteropsis semialata</i>	2

zentration 0,1 % erreichen, hat sich eine krautreiche Steppe entwickelt, in der neben den Gramineen *Loudetia simplex* und *Monocymbium ceresiiforme* vor allem die Papilionate *Cryptosepalum maraviense* (Abb. 40) und die Labiaten der Gattung *Becium* vorherrschen. Schmitz (1954) hat diese Assoziation aus dem Gebiet von Elisabethville als *Acrocephaleto-Cryptosepaletum maraviensis* beschrieben. Bei der großräumigen Bearbeitung der Schwermetallböden Katangas hat Duvigneaud die Assoziation in *Cryptosepaletum-Loudetietum simplicis*, später in *Loudetietum-Cryptosepaletum* (Duvigneaud u. Timpermann 1959) umbenannt und innerhalb der Assoziation eine Reihe geographischer Rassen unterschieden (Duvigneaud und Denaeuer 1963). Einzige Kennart der Assoziation ist *Cryptosepalum maraviense*.

Ebenso wie bei den vorher beschriebenen afrikanischen Schwermetallpflanzengesellschaften ist auch in dieser Assoziation der Aspektwandel innerhalb eines Jahres recht auffällig. Während zu Beginn der Regenzeit vor allem die Gramineen, Cyperaceen und die blau- bzw. gelbblühenden *Becium*-Arten die Physiognomie bestimmen, beherrscht während der Trockenzeit das kleinstrauchige *Cryptosepalum maraviense* zunächst mit den gelben Blütenständen und später mit den hartlaubigen dunkelgrünen Blättern diesen Teil der Schwermetallböden.

Innerhalb der Assoziation können folgende regionale Subassoziationen ausgeschieden werden: das *Loudetio-Cryptosepaletum maraviensis becietosum empetrioides* im Gebiet westlich von Kolwezi, dessen Trennart das an *Empetrum nigrum* erinnernde, 30–70 cm hohe halbstrauchige *Becium empetrioides* ist (Tab. 96, Aufn. Nr. 1–3); das L.-C. *becietosum ericoides* östlich von Kolwezi mit den Trennarten *Commelina mwatayamvoana* und *Becium ericoides* (Aufn. Nr. 4–5); das L.-C. *becietosum aureoviridis* bei Tenke und Jadotville mit *Becium aureoviride* und der gelbblühenden Scrophulariacee *Buchnera pulchra* als Trennarten (Aufn. Nr. 6–7) und einer Variante nach *Mechowia grandiflora* auf den manganreichen Böden von Kapolo; das L.-C. *acrocephaletosum katangensis* im Bereich von Jadotville bis Elisabethville mit der «Kupferblume Katangas», *Acrocephalus katangense* (Aufn. Nr. 9–12). Eine sehr artenarme Variante dieser Subassoziation findet

sich dann auf den kupferreichen Böden in Zambia, wo die Gesellschaft am Zambesi ihre südliche Verbreitungsgrenze erreicht. Darüber hinaus dürfte sie im Westen auf den botanisch noch nicht untersuchten Schwermetallböden Angolas vertreten sein.

Acrocephalus katangense ist ebenso wie die «Kupferblume Zambias und Rhodesiens» *Becium homblei* keine absolute Cu-Indikatorpflanze, da sie zusammen mit *Cryptosepalum maraviense*, aber ohne *Ascolepis metallorum* außerhalb der Schwermetallböden auf den armen, oft flachgründigen Böden sehr lichter *Isobertinia*-Wälder (Miombo) einen weiteren Standort aufweist.

Die Aufnahmen der Tab. 96 wurden an folgenden Orten gemacht: Nr. 1–2 Dikuluwe, Nr. 3 Mupine, Nr. 4 Tilwizembe, Nr. 5 Chabara, Nr. 6–7 Fungurume, Nr. 8 Tenke, Nr. 9 Kapolo, Nr. 10 Mindingi, Nr. 11 Likasi, Nr. 12 Luiswishi, Nr. 13 Luishia, Nr. 14 bis 15 Muliashi, Nr. 16 Sisenga/Chongwe.

Folgende Arten kommen in den Aufnahmen je einmal mit geringem Deckungsgrad (+. 1) vor: Nr. 5 *Lasiosiphon mollissimus*; Nr. 7 *Aspilula eylesii*; Nr. 9 *Tristachya thollonii*, *Acrocephalus lippoides*, *Vernonia* spec., *Indigofera welwitschii*; Nr. 10 *Gladiolus roiliarianus*, *Diplolophium marthozianum*, *Uapaca robynsii*; Nr. 11 *Commelina* spec., *Triumfetta likasiensis*; Nr. 12 *Triumfetta cupricola*; Nr. 13 *Polycarpaea eriantha*; Nr. 14 *Justicia elegantula*, *Microchloa caffra*; Nr. 15 *Triumfetta welwitschii*, *Thesium cinereum*; Nr. 16 *Rhynchosia monophylla*, *Chloridion cameranii*.

Außer den bereits erwähnten Arbeiten wurden einzelne Arten dieser Gesellschaft ökologisch und physiologisch von Reilly (1967, 1969, 1971), Reilly et al. (1970) und Drew et al. (1972) untersucht.

Indigofero-Loudetion flavidae all. nov.

Im Hochland von Rhodesien und im nördlichen Teil von Südafrika unterscheiden sich die Schwermetallpflanzengesellschaften floristisch so stark von denjenigen Katangas und Zambias, daß die Aufstellung eines eigenen Verbandes zweckmäßig erscheint. Kennarten dieses als *Indigofero-Loudetion flavidae* bezeichneten Verbandes sind neben schwermetallresistenten Ökotypen der Gramineen *Loudetia flavida* und *Aristida leucophaea*, die Cyperacee *Fimbristylis exilis* und die Papilionate *Indigofera setiflora*.

Tab. 96: Loudetio - Cryptosepalum maraviense Duv. et Timp. 1959

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Deckungsgrad (%)	90	85	80	100	100	100	100	95	100	100	100	80	90	85	80	95
Aufnahmefläche (m²)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
<i>Assoziations-Kennart:</i>																
Cryptosepalum maraviense	3	2	1	2	2	3	4	4	.	3	2	3	4	3	4	+
<i>Trennart der Subass. von Becium</i>																
<i>empetrioides:</i>																
Becium empetrioides	1	2	1
<i>Trennarten der Subass. von Becium</i>																
<i>ericoides:</i>																
Becium ericoides	.	.	.	+	2
Commelina mwatayamvoana	.	.	.	1	1
Icomum albocandelabrum	+	1	.	+	.
<i>Trennarten der Subass. von Becium</i>																
<i>aureoviride:</i>																
Becium aureoviride	3	3	1
Buchnera pulchra	+	1	1
Mechowia grandiflora	2
<i>Trennart der Subass. von Acrocephalus:</i>																
Acrocephalus katangense	1	.	1	1	2	+	.	.	.
<i>Verbands-Kennarten (Bulbostylis metallicum):</i>																
Bulbostylis mucronata	1	+	.	+	1	.	1	+	.	+	1	1	1	1	1	.
Bulbostylis abortiva	.	.	+	1	1	.	.
Crotalaria cornetti	2	2	1	.	.	1	+	1	.	.	.	1
Ascolepis metallorum	+	.	.	+	.	.	.	+	.	+
Pandiaka carson	1	.	+	.	.	+	+	.	.	+
<i>Ordnungs- und Klassenkennarten:</i>																
Becium homblei	2	3	2	2	1	1	1	2	2	1	2	1	1	+	+	2
Loudetia simplex	3	3	4	1	2	.	3	2	4	.	3	4
Eragrostis boehmii	1	1	+	.	+	+	1	+	+	4	1	.

Begeleiter:

[illegible]



Abb. 41: *Becium homblei* (blühend) und *Indigofera setiflora* im Schwermetallrasen von Tipperary bei Salisbury

Fimbristylidetum exilis ass. nova

Auf den kupfer-, zink-, blei- und arsenreichen Böden des rhodesischen Hochplateaus gedeiht eine Vegetation, die durch Schwermetallökotypen von *Fimbristylis exilis* charakterisiert ist (Wild 1968). Auf den schwermetallreichsten Stellen mit Maximalgehalten an Kupfer von 1,5 %, an Zink von 5 %, Blei von 1,5 %, Arsen von 2,0 % und Nickel von 4,2 % bestimmt diese niedrigwüchsige Art allein den Aspekt des *Fimbristylidetum exilis*. Mit Verringerung des Schwermetallgehaltes stellen sich vor allem die Gramineen *Loudetia flavida*, *Aristida leucophaea* sowie die Amaranthacee *Celosia trigyna* ein (Tab. 97, Aufn. Nr. 1–5). Auf den Schwermetallböden im Bereich des Zambezi-Escarpsments bilden die Gramineen *Danthoniopsis viridis* und *Chloridion cameronii* zusammen mit der Blaugrünen Alge *Phormidium* eine eigene Subassoziatiön. Besonders die stark verklebten Überzüge der Algen, zu denen sich an wenigen Stellen noch eine *Riccia*-Art gesellt, bilden einen wirksamen Erosionsschutz

der sonst vegetationslosen Flächen. Auf den felsigen Standorten des Gebietes um Copper King und Copper Queen ist eine Variante mit *Velloxia equisetoides*, *Lapeyrousia sandersonii*, *Indigofera dyeri* und *Tephrosia longipes* anzutreffen (Aufn. Nr. 6–11). Bei einer verminderten Schwermetallkonzentration des Bodens herrschen die «Kupferblume Rhodesiens», *Becium homblei* sowie *Indigofera setiflora* vor (Aufn. Nr. 12–17), die dann dichte Bestände bilden (Abb. 41). Vereinzelt können sich Kümmerformen von *Olax obtusifolia* und *Securidaca longepedunculata* halten.

In den heißen und insgesamt trockeneren Tälern des Sabi und Limpopo fehlt der Assoziatiön *Fimbristylis exilis*. Sie wird durch die Cyperaceae *Bulbostylis burchellii* ersetzt, die häufig zusammen mit der Graminee *Pogonarthria squarrosa* die Böden mit den höchsten Schwermetallkonzentrationen besiedelt. Mit geringer werdenden Schwermetallgehalten dringen die Labiate *Hemizygia petrensis* und die Papilionaten *Tephrosia longipes* und *Crotalaria virgulata* in die Gesellschaft ein (Aufn. Nr. 18–19). Unter den noch arideren Ver-



Abb. 42: *Dicometum niccoliferae* mit *Dicoma niccolifera* (helle Polster), zwergwüchsiger *Velloxia equisetoides* und Gramineen auf dem nickelreichen Boden von Tipperary. Im Hintergrund Sträucher von *Diplorhynchus condylocarpon* und *Albizzia antunesiana* auf nickelarmem Substrat



Abb. 43: *Pimelea suteri*, eine endemische nickelspeichernde Pflanze vom neuseeländischen Serpentin-
gebiet des Dun Mt. Aufnahme von Dr. Brooks

Tab. 97: Fimbristylidetum exillis ass. nova

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Nr. der Aufnahme	1200	1150	1420	1030	1350	970	970	970	970	970	1420	1420	1200	1200	1100	1420	450	450	450
Höhe über NN (m)	15	10	20	10	5	15	20	15	20	10	10	10	10	10	10	15	15	15	10
Neigung (°)	70	60	60	50	70	50	70	80	80	80	50	60	70	80	80	80	70	40	70
Deckungsgrad (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	50	50	100	100	100	100
Aufnahme­fläche (m ²)																			
<i>Assoziations-Kennart:</i>																			
Fimbristylis exilis	2	3	3	3	3	3	4	2	2	+	2	1	.	+	+	1	+	.	.
<i>Trennarten der Subass. von Danthonioptis:</i>																			
Danthoniopsis viridis	+	2	3	2	+
Phormidium spec.	3	4	2	3	2
Chloridion cameronii	1	1	+
Vellozia equisetoides	3	3	3	.	.
Crotalaria virgulata	+	+	1
Tephrosia longipes	+	+	1
Indigofera dyeri	1	1
<i>Trennarten der Subass. von Becium:</i>																			
Becium homblei	+	3	3	3	3	3	.	.	.
Indigofera setiflora	+	1	2	1	1
Bulbostylis collina	1	+
<i>Trennarten der Subass. von Bulbostylis:</i>																			
Bulbostylis burchelli	3
Pogonarthria squarrosa	3
<i>Verbands-Kennarten (Indigofero-Loudetia):</i>																			
Loudetia flavida	+	.	2	4	.	3	+	.	1	2	3	.	1	.	.
Aristida leucophaea	.	.	2	+	1	.	.	1	.	.	1	2	+	.	.	.	+	.	.
<i>Klassenkennarten (Eragrostiætea cupricolae):</i>																			
Eragrostis racemosa	+	1	2	1	1	2	2	.	.	.
Loudetia simplex	.	.	.	2	+
<i>Begleiter:</i>																			
Celosia trigyna	+	1	.	.	1	+	+	+	+	1	.	.	.	1	+	1	.	.	.
Brachiaria serrata	+	.	+	1	.	1	1	.	.
Bulbostylis macra	+	+	.	.

Tab. 98: Dicometum niccoliferae ass. nova

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Nr. der Aufnahme	1500	1350	1350	1050	1050	1400	1500	1200	1500	1500	1500	1500	1359
Höhe über NN (m)	5	15	20	10	10	70	10	5	10	10	15	5	15
Neigung (°)	60	70	90	80	70	70	60	60	70	40	60	50	60
Deckungsgrad (%)	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Aufnahmefläche (m ²)													
<i>Assoziations-Kennart:</i>													
Dicoma niccolifera	3	3	4	2	3	1	3	3	2	3	3	1	2
<i>Trennarten der Subass. von Vellozia:</i>													
Vellozia equisetoides	+	1	1	+	1	1	+
Combretum molle	+	.	+	.	+	.
Barleria aromatica	3	3	.	.	.	1
Sutera fondina	1	1
<i>Verbands-Kennarten des Indigofero-Loudetion:</i>													
Loudetia flavida	1	.	.	1
Indigofera setiflora	1	.	1	1	1	+	2	2	.
Aristida leucophaea	.	1	1	2	2
Fimbristylis exilis	1	+
<i>Klassen-Kennarten (Eragrostietea cupricolae):</i>													
Loudetia simplex	+	2	3	.	.	+	1	2	1	1	1	1	3
Eragrostis racemosa	1	.	.	.	2	3
Becium homblei	3	.
<i>Begleiter:</i>													
Diheteropogon amplexens	+	+	.	1	.	+	+
Themeda triandra	1	2	.	3	.	.	.	1	1
Brachiaria serrata	+	1	.	.	+	+	1	+	.
Heteropogon contortus	+	1	+	+	1	.
Securidaca longepedunculata	1	+	1	+	.
Scilla benguelensis	.	.	.	1	.	+	.	.	1	1	.	.	.
Cymbopogon excavatus	.	.	.	+	1	+	.	.	1	1	.	.	.
Andropogon gayanus	.	.	.	+	.	.	.	+	1	.	.	+	.
Diplorhynchus condylocarpon	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	.	+	.
Blepharis acuminata	3	2	1	3	.	.	.



Abb. 44: Grenze zwischen Serpentin und Sedimentformationen in Neuseeland. Die kleinen Bäume im Vordergrund sind *Nothofagus solandri*. Aufnahme von Dr. Brooks

Lyon et al. (1970) folgende schwermetallresistente Ökotypen für diese Bestände angeführt: *Hebe odora* (Scrophulariaceae), *Leptospermum scoparium* (Myrtaceae), *Stellaria roughii*, *Gentiana corymbifera*, *Lycopodium australianum*, *Phormium colensoi* (Liliaceae) und die Epacridaceen *Dracophyllum filifolium*, *D. prunum* und *D. uniflorum*. Eine genaue Vegetationsanalyse liegt bis jetzt noch nicht vor.

Ökologische und physiologische Untersuchungen wurden an einzelnen Arten von Betts (1918) und Lyon et al. (1968, 1969, 1970, 1971) durchgeführt.

b) Neukaledonisches Florengebiet

Neukaledonien ist reich an schwermetallreichen Serpentinegebieten (Birkel und Wright 1945, Tercinier 1962) mit einer hoch spezialisierten Vegetation. Auf Böden mit Gehalten von 7450–16200 mg Nickel und 18700 bis 22000 mg Chrom/kg Boden sowie mit sehr geringen Mengen an pflanzenverfügbarem Phosphat (0–1 mg/kg) stockt eine sehr offene Macchie mit *Myrtus rufopunctatus*, *Leucopogon albicans* und *Grevillea exul* in der Strauchschicht

sowie einer dichten Krautschicht, die hauptsächlich aus den Cyperaceengattungen *Schoenus* und *Lophoschoenus* besteht (Jaffré 1969, 1970, 1973, Jaffré et al. 1971). Die Erforschung dieser Schwermetallvegetation steht erst in den Anfängen, wie die kürzlich erst als Nickelakkumulatoren entdeckten Violaaceen *Hybanthus caledonicus* und *H. austrocaledonicus* und die Rubiacee *Psychotria douarrei* zeigen (Jaffré et Schmid 1974).

III. Schwermetallvegetation der Neotropis

Über die Schwermetallvegetation Mittel- und Südamerikas liegen trotz der Fülle oberflächennaher Erzlagerstätten noch keine Untersuchungen der Schwermetallvegetation vor, wenn man von den Analysen zur Strahlenwirkung uran- und thoriumreicher Böden in Brasilien (Penna Franca et al. 1963, 1965) einmal absieht. Wegen der raschen Ausbeutung der Schwermetallvorkommen wäre eine Bestandsaufnahme in diesem Florenreich dringend notwendig.

IV. Schwermetallvegetation Australiens

In Australien ist schon seit Skertchly (1897) und Bailey (1899) die Caryophyllacee *Polycarpaea spirostylis* als Kupfer-Indikatorpflanze (Queensland copper indicator plant) bekannt. Eine weiterführende Bearbeitung der Schwermetallvegetation Australiens hat aber erst 1965 begonnen (Cole 1965, Nicolls et al. 1965). In Übereinstimmung mit den bisher behandelten Kontinenten ist auch in Australien und Neuseeland die Vegetation der Schwermetallböden durch das Fehlen von Bäumen ausgezeichnet. Infolge der noch völlig unzureichenden synsystematischen Kenntnisse der australischen Vegetation werden hier die Assoziationen ohne weitere Gliederung wiedergegeben.

Polycarpaeion metallicolae all. nov.

Tephrosio polyzygae-Polycarpaeetum synandrae ass. nova

In Arnhemland (Nord-Territorium) gedeiht bei Waimuna Springs auf Böden mit einem Schwermetallgehalt von 0,6–8,5 % Zn,

0,2–0,7 % Pb und bis zu 0,2 % Cu eine Schwermetallpflanzengesellschaft, die durch *Polycarpaea synandra* und durch die Papilionate *Tephrosia polyzyga* gekennzeichnet ist (Tab. 99, Spalte A). Zu diesen Kennarten der Assoziation gesellen sich dann noch *Aristida browniana* und *Heteropogon triticeus* mit höheren Deckungsgraden (Cole et al. 1968). Aus der umgebenden *Eucalyptus confertiflora-Erythrophleum chlorostachys*-Savanne kann sich nur *Gardenia megasperma* auf den Schwermetallböden mit Kümmerformen halten.

Polycarpaeetum glabrae ass. nova

Die schwermetallreichen Böden (3 % Zn, 0,5 % Pb, 0,2 % Cu) im Mt. Isa-Conclurry-Schwermetalldistrikt in West-Queensland werden von einer Assoziation besiedelt, in der die Caryophyllacee *Polycarpaea glabra*, die Graminee *Eriachne mucronata* und die Cyperacee *Bulbostylis barbata* dominieren (Nicolls et al. 1965) und die ich als Polycarpaeetum glabrae fasse (Tab. 99, Spalte B). Auf Böden mit geringerem Schwermetallgehalt kommen dann eine noch nicht determinierte *Tephrosia*-Art und die Graminee *Triodia pungens* hinzu



Abb. 45: Polycarpaeetum glabrae auf den schwermetallreichen Böden von Turkey Creek mit *Polycarpaea glabra* (blühend) und *Tephrosia* spec. Im Hintergrund die *Eucalyptus argillacea*-*Acacia chisholmii*-*Triodia pungens*-Assoziation auf schwermetallarmen Böden. Aufnahme aus Nicolls et al.

Tab. 99: Schwermetallpflanzengesellschaften
N-Australiens

A = *Tephrosia polyzygae* – *Polycarpacetum* (n. Cole et al. 1968)

B = *Polycarpacetum glabrae* (n. Nicolls et al. 1965)

	A	B
Zahl der ausgewerteten Transekte	5	10
<i>Assoziations-Kennarten des</i>		
<i>Polycarpacetum synandrae</i> :		
<i>Polycarpaea synandra</i>	IV	.
<i>Tephrosia polyzyga</i>	V	.
<i>Assoziations-Kennarten des</i>		
<i>Polycarpacetum glabrae</i> :		
<i>Polycarpaea glabra</i>	.	V
<i>Eriachne mucronata</i>	.	V
<i>Bulbostylis barbata</i>	.	IV
<i>Begleiter</i> :		
<i>Aristida browniana</i>	IV	II
<i>Gomphrena canescens</i>	V	.
<i>Galactia muelleri</i>	V	.
<i>Heteropogon triticeus</i>	IV	.
<i>Chrysopogon pallidus</i>	IV	.
<i>Vetiveria elongata</i>	IV	.
<i>Eriachne spec.</i>	IV	.
<i>Gardenia megasperma</i>	IV	.
<i>Fimbristylis schultzei</i>	III	.
<i>Euphorbia spec.</i>	I	.
<i>Eucalyptus confertiflora</i>	I	.
<i>Grevillea dimidiata</i>	I	.
<i>Borreria spec.</i>	I	.
<i>Erythrophloeum chlorostachys</i>	I	.
<i>Cleome viscosa</i>	.	II
<i>Triodia pungens</i>	.	II
<i>Triodia longiceps</i>	.	I
<i>Fimbristylis spec.</i>	.	I
<i>Tephrosia spec. nov.</i>	.	I
<i>Eriachne pulchella</i>	.	I
<i>Heliotropium tenuifolium</i>	.	I

Tab. 100: Schwermetallpflanzengesellschaften
W-Australiens

A = *Dodonaea microzyga* – *Trymalietum myrtilli* (n. Cole 1973)

B = *Eremophiletum weldii* (n. Cole 1973)

	A	B
Zahl der Aufnahmen	10	10
<i>Assoziations-Kennarten des</i>		
<i>Trymalietum</i> :		
<i>Dodonaea microzyga</i>	V	.
<i>Trymalium myrtillos</i>	IV	.
<i>Assoziations-Kennarten des</i>		
<i>Eremophiletum</i> :		
<i>Eremophila weldii</i>	.	V
<i>Westringia rigida</i>	.	II
<i>Verbands-Kennarten des Hybanthion</i> :		
<i>Hybanthus floribundus</i>	V	V
<i>Grevillea acuarua</i>	I	III
<i>Begleiter</i> :		
<i>Scaevola spinescens</i>	IV	IV
<i>Dodonaea lobulata</i>	II	II
<i>Acacia erinacea</i>	I	II
<i>Eucalyptus spec.</i>	I	I
<i>Alyxia buxifolia</i>	IV	.
<i>Eremophila oppositifolia</i>	IV	.
<i>Atriplex nummularia</i>	IV	.
<i>Eremophila elachantha</i>	I	.
<i>Exocarpus aphyllus</i>	I	.
<i>Casuarina obesa</i>	.	V
<i>Eremophila oldfieldii</i>	.	IV
<i>Eremophila strongylophylla</i>	.	III
<i>Santalum spicatum</i>	.	III
<i>Kochia sedifolia</i>	.	III
<i>Cassia nemophylla</i>	.	III
<i>Eucalyptus lesoueffi</i>	.	II
<i>Acacia brachystachya</i>	.	II
<i>Sarcostemma australe</i>	.	I
<i>Euchylaena tomentosa</i>	.	I
<i>Olearia muelleri</i>	.	I

(Abb. 45). Kümmerformen von *Eucalyptus terminalis* leiten dann zur *Eucalyptus brevifolia*-Savanne auf normalen Böden über. Eine verarmte Ausbildung dieser Assoziation mit hohen Anteilen der *Amaranthaceae* *Ptilotus obovatus* ist im Broken-Hill-Gebiet (Neu-Südwesten) auf bleireichen Böden verbreitet (Cole 1965).

Eriachne-Polycarpacetum spirostylis ass. nova

In NE-Queensland bei Chilagoe und Mungana besiedeln *Polycarpaea spirostylis*, die

«Kupferblume von Herberton» (Bailey 1909), *Bulbostylis barbata* und *Eriachne mucronata* die Areale mit hohen Bodenkupfergehalten (über 0,2 % Cu), während die Papilionate *Crotalaria trifoliolatum* bei Kupferkonzentrationen von 200–2000 mg/kg Boden vorkommt (Cole 1965). Allerdings ist die sog. Kupferblume von Herberton keine echte Cu-Indikatorpflanze, da sie mit anderen Ökotypen auch auf schwermetallärmeren Böden in Queensland und im Nord-Territorium vorkommt (Cole et al. 1968). Ebenso ist es um die bleiakkulierende *Aizoaceae* *Trianthema* (Rum

Jungle lead accumulator plant) bestellt (Cole et al. 1968). Weitere Untersuchungen der Gesellschaft wurden von Correll und Taylor (1974) durchgeführt.

Hybanthion floribundi all. nov.

Auf Böden mit hohen Nickelgehalten (0,14 % Ni) im Eastern Goldfield von West-Australien ist die Violacee *Hybanthus floribundus* charakteristisch (Severne und Brooks 1972, Cole 1973). Die Pflanze enthielt maximal 23 % Nickel in der Asche. Wegen der weiten Verbreitung dieser Art auf den Schwermetallböden West-Australiens und der sonst starken floristischen Differenzierung dieser Pflanzenbestände halte ich die Aufstellung eines eigenen Verbandes gerechtfertigt. Eine zweite Verbandskennart ist die strauchige Proteacee *Grevillea acuaria*.

Dodonaeo microzygae-Trymalietum myrtilli ass. nova

Die nickel- und kupferreichen Böden im Gebiet von Widgiemooltha heben sich physiognomisch durch das Fehlen von Bäumen

gegen das *Eucalyptus oleosa*-*E. griffithsii*-*E. salmonophlora*-Waldland ab. Neben *Hybanthus floribundus* und *Grevillea acuaria* ist die Pflanzengesellschaft der Schwermetallböden durch das Vorkommen der Sapindacee *Dodonaea microzyga* und der Rhamnacee *Trymalium myrtillus* gekennzeichnet. Weitere hochstete Arten sind *Atriplex nummularia*, die Myoporacee *Eremophila oppositifolia*, die Apocynacee *Alyxia buxifolia* und die Goodeniacee *Scaevola spinescens*. Die Gras- und Krautschicht dieser Bestände ist bisher nicht erfaßt (Tab. 100).

Eremophiletum weldii ass. nova

Auf die nickelreichen Böden (0,1–0,5 %) von Kurnalpi ist die Myoporacee *Eremophila weldii* beschränkt, die zusammen mit der Labiate *Westringia rigida* und *Hybanthus floribundus* eine eigene Assoziation bildet. Weitere hochstete Arten sind *Casuarina obesa*, *Eremophila oldfieldii* und *E. strongylophylla* (Tab. 100). Eine eingehende ökologische Untersuchung der Gesellschaft steht noch aus (Cole 1973, Severne 1974).

Literatur

- ALLAN, M. & E. L. BIRSE (1972): Plant communities of serpentine soils. (Unpubl. MS.)
- ALLEN, R. & P. M. SHEPPARD (1971): Copper tolerance in some Californian populations of the monkey flower *Mimulus guttatus*. – *Proc. R. Soc. B* **177**, 177–196.
- ALLOWAY, B. J. & B. E. DAVIES (1971): Heavy metal content of plants growing on soils contaminated by lead mining. – *J. agric. Sci. Camb.* **76**, 321–323.
- (1971): Trace element content of soils affected by base metal mining in Wales. – *Geoderma* **5**, 197–208.
- ALTHEAGE, C. (1937): Die Steppenhängen bei Rothenburg-Könnern im unteren Saaletal. – *Abh. Ber. Mus. Naturkunde Vorges. Naturwiss. Ver. Magdeburg* **4**, 233–262.
- ANTONOVICS, J. (1972): Population dynamics of the grass *Anthoxanthum odoratum* on a zinc mine. – *J. Ecol.* **60**, 351–366.
- , A. D. BRADSHAW & R. G. TURNER (1971): Heavy metal tolerance in plants. – *Adv. Ecol. Res.* **7**, 1–85.
- ASHIDA, J. (1965): Adaptation of fungi to metal toxicants. – *Ann. Rev. Phytopathol.* **3**, 153 bis 174.
- , N. HIGASHI & T. KIKUCHI (1963): An electron-microscopic study on copper precipitation by copper resistant yeast cells – *Protoplasma* **57**, 27–32.
- AUQUIER, P. (1964): Les Festuca des terrains calaminaires de la Wallonie septentrionale. – *Bull. Soc. R. Bot. Belg.* **97**, 99–130.
- AYENSU, E. S. (1969): Leaf anatomy and systematics Old World Velloziaceae. – *Kew Bull.* **23**, 315–335.
- BAILEY, F. M. (1909): Comprehensive catalogue of Queensland plants. – Brisbane.
- BAINBRIDGE, A. (1969): Mercury tolerance in leaf spots of oats. – *Agriculture (London)* **76**, 97–98.
- BAKER, H. G. (1966): The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. – *Evolution* **20**, 349–368.
- BANAT, K., U. FÖRSTER & G. MÜLLER (1972): Schwermetalle in Sedimenten von Donau, Rhein, Ems, Weser und Elbe im Bereich der Bundesrepublik Deutschland. – *Naturwiss.* **59**, 525–528.
- BARTLEY, D. D. (1966): Pollen analysis of lake deposits near Bamburgh in Northcumberland. – *New Phytol.* **65**, 141–156.
- BAUMANN, A. (1885): Das Verhalten von Zinksalzen gegen Pflanzen und im Boden. – *Landw. Versuchsstation* **31**, 1–53.
- BAUMEISTER, W. (1954): Über den Einfluß des Zinks bei *Silene inflata* Sm. I. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **67**, 205–213.
- (1967): Schwermetallpflanzengesellschaften und Zinkresistenz einiger Schwermetallpflanzen. – *Angew. Bot.* **40**, 185–204.
- & H. BURGHARDT (1956): Über den Einfluß des Zinks bei *Silene inflata* Sm. II. CO_2 -Assimilation und Pigmentgehalt. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **69**, 161–168.
- , W. ERNST & F. RÜTHER (1967): Zur Soziologie und Ökologie europäischer Schwermetall-Pflanzengesellschaften. – *Forschungsber. Land. Nordrhein-Westfalen* Nr. **1803**, 1–46. Köln u. Opladen.
- BAYER, E., H. EGETER, A. FINK, K. NETHER & K. WEGWAN (1966): Complex formation and flower colors. – *Angew. Chem. Intern. Edn.* **5**, 791–798.
- BAZILEVSKAYA, N. A. & Z. A. SIBIREVA (1950): Izmenenie okraski renčika i Eschscholtzia californica pod vlijaniem mikroelementov. *Trudy-Glasn. Bot. Sada* **6**, 32–38.
- BEATH, O. A., C. S. GILBERT & H. F. EPPSON (1939): The use of indicator plants in locating seleniferous areas in western United States. – *Amer. J. Bot.* **26**, 257–269.
- (1943): Toxic vegetation growing on the salt wash sandstone member of the Morrison formation. – *Amer. J. Bot.* **30**, 698–707.
- BECK, J. V. (1967): The role of bacteria in copper mining operation. – *Biotechnology Bioengin.* **9**, 487–497.
- BECKWITH, R. S. (1955): Metal complexes in soils. – *Austral. J. Agr. Res.* **6**, 685–698.
- BERNIS, F. (1953): Revisión dos género *Armeria* Willd. con especial referencia a los grupos ibéricos. – *An. Inst. Bot., A. J. Cavanilles* **11**, 5–288.
- BERSIN, T. (1963): Biochemie der Mineral- und Spurenelemente. – *Akad. Verlagsgesellschaft Frankfurt*.
- BETTS, M. W. (1918): Notes on the autecology of certain plants of the periodite belt, Nelson. – *Trans. New Zealand Inst.* **50**, 230–243.
- BEUG, H. J. (1957): Untersuchungen zur spät-

- glazialen und frühpostglazialen Floren- und Vegetationsgeschichte einiger Mittelgebirge (Fichtelgebirge, Harz, Rhön). – *Flora* **145**, 167–211.
- BIRKEL, K. S. & A. C. S. WRIGHT (1945): A serpentine soil in New Caledonia. – *New Zealand J. Sci. Technol.* **27A**, 72–76.
- BIRKS, H. J. B. (1965): Late-glacial deposits at Bagmere, Cheshire, and Chat Moss, Lancashire. – *New Phytol.* **64**, 270–285.
- BISHOP, R. F. & D. CHISHOLM (1962): Arsenic accumulation in Annapolis Valley orchard soils. – *Can. J. Soil Sci.* **42**, 72–80.
- BITTMANN, E. (1949): Die Pflanzengesellschaften des Okertales zwischen Stadt Oker und Schladen als Planungsgrundlagen für Lebendverbauung, Hochwasserschutz und Aufforstung. – *Dipl.-Arb.*, Stolzenau.
- BJÖRLYKKE, B. (1938): Vegetasjonen på olivinsten på Sunmøre. – *Nyt Mag. Naturvid.* **79**, 64.
- BOAWN, L. C., F. G. VIETS jr. & C. L. CRAWFORD (1954): Effect of phosphate fertilizers on zinc nutrition of field beans. – *Soil Sci.* **78**, 1–7.
- BODE, A. (1928): Reste alter Hüttenbetriebe im West- und Mittelharze. – *Jahrb. Geogr. Ges. Hannover* **1928**, 141–197.
- BOOTH, G. H. & S. J. MERCER (1963): Resistance to copper of some oxidizing and reducing bacterias. – *Nature (Lond.)* **199**, 622.
- BOWEN, J. E. (1969): Absorption of copper, zinc, and manganese by sugarcane leaf tissues. – *Plant Physiol.* **44**, 255–261.
- BRADSHAW, A. D. (1952): Populations of *Agrostis tenuis* resistant to lead and zinc poisoning. – *Nature (Lond.)* **169**, 1098.
- , T. S. McNEILLY & R. P. G. GREGORY (1965): Industrialization, evolution, and the development of heavy metal tolerance in plants. – *Ecology and the Industrial Society*, 5th Brit. Ecol. Soc. Symp., 327–343. Oxford.
- BRASSARD, G. R. (1969): *Mielichhoferia elongata*, a copper moss new to North America, found in Arctic Canada. – *Nature (Lond.)* **222**, 584.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1961): Die inneralpine Trockenvegetation. – *Stuttgart*. 273 pp.
- & R. TÜXEN (1943): Übersicht über die höheren Vegetationseinheiten Mitteleuropas. *Sigma Comm.* **84**, 1–11. Montpellier.
- & (1952): Irische Pflanzengesellschaften. Die Pflanzenwelt Irlands. – *Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich* **25**, 224–420.
- BREUER, H. & T. MÜLLER (1961): Notiz über Flechtengesellschaften auf den Bleibergwerkhalden in Bleialf, Krs. Prüm. – *Decheniana (Bonn)* **114**, 27–29.
- BRODA, E. (1965): Mechanism of uptake of trace elements by plants. (Experiments with radio-zinc.) – *Isotopes and Radiation in Soil and Plant Nutrition Studies*. – IAEA Wien, 207–215.
- & G. R. FINDENEGG (1966): Spezifität der Zinkaufnahme durch *Chlorella*. – *Experientia* **23**, 18–19.
- BRÖKER, W. (1963): Genetisch-physiologische Untersuchungen über die Zinkverträglichkeit von *Silene inflata* Sm. – *Flora (Jena)* **153**, 122–156.
- BROOKS, R. R. (1972): *Geobotany and Biogeochemistry in Mineral Exploration*. New York, San Francisco, London, 290 pp.
- BROWN, A. W. A. (1957): Insecticide resistance in arthropods. – *WHO Monogr. Ser.* **38**, 1–240.
- BROWN, D. H. & D. R. SLINGSBY (1972): The cellular location of lead and potassium in the lichen *Cladonia rangiformis* (L.) Hoffm. *New Phytol.* **71**, 297–305.
- BROWN, J. C., L. D. TIFFIN & R. S. HOLMES (1960): Competition between chelating agents and roots as factor affecting absorption of iron and other ions by plant species. – *Plant Physiol.* **35**, 87–886.
- BURLESON, C. A. & N. R. PAGE (1967): Phosphorus and zinc interactions in flax. – *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **31**, 510–513.
- CANNON, H. L. (1952): The effect of uranium-vanadium deposits on the vegetation of the Colorado Plateau. – *Amer. J. Sci.* **250**, 735 to 770.
- (1955): Geochemical relations of zinc-bearing peat to the Lockport dolomite, Orleans County, New York. – *U. S. Geol. Surv. Bull.* **1000-D**, 119–185.
- (1960a): Botanical prospecting for ore deposits. – *Science* **132**, 591–597.
- (1960b): The development of botanical methods for prospecting for uranium on the Colorado Plateau. – *U. S. Geol. Surv. Bull.* **1085-A**, 1–50.
- & J. M. BOWELS (1962): Contamination of vegetation by tetraethyl lead. – *Science* **137**, 765–766.
- CARLES, J. & R. PULOU (1971): La résistance à la toxicité du zinc. – *Oecol. Plant.* **6**, 319–328.
- CHIRANJEEVI-RAO, K., T. N. KRISHNAMURTHY & J. THULJARAM RAO (1967): Cation-exchange capacity of roots and yield potential in sugarcane. – *Plant Soil* **27**, 314–318.
- CHOU-CHIN-HAN (1960): The results and future of scientific research in geophysical prospecting in Communist China. – *Internat. Geol. Rev.* **2**, 361–365.
- CHRISTIANSEN, W. (1931): Die mitteldeutschen Formenkreise der Gattung *Armeria*. – *Bot. Archiv* **31**, 247–265.
- COKER, P. D. (1971): *Mielichhoferia elongata* Hornsch. and *Saellania glaucescens* (Hedw.)

- Broth. in Scotland. – Trans. Br. bryol. Soc. **6**, 317–322.
- COLE, M. M. (1965): The use of vegetation in mineral exploration in Australia. – Proc. Commonw. Min. Metall. Congr. **6**, 1429–1458.
- (1973): Geobotanical and biogeochemical investigations in the sclerophyllous woodland and shrub associations of the eastern gold-fields area of western Australia, with particular reference to the role of *Hybanthus floribundus* (Lindl.) F. Muell. as a nickel indicator and accumulator plant. – J. appl. Ecol. **10**, 269–320.
- , D. M. J. PROVAN & J. S. TOOMS (1968): Geobotany, biogeochemistry in mineral exploration in the Bulman-Waimuna Springs area, Northern Territory, Australia. – Trans. Inst. Min. Metall. B 81–B 103 (1968).
- CONOLLY, A. P., H. GODWIN & E. M. MEGAW (1950): Studies in the postglacial history of British vegetation. XI. Late-glacial deposits in Cornwall. – Phil. Trans. Roy. Soc. London Ser. B **234**, 397–469.
- COOK, S. C. A., C. LEFEBVRE & T. MCNEILLY, 1972: Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soil. – Evolution **26**, 366–372.
- CORREL, R. L., & R. G. TAYLOR, 1974: Occurrence of *Polycarpaea spirostylis* at Daisy Bell copper mine, Emuford, north Queensland, Australia. – Trans. Instn. Min. Metall. **B 83**, 30–34.
- DAVIES, B. E. (1971): Trace metal content of soils affected by base metal mining in the west of England. – Oikos **22**, 366–372.
- DAVIS, P. H. & V. H. HEYWOOD (1963): Principles of Angiosperm Taxonomy. Edinburgh, London 556 pp.
- DELAS, J. (1963): Toxicity of copper accumulated in the soil. – Agrochimica **7**, 258–280.
- & A. DARTIGUES (1970): Exemple de problèmes régionaux. II. Le Sud-Ouest. – Ann. Agron. **21**, 603–615.
- DE LAVAL, J. & J. DEMONTY (1972): Évolution de la microflore du sol en fonction de sa concentration en Zn et en Pb. – Rev. Ecol. Biol. Sol. **9**, 491–504.
- DELECOUR, F. (1968): Distribution des oligo-éléments cuivre, zinc et molybdène dans les sols forestiers de l'Ardenne belge. – Pedologie **18**, 43–62.
- DEMOULIN, V., J. LAMBINON, A. MAQUINARY & J. L. RAMAUT (1967): Teneur en zinc et en plomb de quelques gastéromycètes des terrains calaminaires belges. – Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. **37**, 305–308.
- DE MUMBRUM, L. E. & M. L. JACKSON (1956): Copper and zinc exchange from dilute neutral solutions by soil colloidal electrolytes. – Soil Sci. **81**, 353–357.
- DENAEYER-DE SMET, S. (1970): Considérations sur l'accumulation du zinc par les plantes poussant sur sol calaminaire. – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. **46** (11), 1–13.
- DE OLIVEIRA, M. M. (1963): Chromatographic isolation of monofluoro-acetic acid from *Paliourea marcgravi* Hil. – Experientia **19**, 586.
- DIERSCHKE, H. (1968): Syndynamik – ein wichtiger Forschungszweig der Vegetationskunde. – Vegetatio **15**, 388–397.
- (1969): Pflanzensoziologische Exkursionen im Harz. – Mitt. Flor. soz. Arb. **14**, 458 bis 479.
- DOBŹAŃSKA, J. (1955): Badani florystyczneoekologiczne nad roślinością galmanowa okolic Boleśławia i Olkusza. – Acta Soc. Bot. Polon. **24**, 357–408.
- DONADILLE, P. (1969): Contribution à l'étude du genre *Armeria* Willd. (Plumbaginaceae). III. Clé générale des taxon français. – Bull. Soc. bot. Fr. **116**, 511–521.
- (1969/70): Contribution à l'étude biosystématique du genre *Armeria* Willd.: *Armeria muelleri* Huet du Pavillon: distribution géographique, description, position systématique, affinités. – Ann. Fac. Sci. Marseille **235–240** (1969/70).
- DREW, A. & C. REILLY (1972): Observations on copper tolerance in the vegetation of a Zambia copper clearing. – J. Ecol. **60**, 439–444.
- DROUINEAU, G. & R. MAZOYER (1962): Contribution à l'étude de la toxicité du cuivre dans les sols. – An. Agron. **13**, 31–53. Paris.
- DRUDE, O. (1902): Der hercynische Florenbezirk. – Vegetation der Erde VI. Leipzig.
- DUNCAN, D. W. & A. BRUYNESTEYN (191): Enhancing bacterial activity in an uranium mine. – Can. Min. Metall. Bull. **64**, Nr. 709, 32–36.
- DUNNE, T. C. (1956): A zinc-copper antagonism affecting cereals. – Austral. Plant Nutrient Conf. **1**, 278–283.
- DUVIGNEAUD, P. (1949): Les savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique. – Lejeunia, Mém. **10**, 1–192.
- (1958): La végétation du Katanga et des ses sols métallifères. – Bull. Soc. r. Bot. Belg. **90**, 127–286.
- (1959): Plantes «cobaltophytes» dans le Haut-Katanga. – Idem **91**, 111–134.
- (1966): Note sur la biogéochimie des serpentes du sud-ouest de la France. – Bull. Soc. r. Bot. Belg. **99**, 271–329.
- & S. DENAEYER-DE SMET (1960): Action de certains métaux lourds du sol (cuivre, cobalt, manganèse, uranium) sur la végétation dans le Haut-Katanga. – Colloque sur les rapports sol-végétation, sous la direction de Viemont-Bougin. 121–139. Paris.

- & (1963): Cuivre et végétation au Katanga. — Bull. Soc. r. Bot. Belg. **96**, 93–224.
- & J. J. SYMOENS (1949): Observations sur la strate algale des formations herbeuses du sud du Congo belge. — *Lejeunia* **13**, 67–98.
- & J. TIMPERMAN (1959): Études sur le genre *Crotalaria*. — Bull. Soc. r. Bot. Belg. **91**, 135 à 162.
- DYKEMAN, W. R. & A. S. DE SOUSA (1966): Natural mechanism of copper tolerance in a copper swamp forest. — Can. J. Bot. **4**, 871 to 878.
- EGGLE, J. (1954): Vegetationsaufnahmen und Bodenuntersuchungen von den Serpentin-gebieten bei Kirchdorf in Steiermark und bei Bernstein im Burgenland. — Mitt. naturw. Ver. Steiermark **84**, 25–37.
- (1955): Ein Beitrag zur Serpentinvegetation in der Gulsen bei Kraubath in Obersteiermark. — Idem **85**, 27–72.
- (1963): Bodenuntersuchungen im Serpentin-gebiete des Kirchkogels bei Pernegg in Steiermark. — Idem **93**, 55–63.
- (1963): Bemerkungen zur Serpentinvegetation in der Gulsen und auf dem Kirchkogel bei Pernegg, in Steiermark. — Idem **93**, 49–54.
- ELLENBERG, H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. (Einführung in die Phytologie IV, 2). — Stuttgart, 543 pp.
- EMMERLING, O. & R. KOLKWITZ (1914): Chemische und biologische Untersuchungen über die Innerste. — Mitt. Kgl. Landesanst. Wasserhygiene 1914, 167–194.
- EPSTEIN, E. (1972): Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. — New York, London, Sydney, Toronto. 412 pp.
- ERNST, W. (1964): Ökologisch-soziologische Untersuchungen in den Schwermetallpflanzengesellschaften Mitteleuropas unter Ein-schluß der Alpen. — Diss. Math. Nat. Fak. Univ. Münster. 70 pp. 1965. Abh. Landesmus. Naturkunde Münster **27** (1), 1–54.
- (1965b): Über den Einfluß des Zinks auf die Keimung von Schwermetallpflanzen und auf die Entwicklung der Schwermetallpflanzen-gesellschaft. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. **78**, 205 bis 212.
- (1966): Ökologisch-soziologische Unters-uchungen an Schwermetallpflanzengesell-schaften Südfrankreichs und des östlichen Harzvorlandes. — Flora **B 156**, 301–318.
- (1968a): Der Einfluß der Phosphatversor-gung sowie die Wirkung von ionogenem und chelatisiertem Zink auf die Zink- und Phos-phataufnahme einiger Schwermetallpflanzen. — Physiol. Plant. **21**, 323–333.
- (1968b): Zur Kenntnis der Soziologie und Ökologie der Schwermetallvegetation Groß-britanniens. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. **81**, 116 bis 124.
- (1968c): Das Violetum calaminariae west-falicum, eine Schwermetallpflanzengesell-schaft bei Blankenrode in Westfalen. — Mitt. Flor. soz. Arbgem. N.F. **13**, 263–268.
- (1968d): Ökologische Untersuchungen der Pflanzengesellschaften unterschiedlich stark gestörter schwermetallreicher Böden in Groß-britanniens. Flora **B 158**, 95–109.
- (1969a): Zur Physiologie der Schwermetall-pflanzen. — Subzelluläre Speicherorte des Zinks. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. **82**, 161–164.
- (1969b): Pollenanalytischer Nachweis eines Schwermetallrasens in Wales. — Vegetatio **18**, 394–400.
- (1969c): Die Schwermetallvegetation Euro-pas. — Habilschrift Math. Nat. Fak. Univ. Münster. 184 pp + XXXI.
- (1971): Zur Ökologie der Miombo-Wälder. — Flora **160**, 317–331.
- (1972a): Ecophysiological studies on heavy metal plants in South Central Africa. — Kir-kia **8**, 125–145.
- (1972b): Schwermetallresistenz und Mineral-stoffhaushalt. — Forschungsber. Land. Nord-rhein-Westfalen **2251**, 1–38. Opladen.
- (1973): Zink- und Cadmium-Immissionen auf Böden und Pflanzen in der Umgebung einer Zinkhütte. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. **85**, 295 bis 300.
- & H. WEINERT (1972): Lokalisation von Zink in den Blättern von *Silene cucubalus* Wib. — Z. Pflanzenphysiol. **66**, 258–264.
- , W. MATHYS, J. SALASKE & P. JANIESCH (1974): Schwermetallbelastung in Westfalen. — Abh. Landesmus. Naturkunde Münster
- FALK, H., U. LÜTTGE & J. WEIGL (1966): Unter-suchungen zur Physiologie plasmolysierter Zellen. II. Ionenaufnahme, O₂-Wechsel, Trans-port. — Z. Pflanzenphysiol. **54**, 446–462.
- FEDEROV, V. A. (1961): The poisoning of cattle with lead compounds. — Veterinariya **11**, 56 bis 58.
- FEJDIOVÁ, V. (1970): K problematike botanického výskumu hald. — Biologia (Bratislava) **25**, 255–256.
- FERGUSON, W. S. (1944): “Teart” of Somerset. A molybdenosis of farm animals. — Proc. Nutrition Soc. **1**, 215–220.
- FERNALD, M. L. (1907): The soil preferences of certain alpine and subalpine plants. — Rhodora **9**, 149–193.
- (1911): A botanical expedition to Newfound-land and southern Labrador. — Idem **13**, 109–162.
- FILIPOVIĆ, Z., B. STANKOVIĆ, Ž. DUŠIĆ & V. PIŠTELJIĆ (1959): Uticaj olova na sadržaj nekih mikroelementa u travi na pašnjacima u

- okolini rudnika Trepče. – Arh. Poljopr. Nauk **12**, 63–68.
- FLEROVA, T. P. & V. E. FLEROV (1964): Obit geokhimičeskikh poiskov i geobotaničeskikh v Dzungarii Ala Tau. – Sb. Mater. geol. polez. Iskop. Yuzhn. Kazakh. **2**, 144–152.
- FLETCHER, A. W. (1970): Metal mining from low-grade ore by bacterial leaching. – Trans. Inst. Min. Metall. **79**, Nr. 769, C247–C252.
- FLOWERS, T. J. (1972): The effect of sodium chloride on enzyme activities from four halophyte species of Chenopodiaceae. – Phytochem. **11**, 1881–1886.
- FRASER, D. C. (1961): Organic sequestration of copper. – Econ. Geol. **56**, 1063–1078.
- FUHRMANN, G. F. & A. ROTHSTEIN (1968): The mechanism of the partial inhibition of fermentation in yeast by nickel ions. – Biochim. Biophys. Acta **163**, 331–338.
- FUKAREK, P. (1964): Pflanzensoziologie. WTB **14**, 1–160. Berlin.
- GADGILL, R. L. (1969): Tolerance of heavy metals and the reclamation of industrial waste. – J. appl. Ecol. **6**, 247–259.
- GAMBI, O. V. (1967): Primi dati sulla localizzazione istologica del nichel in Alyssum bertolonii Desv. – Giorn. Bot. Ital. N.S. **101**, 59–60.
- GAMS, H. (1938): Über einige flechtenreiche Trockenrasen Mitteldeutschlands. – Hercynia **1**, 277–284.
- (1966): Erzpflanzen der Alpen. – Jb. Schutz Alpenpfl. Tiere **31**, 1–9.
- GARBER, K. (1970): Verunreinigung durch schwermetallhaltige Stäube – Wirkungen auf Pflanzen. – Landw. Forsch. Sonderheft **25**, I, 59–68.
- GAUCKLER, K. (1954): Serpentinvegetation in Nordbayern. – Ber. Bay. Bot. Ges. **30**, 19–26.
- GIBSON, I. A. S. (1958): Phytotoxic effects of copper fungicides on acid soils. – E. afr. Agric. J. **24**, 125–127.
- GODWIN, H. (1956): The History of the British Flora. – Cambridge.
- (1968): Studies of the post-glacial history of British vegetation. XV. Organic deposits of Old Buckenham Mere, Norfolk. – New Phytol. **67**, 95–107.
- GOPAL-AYENGAR, A. R. & K. B. MISTRY (1962): On the radioactivity of plants from the high radiation areas of the Kerala coast and adjoining regions. I. Studies on the uptake of gamma-emitting radionuclides. – Radioisotopes in Soil-Plant Nutrition Studies. – IAEA Wien 3–16.
- GORDAN, L. M., G. T. GOODMAN & T. M. ROBERTS (1971): Plants and soils as indicators of metals in the air. – Nature (London) **231**, 287 to 292.
- GREGORY, R. P. G. & A. D. BRADSHAW (1965): Heavy metal tolerance in populations of *Agrostis tenuis* Sibth. and other grasses. – New Phytol. **64**, 131–143.
- GRIES, B. (1965): Zellphysiologische Untersuchungen über die Resistenz gegen Zink an *Galmeiökotypen* und der Normalform von *Silene cucubalus*. – Diss. Math. Nat. Fak. Univ. Münster.
- (1966): Zellphysiologische Untersuchungen über die Zinkresistenz bei *Galmeiformen* und Normalformen von *Silene cucubalus* Wib. – Flora **B 156**, 271–290.
- (1969): Über die Zinkresistenz der Schwermetallform von *Silene cucubalus* var. *humilis* im Laufe der Vegetationsperiode. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. **81**, 267–275.
- GRIFFITH, J. J. (1919): Influence of mines upon land and livestock in Cardiganshire. – J. Agric. Sci. **9**, 366–395.
- GRÜNDLER, P. (1931): Beitrag zur Ökologie und Soziologie der oberschlesischen Haldenflora. – Mitt. Beuthener Gesch. Museumsver. **13/14**, 233–249.
- GURD, F. R. N. & P. E. WILCOX (1956): Advances in protein chemistry **11**, 312.
- HÄRTEL, O. (1956): Der Wasserhaushalt der Parasiten. Handbuch der Pflanzenphysiologie III. Pflanze und Wasser, 951–960. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- (1959): Der Erwerb von Wasser und Mineralstoffen bei Hemiparasiten. – Handbuch der Pflanzenphysiologie. XI. Heterotrophie. 33 bis 45. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- HALL, R. J. (1972): The distribution of organic fluorine in some toxic tropical plants. – New Phytol. **71**, 855–871.
- HALLIDAY, G. (1958): Studies in *Minuartia verna* complex. I. – Feddes Repert. **69**, 8–14.
- HAMMOND, P. B. & A. L. ARONSON (1964): Lead poisoning in cattle and horses in the vicinity of a smelter. – Ann. N. Y. Acad. Sci. **111**, 595–611.
- HARBORNE, J. B. (1967): Comparative biochemistry of the flavonoide. IV. Correlations between chemistry, pollen morphology and systematics in the family Plumbaginaceae. – Phytochem. **6**, 1415–1428.
- HARSHBERGER, J. W. (1903): The flora of the serpentine barrens of southeast Pennsylvania. – Science N.S. **18**, 339–343.
- (1904): A phyto-geographic sketch of extreme southeastern Pennsylvania. – Bull. Torrey Bot. Club **31**, 125–159.
- HARTMAN, E. L. (1969): The ecology of the “Copper Moss” *Mielichhoferia mielichhoferi* in Colorado. – Bryologist **72**, 56–59.
- HAWF, L. F. & W. E. SCHMID (1967): Uptake and translocation of zinc by intact plants. – Plant Soil **27**, 249–260.

- HAYEK, A. (1922): Versuch einer natürlichen Gliederung des Formenkreises der *Minuartia verna* (L.) Hiern. – Österr. Bot. Zeitschr. **71**, 89–116.
- HEDBERG, O. (1957): Afroalpine vascular plants. – Symb. Bot. Upsal. **15**, 1–411.
- HEGI, G. (1926–1968): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München.
- HEILENZ, S. (1970): Untersuchungen über den Bleigehalt von Pflanzen an verkehrsreichen Standorten. – Landw. Forsch. Sonderheft **25**, I. 73–78.
- HEIMANS, J. (1936): De herkomst van de zinkflora aan de Geul. – Ned. Kruidk. Archief **46**, 878–897.
- (1937): De oorsprong van de zinkflora aan de Geul. – Natuurhist. Maandbl. **26**, 11–12, 15.
- (1937): Over de zinkplanten-associatie in het Geuldal bij Epen. – Idem **26**, 53–54.
- (1961): Taxonomic, phytogeographical and ecological problems round *Viola calaminaria*, the zinc violet. – Publ. Nat. Genootsch. Limburg **12**, 55–71.
- (1966): Het blauwe zinkviooltje van Westfalen. – De levende Natuur **69**, 265–270.
- HENKENS, C. H. (1961): Zinkovermaat op bouwland. – Landbouwkund. Tijdschr **73** (19), 917–926.
- HENWOOD, W. J. (1857): Notice of the copper turf of Merioneth. – Edinburgh New Phil. J. **5**, 61–63.
- HEWITT, E. J. (1958): The role of mineral elements in the activity of plant enzyme systems. – Handbuch der Pflanzenphysiologie. IV. Die mineralische Ernährung der Pflanze. 427–481. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- HEYNERT, H. (1970): Blühende Bergheimat. Leipzig.
- HILITZER, A. (1923): Příspěvky k lišejníkovému šumavému Pošumavý. – Časopis Národního Muzea Praha **97**, 117–127.
- HIRTE, W. (1963): Bemerkungen zur Bestimmung der Dehydrogenase-Aktivität im Boden. – Zentralbl. Bakt. Abt. II, **116**, 478.
- HODGSON, J. F., H. R. GEERING & W. A. NORVELL (1965): Micronutrient cation complexes in soil solution. I. Partition between complexed and uncomplexed forms. Proc. Soil Sci. Soc. Amer. **29**, 665–669.
- , W. L. LINDSAY & J. F. TRIERWEILER (1966): Micronutrient cation complexes in soil solution. II. Complexes of zinc and copper in displaced solution from calcareous soils. – Idem **30**, 723–726.
- HÖFNER, W. (1968): Organische Metallkomplexe als Transportformen aufgenommener Mikronährstoffe. – Landw. Forsch. **21**, 259–265.
- HOHENESTER, A. (1960): Grasheiden und Föhrenwälder auf Diluvial- und Dolomitsanden im nördlichen Bayern. – Ber. Bay. Bot. Ges. **33**, 30–85.
- HORSCHRAFT, F. D. M. (1961): Vegetation. – In: F. MENDELSON (ed.), The Geology of the Northern Rhodesian Copperbelt. – London.
- HORSFALL, J. G. (1956): Principles of Fungicidal Action. – Chronica Botanica. Massachusetts.
- HOWARD-WILLIAMS, C. (1969): The ecology of *Becium homblei*. – M. Phil. Thesis Univ. London.
- (1970): The ecology of *Becium homblei* in Central Africa with special reference to metalliferous soils. – J. Ecol. **58**, 745–763.
- (1971a): Environmental factors controlling the growth of plants on heavy metal soils. – Kirkia **8**, 91–102.
- (1971b): Morphological variation between isolated populations of *Becium homblei* (De Wild). Duvign. & Plancke growing on heavy metal soils. – Vegetatio **23**, 141–151.
- (1972): Factors influencing copper tolerance in *Becium homblei*. – Nature (London) **237**, 171.
- HSIEH & HSU (1954): On *Elsholtzia haichowensis* – an index plant for copper. – Bull. Geol. Soc. China **32** (4).
- HUFF, L. C. (1952): Abnormal copper, lead, and zinc content of soil near metalliferous veins. – Econ. Geol. **47**, 517–542.
- HURD-KARRER, A. M. (1934): Selenium injury to wheat plants and its inhibition by sulphur. – J. Agr. Res. **49**, 343–357.
- (1937): Selenium absorption by crop plants as related to their sulphur requirement. – Idem **54**, 601–608.
- (1938): Relation of sulphate to selenium absorption by plants. – Amer. J. Bot. **25**, 666 to 675.
- ILJIN, W. S. (1935): Das Absterben von Pflanzenzellen in reinen und ausbalancierten Salzlösungen. – Protoplasma **24**, 409–430.
- IVERSEN, J. (1940): Blütenbiologische Studien. 1. Dimorphie und Monomorphie bei *Armeria*. – Det Kgl. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Middel. **15**.
- JACOBSEN, W. B. G. (1967): The influence of the copper content on trees and shrubs of Molly South Hill, Mangula. – Kirkia **6**, 63–84.
- (1968): The influence of the copper content of the soil on the vegetation at Silverside North, Mangula area. – Idem **6**, 259–277.
- (1970): Further note on the vegetation of copper-bearing soils at Silverside. – Idem **7**, 285–290.
- JACOBSON, L., R. J. HANNAPEL, D. P. MOORE & M. SCHAEDEL (1961): Influence of calcium on selectivity of ion absorption process. – Plant Physiol. **36**, 58–61.

- JAFFRÉ, T. (1969): Recherches sur la végétation des roches ultrabasiques en Nouvelle Calédonie (note préliminaire) expérimentation en vases de végétation. – Étude des variations des teneurs en éléments minéraux des différentes espèces. – Ronéo – ORSTOM, Nouméa 30 pp.
- (1970): Les groupements végétaux des sols miniers de basse altitude du Sud de la Nouvelle Calédonie. – Ronéo-ORSTOM, Nouméa, 21 pp.
- (1973): Variation de la composition floristique et de la structure de la végétation du Massif du Boulinda en fonction du substrat édaphique et de l'altitude. – Ronéo-ORSTOM, Nouméa, 9 pp.
- , M. LATHAM & P. QUANTIN (1971): Les sols des massifs miniers de Nouvelle Calédonie et leur relation avec la végétation (mise au point provisoire). – Ronéo-ORSTOM, Nouméa, 26 pp. + 52 pp. en annexes.
- JAIN, S. K., & A. D. BRADSHAW, 1966: Evolutionary divergence among adjacent plant populations. I. The evidence and its theoretical analysis. – *Heredity* **21**, 407–441.
- JANCHEN, E. (1920): Vorarbeiten zu einer Flora der Umgebung von Škodra in Nord-Albanien. – *Österr. Bot. Z.* **69**, 230–261.
- JANSSEN, C. R. (1960): On the late-glacial and post-glacial vegetation of South Limburg (Netherlands). – Utrecht, Amsterdam.
- JENSCH, E. (1894): Beiträge zur Galmeflora Oberschlesiens. – *Angew. Chemie* **7**, 14–15.
- JOSEPH, C., V. S. RATHORE, Y. P. S. BAJAJ & S. H. WITTEW (1971): Mechanism of zinc absorption by intact bean plants. – *Ann. Bot.* **35**, 683–686.
- JOWETT, D. (1958): Populations of *Agrostis tenuis* tolerant of heavy metals. – *Nature (London)* **182**, 816–817.
- (1964): Population studies on lead tolerant *Agrostis tenuis*. – *Evolution* **18**, 70–80.
- KAKES, P. (1973): Introgression in a small population of the zinc violet *Viola calaminaria* ssp. *westfalica*. – *Genetics* **74**, 2.2 Suppl. S 130 bis S 131.
- KERIN, Z. (1968): Verunreinigungen von Gemüse aus Emissionen einer Bleihütte. – *Qualitas Pl. Mater. veg.* **15**, 372–379.
- KLEINHAMPL, F. J. (1962): Botanical prospecting for uranium on South Elk Ridge, San Juan County, Utah. – *Bull. U. S. geol. Sur.* **1085-D**, 105–188.
- KLEMENT, O. (1955): Prodomus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. – *Feddes Rept.*, Beih. **135**, 5–194.
- KLOKE, A. (1972): Zur Anreicherung von Cadmium in Böden und Pflanzen. – *Landw. Forsch.* **27**, I, 200–206.
- , K. RIEBARTSCH & H. O. LEH (1966): Verunreinigungen von Kulturpflanzen mit Blei aus Kraftfahrzeugabgasen. – *Landw. Forsch.*, Sonderheft **20**, 119–123.
- KNAPP, R. (1942): Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. – *Arbeiten Zentralstelle Vegetationskartierung Reich*. Beil. **12**. Rundbrief. 81 pp.
- (1944): Über die Vegetation auf Serpentin im Gurhofgraben bei Aggsbach (Wachau). – Halle/Saale. Vervielf. Manuskript.
- (1967): Experimentelle Soziologie und gegenseitige Beeinflussung der Pflanzen. – *Stuttgart*. 266 pp.
- KNICKMANN, E. (1959): Zur Nutzung unfruchtbarer Böden mit hohem Gehalt an Blei und Zink. – *Z. Pflanzenern., Düng. u. Bodenkde* **84**, 255–258.
- KOBAYASHI, J., F. MURII, S. MURAMOTO & S. NAKAJIMA (1969): Beeinflussung landwirtschaftlicher Kulturen durch schwermetallhaltige Emissionen einer Erzmetallhütte in der Gunma-Präfektur. – *Jap. J. Hyg.* **24**, 67–72.
- KOCH, C. (1925): Die Pflanzenvereine der Osnabrücker Landschaft. – *Osnabrücker Heimatbuch* **2**.
- (1932): Die Vegetationsverhältnisse des Silberberges im Hügellgebiet bei Osnabrück. – *Mitt. Naturw. Ver. Osnabrück* **22**, 117–149.
- KOCH, K. (1838): *Synopsis florae germanicae et helveticae*. – Frankfurt/Main.
- KOEPP, H. (1959): Untersuchungen über die biologische Aktivität des Bodens. – *Z. Acker- u. Pflanzenbau* **98**, 289.
- KOTILAINEN, M. J. (1944): Kasvit erikoislaatuisten substraatin indikatoreina. – *Soc. Sci. Fenn. Arsbok* **22** (6), 1–18.
- KOVALSKII, V. V. & N. S. PETRUNINA (1964): Geochimická ekologija i evoljucionnaja ismenčivost' rastenij. – *Dokl. Akad. Nauk* **159**, 1175–1178.
- , J. E. VOROTNISKAJA & V. S. LEKAREV (1967): Biogeochemical food chain of uranium in aquatic and terraneous organisms. – *Radioecol. Concentration Process.* – *Proc. int. Symp. Stockholm. Oxford 1967*. 313–338.
- KRAFFENBAUER, A. (1967): Eine autökologische Studie eines Serpentinstandortes im Dunkelsteiner Wald und ein Gefäßversuch mit *Pinus silvestris* und *Pinus nigra* var. *austriaca* auf Serpentinboden. – *CBL. ges. Forstwesen* **84**, 207–230.
- (1969): Böden auf Dolomit und Serpentin in ihrer Auswirkung auf die Waldernährung. – *Idem* **86**, 189–219.
- KRAUSE, W. (1958): Andere Bodenspezialisten. – *Handbuch der Pflanzenphysiologie. IV. Die mineralische Ernährung der Pflanze*. 755–806. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

- (1960): Bericht über eine geobotanische Prospektierung auf Manganerze in der Umgebung von Drama in Thrazien. — Vervielf. Manuskript.
- & W. LUDWIG (1956): Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 1. *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf. — Ber. Dtsch. Bot. Ges. **69**, 417–428.
- & (1957): Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 2. Pflanzengesellschaften und Standorte im Gostović-Gebiet (Bosnien). — Flora **145**, 78–131.
- & O. KLEMENT (1958): Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 3. Felsflechten-Gesellschaften im Gostović-Gebiet (Bosnien) und Zlatibor-Gebirge (Serbien). — Vegetatio **8**, 1–19.
- , W. LUDWIG & F. SEIDEL (1963): Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 6. Vegetationsstudien in der Umgebung von Mantoudi (Euböa). — Bot. Jb. **82**, 337–403.
- KRETSCHMER, L. (1931): Die Pflanzengesellschaften auf Serpentin im Gurhofgraben bei Melk. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien **80**, 163 bis 222.
- KRUCKEBERG, A. R. (1951): Intraspecific variability in the response of certain native plant species to serpentine soil. — Amer. J. Bot. **38**, 408–419.
- (1954): Plant species in relation to serpentine soils. — Ecology **35**, 267–274.
- (1964): Ferns associated with ultramafic rocks in the Pacific Northwest. — Amer. Fern. J. **54**, 113–126.
- (1967): Ecotypic response to ultramafic soils by some plant species of northwestern United States. — Brittonia **19**, 133–151.
- (1969a): Plant life on serpentinite and other ferromagnesian rocks in northwestern North America. — Syesis **2**, 15–114.
- (1969b): Soil diversity. Soils and vegetation on serpentine and other ultramafic rocks. — Madroño **20**, 140–154.
- KRÜGER, E. (1951): Rauschschäden durch Zink. — Freiberg. Forsch. **B 6**, 47–51.
- KULCZYNSKI, S. (1932): Die altdiluvialen Dryasfloren der Gegend von Przemyśl. — Acta Soc. Bot. Polon. **9**, 237–299.
- KUO TSUNG-SHAN (1955): The skarn type of metamorphic copper ore deposits in Lower Yangtse. — Scientia Sin. **6**, 1105–1119.
- LAGERWERFF, J. W. & A. W. SPECHT (1970): Contamination of roadside soil and vegetation with cadmium, nickel, lead, and zinc. — Environment. Sci. Techn. **4**, 583–586.
- LAMBINON, J. (1964): Stereocaulon nanodes Tuck. en Wallonie et en Rhénanie. — Lejeunia **27**, 1–8.
- & P. AUQUIER (1964): La flore et la végétation des terrains calaminaires de la Wallonie septentrionale et de la Rhénanie aixoise. — Natura Mosana **16**, 113–130.
- , A. MAQUINAY & J. L. RAMAUT (1964): La teneur en zinc de quelques lichens des terrains calaminaires belges. — Bull. Jard. Bot. État. Brux. **34**, 273–282.
- LAMPE, W. & O. KLEMENT (1958): Die Flechtenvegetation zwischen Oker und Leine. — Z. Mus. Hildesheim N.F. **12**.
- LANG, G. (1952): Zur späteiszeitlichen Vegetations- und Florengeschichte Südwestdeutschlands. — Flora **139**, 243–299.
- LANGE, O. L. & H. ZIEGLER (1963): Der Schwermetallgehalt von Flechten aus dem Acarosporetum sinopicae auf Erzschlackenhalden des Harzes. — Mitt. Flor. soz. Arbgem. N.F. **10**, 156–183.
- LANGNER, C. (1963): Über die Bleigehalte im Boden und deren Auswirkung auf die landwirtschaftliche Nutzung, dargestellt an einem bleigeschädigten Betrieb im Kreis Schleiden. — Ber. Landesanst. Bodennutzungsschutz Nordrhein-Westfalen **4**, 83–110.
- LASCOMBES, G. (1944): Végétation des Picos de Europas. — Bull. Soc. Hist. natur. Toulouse **79**, 339–375.
- LEBRUN, J., A. NOIRFALISE, P. HEINEMANN & C. VAN DEN BERGHEN (1949): Les associations végétales de Belgique. — Bull. Soc. r. Bot. Belg. **82**, 105–207.
- LEFEBVRE, C. (1967): Étude de la position des populations d'*Armeria calaminaires* de Belgique et des environs d'Aix-la-Chapelle par rapport à des types alpins et maritimes d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. — Bull. Soc. r. Bot. Belg. **100**, 213–224.
- (1968): Note sur un indice de tolérance au zinc chez des populations d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. — Idem **102**, 5–11.
- (1970): Self-fertility in maritime and zinc mine populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. — Evolution **24**, 571–577.
- , (1971): Premiers résultats sur les relations génétiques existant entre des populations d'*Armeria* Willd. de l'Europe occidentale et centrale. — Bull. Soc. r. Bot. Belg. **104**, 263 bis 270.
- (1972): *Armeria* sur une mine de cuivre au pays de Galles et sur une mine de zinc et plomb dans les Pyrénées. — Idem **105**, 207–212.
- (1974): Population variation and taxonomy in *Armeria maritima* with special reference to heavy-metal-tolerant populations. — New Phytol. **73**, 209–219.
- , R. GORENFLOT & M. FOUX (1972): Traitement numérique de populations d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. d'Europe Occidentale et Centrale. — Rev. gén. Bot. **79**, 241–356.

- LEIBETSEDER, J., M. SKALICKY, A. H. SAID, A. KMENT, F. GLAWISCHNIG & G. SCHLERKA (1972): Untersuchungen über toxische Wirkungen von Heu aus Rauschschadensgebieten beim Rind. – *Erzmetall* **25**, 498–505.
- LEWIS, H. (1962): Catastrophic selection as a factor of speciation. – *Evolution* **16**, 257–271.
- LIBBERT, W. (1930): Die Vegetation des Fallsteingebietes. – *Mitt. Flor. soz. Arbgem.* **2**, 1–66.
- LINSTOW, O. v (1929): Bodenanzeigende Pflanzen. – *Abhandl. Preuß. Geol. Landesanst.* N.F. 114.
- LIPMAN, C. B. (1926): The bacterial flora of serpentine soils. – *J. Bacteriol.* **12**, 315–318.
- LISANTI, E. L. (1952): Contributo allo studio delle morfosi che si riscontrano sui serpentini (Posibilità di chemiomorfosi). – *Nuovo Giorn. Bot. It.*, N.S. **59**, 349–360.
- LOHMEYER, W. (1964): Über die künstliche Begrünung offener Quarzsandhalden im Bergbaugelände bei Mechernich. – *Angew. Pflanzensoziologie* **20**, 61–71.
- LONERAGAN, J. F. (1951): The effect of applied phosphate on the uptake of zinc by flax. – *Austr. J. Sci. Res.* **4**, 108–114.
- LOSA, T. M. & P. MONTERRAT (1953): Nueva aportación al estudio de la flora de los montes Cántabro-leoneses. – *An. Inst. Bot. A. J. Cavanilles* **11**, 387–481.
- LOVERING, T. S., L. C. HUFF & H. ALMOND (1950): Dispersion of copper from the San Manuel copper deposit, Pinal County, Arizona. – *Econ. Geol.* **45**, 493–514.
- LYON, G. L. R. R. BROOKS, P. J. PETERSON & G. W. BUTLER (1968): Trace elements in a New Zealand serpentine flora. – *Plant Soil* **29**, 225–240.
- & (1969): Chrom-51 distribution in tissues and extracts of *Leptospermum scoparium*. – *Planta (Berl.)* **88**, 282–287.
- & (1969): Chromium transport in the xylem sap of *Leptospermum scoparium* (Manuka). – *New Zeal. J. Sci.* **12**, 541–545.
- & (1970): Some trace elements in plants from serpentine soils. – *Idem* **13**, 133–139.
- & (1971): Calcium, magnesium and trace elements in a New Zealand serpentine flora. – *J. Ecol.* **59**, 412–429.
- MAKAROVA, A. J. (1960): Biogeochemičeskie issledovanija na polinsetallonosnich mestoroždenii. – *Geochimija* **7**, 624–633.
- MALAVOLTA, E., J. P. ARZOLLA & H. P. HAAG (1956): Preliminary note on the absorption of radiozinc by young coffee plants (*Coffea arabica* L.) grown in nutrient solution. – *Phyton* **6**, 1–6.
- MALJUGA, D. P. (1954): Opit primenenija biogeochemičeskogo metoda poiskov rudnich mestoroždenii na juznom Urale. – *Tr. bio-geochim. Labor.*, In-T geochimii i analiti. chemii AN SSSR **10**, 28–59.
- (1964): Biogeochemical methods of prospecting. – New York, 205 pp.
- , N. S. MALAŽKINA & A. I. MAKAROVA (1959): Biogeochemičeskie issledovanija v Kadžarane, Armjanskaja SSR. – *Geochimija* **1959**, 519 bis 528.
- & N. S. PETRUNINA (1961): Biogeochemičeskie issledovanija v Tuvinskoi Avtonomnoi Oblasti. – *Geochimija* **1961**, 258–267.
- MANSKAJA, S. M., T. V. DROŽDOVA & M. P. EMEL'JANOVA (1960): Distribution of copper in peats and peat soils of the Belorussian SSR. – *Geochemistry* **1960**, 630–643.
- MAQUINAY, A. & J. L. RAMAUT (1960): La teneur en zinc des plantes du *Violetum calaminariae*. – *Naturalistes Belg.* **41**, 265–273.
- , M. LAMB, J. LAMBINON & J. L. RAMAUT (1961): Dosage du zinc chez un lichen calaminaire belge *Stereocaulon nanodes* Tuck. f. tyroliense (Nyl.) M. Lamb. – *Physiol. Plant.* **14**, 284–289.
- MARKGRAF, F. (1932): Pflanzengeographie von Albanien. – *Bibliotheca Bot.* **105**. Stuttgart.
- MARSDEN-JONES, E. M. & W. B. TURRIL (1957): The bladder champions (*Silene maritima* and *Silene vulgaris*). – *The Ray-Society* **139**. London.
- MARTELL, A. E. & M. CALVIN (1952): Chemistry of the metal chelate compounds. – New York. 613 pp.
- MARTENSSON, O. & A. BERGGREN (1954): Some notes on the ecology of the "copper mosses". – *Oikos* **5**, 99–100.
- MATHYS, W. (1972): Physiologische Untersuchungen der Zinkresistenz von *Agrostis tenuis*-Populationen. – Staatsexamensarbeit. Münster. 63 pp. Auszug in: *Flora* **162**, 492 bis 499 (1973).
- MATZKU, S. & E. BORDA (1970): Die Zinkaufnahme in das Innere von *Chlorella*. – *Planta* **92**, 29–40.
- MAURER, W. (1966): Flora und Vegetation des Serpentinegebietes bei Kirchdorf in Steiermark. – *Mitt. Abt. Zool. Bot. Landesmus. Joanneum Graz* **25**, 13–76.
- MCCORMICK, J. F. & R. B. PLATT (1962): Effects of ionizing radiation upon a natural plant community. – *Rad. Bot.* **2**, 161–188.
- & D. J. COTTER (1964): Radioactivity on southeastern granite outcrops. – *Bull. Georgia Acad. Sci.* **22**, 1–9.
- McEVAN, T. (1964): Isolation and identification of the toxic principle of *Gastrolobium grandiflorum*. – *Nature (London)* **202**, 827.
- McLEOD, R. (1963): Serpentine infertility. – B. Sc. Hon. Thesis. Bot. Dep. Univ. St. Andrews.
- McNARY, W. F. jr. (1954): Zinc-dithizone re-

- action of pancreatic islets. — J. Histochem. Cytochem. **2**, 185–195.
- MCNEILLY, T. S. (1968): Evolution in closely adjacent plant populations. III. *Agrostis tenuis* on a small copper mine. — *Heredity* **23**, 99–108.
- & J. ANTONOVICS (1968): Evolution in closely adjacent plant populations. IV. Barriers to gene flow. — *Heredity* **23**, 205–208.
- & A. D. BRADSHAW (1968): Evolutionary processes in populations of copper tolerant *Agrostis tenuis* Sibth. — *Evolution* **22**, 108–118.
- MELLOTTE, R. & J. L. RAMAUT (1970): Germination et culture aseptique de *Thlaspi sylvestre* Jord. subsp. *calaminare* (Lej.) Maly. — *Physiol. Plant.* **23**, 948–954.
- MENÉZES DE SEQUEIRA, E. (1969): Toxicity and movement of heavy metals in serpentinic soils (North-eastern Portugal). — *Agronom. Lusit.* **30**, 115–154.
- MERXMÜLLER, H. (1968): Chemotaxonomie? — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **80**, 608–620.
- MESSERI, A. (1936): Ricerche sulla vegetazione dei dintorni di Firenze. La vegetazione delle rocce ofiolitiche di Mte Ferato (Prato). — *Nuovo Giorn. Bot. It.* **N.S. 43**, 277–372.
- MILLER, M. H. & A. J. OHLROGGE (1958): Water-soluble agents in organic materials. I. Characterization of chelating agents and their reactions with trace metals in soils. — *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **22**, 225–228.
- MILLER, R. J., J. E. BITTELL & D. E. KOEPPE (1973): The effect of cadmium on electron and energy transfer reactions in corn mitochondria. — *Physiol. Plant.* **28**, 166–171.
- MINGUZZI, C. & O. VERGNANO (1948): Il contenuto di nichel nelle ceneri di *Alyssum bertolonii* Desv. — *Atti Soc. Tosc. Sc. Natur., Mem. Pisa* **55**, 49–74.
- MISTRY, K. B., A. R. GOPAL-AYENGAR & K. G. BHARATHAN (1965): On the radioactivity of plants from the high radiation areas of the Kerala coast and adjoining region. II. Studies on the uptake of alpha and gamma emitters. — *Health Physics* **11**, 1459–1470.
- MONCHOUX, P. (1961): Études minéralogiques dans le massif de la Bessenois (Aveyron). — *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* **96**, 300–360.
- MOSSERAY, R. (1937): Remarques sur les principaux groupements végétaux observés au cours de l'herborisation dans la Vallée de la Vesdre. — *Bull. Soc. r. Bot. Belg.* **69**, 188–191.
- MOUAT, M. C. H. (1962): Genetic variation in root cation-exchange capacity of ryegrass. — *Plant Soil* **16**, 263–265.
- MÜLLER, T. (1965): Die Flechten der Eifel mit Berücksichtigung der angrenzenden Ardennen und der Kölner Bucht. — *Decheniana, Beiheft* **12**.
- MUTH, O. H. & W. H. ALLAWAY, 1963: *J. Amer. Med. Assoc.* **142**, 1379–1384.
- NAGANO, I., Y. KATO & H. EZAKI (1969): Ecological notes of Genus *Scopeophila* (Merceya). — *J. Fac. Lib. Arts Saitama Univ., II. Nat. Sci.* **5**, 5–13.
- , H. SHIBUCHI & T. TAJINO (1966): On the serpentine vegetation of Mt. Kafuse, Chichibu District, Central Japan. — *Bull. Chichibu Mus. Nat. Hist.* **13**, 7–17.
- , — & — (1967): On the *Pinus densiflora* — *Rhododendron dilatatum* association (Provisional name) in Chichibu District, Central Japan. — *Idem* **14**, 41–54.
- NAGATO, K. & I. NAGANO (1971): On the natural forest of *Chamaecyparis obtusa* in the Chichibu ore mine area, Saitama Pref. — *Idem* **16**, 41–54.
- NAIR, G. G. (1961): Floral study of the sterile *Crotalaria striata* L. observed in the radioactive monazite sand. — *Trans. Bos. Res. Inst.* **24**, 67–72.
- NAYAR, G. G., K. P. GEORGE, A. R. GOPAL-AYENGAR (1970): On the biological effects of high back-ground radioactivity: Studies on *Tradescantia* grown in radioactive monazite sand. — *Rad. Bot.* **10**, 287–292.
- NĚMEC, A. (1951): Studie o hadcoví lesní půdě se zřetelem k jejímu obsahu chromu a resorbei chromu krnicím porostem borovice. — *Sborn. Čs. Akad. Zem.* **24**, 395–404.
- (1954): Krnění a nezdar lesních kultur na hadcových půdách jižních čech následkem intoxikace niklem, kobalem a chromem. — *Práce výzkumných ústavů lesnických ČSR* **6**, 7–54.
- NESVETAILOVA, N. G. (1955): Geobotaničeskije issledovanija pro poiskach rudnich mestorozhdenii. — *Tr.-Vse sojuz. aerogeolog. tresta* **1**, 118–134.
- NICOLAS, D. J. & R. R. BROOKS (1969): Biogeochemical prospecting for zinc and lead in the Te Anoro region of New Zealand. — *Proc. Austr. Inst. Min. Metall.* **231**, 59–66.
- NICOLLS, O. W., D. M. J. PROVIAN, M. M. COLE & J. S. TOOMS (1965): Geobotany and geochemistry in mineral exploration in the Dugald river area, Conclury district, Australia. — *Trans. Inst. Min. Metall.* **74**, 695–799.
- NOESKE, O., A. LÄUCHLI, O. L. LANGE, G. H. VIEWEG & H. ZIEGLER (1970): Konzentration und Lokalisierung von Schwermetallen in Flechten der Erzschlackenhalde des Harzes. — *Flechtensymposium 1969. Vorträge Gesamtgebiet Bot. N.F.* **4**, 67–79.
- NOGUCHI, A. (1956): On some mosses of Merceya, with special reference to the variation and ecology. — *Kumamoto J. Sci., Ser. B* **2**, 239–257.

- & H. FURATA (1956): Germination of spores and regeneration of leaves of *Merceya ligulata* and *M. gedana*. — *J. Hattori Bot. Lab.* **17**, 32–44.
- NORDHAGEN, R. (1930): Nogen interessante jordbunnsindikatorer i Norges flora. — *Naturen (Bergen)* **1930**, 367–371.
- (1935): Om *Arenaria humifusa* og dens betydning for utforskningen av Skandinavias eldste floraelement. — *Bergens Mus. Arbok* **1935**, Naturv. rekke **1**.
- (1943): Sikilsdalen og Norges fjellbeiter. — *Bergens Mus. Skr.* **22**.
- NOVAK, F. A. (1928): Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques. — *Preslia* **6**, 42–71.
- OHBA, T. (1968): Über die Serpentinpflanzen-gesellschaften der alpinen Stufe Japans. — *Bull. Kanagawa Prefect. Mus.* **1** (1), 37–64.
- (1969): Eine pflanzensoziologische Gliederung über die Wüstenpflanzengesellschaften auf alpinen Stufen Japans. — *Idem* **1** (2), 23–70.
- OLDFIELD, F. (1964): Late quaternary deposits at le Moura, Biarritz, South-West France. — *New Phytol.* **63**, 374–409.
- OSBURN, W. S. (1961): Variation in clones of *Penstemon* growing in natural areas of differing radioactivity. — *Science* **134**, 342–343.
- PAFFEN, K. (1940): Heidevegetation und Ödlandwirtschaft in der Eifel. *Beitr. Landeskd. Rheinlande* **3**, Reihe **3**, 272 pp. Bonn.
- PAVLOVIĆ, Z. (1955): Prilog poznavanju serpentinske flore i vegetacija Ozrena kod Sjenice (II.). — *Glasnik prirod. muzeja Srpske zemlje*, Ser. B, **7** (1), 1–45.
- (1962): Karakteristični elementi serpentinske flora Srbije. — *Glasnik prirod. muzeja* **18**, 3–20.
- (1964): Borove šume na serpentinama u Srbiji. — *Idem* **19**, 25–56.
- PELIŠEK, J. (1939): Obsach chromu v některých půdách na serpentinech. — *Sb. Čs. Akad. Zem.* **14**, 150–152.
- PENNA-FRANCA, E., J. C. ALMEIDA, J. BECKER, M. EMMERICH, F. X. ROSER, G. KEGEL, L. HAINSBERGER, T. L. CULLEN, H. PETROUW, R. T. DREW & M. EISENHUT (1965): Status of investigations in the Brazilian areas of high natural radioactivity. — *Health Physics* **11**, 699–712.
- , C. COSTA RIBEIRO, M. TEITEKOWSKI, H. LONDERS, P. L. SANTOS & H. A. BUQUERQUE (1965): Survey of radioactive content of food grown on Brazil areas of high natural activity. — *Idem* **11**, 1471–1484.
- & O. GOMES DE FREITAS (1963): Radioactivity of biological materials from Brazilian areas rich in Thorium compounds. — *Nature (London)* **197**, 1062–1063.
- PENNELL, F. W. (1910): Flora of the Conowingo Barrens of southeastern Pennsylvania. — *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* **62**, 541–584.
- (1913): Further notes on the flora of the Conowingo or Serpentine Barrens of southeastern Pennsylvania. — *Idem* **64**, 520–533.
- (1930): On some critical species of the Serpentine Barrens. — *Bartonia* **12**, 1–23.
- PERSSON, H. (1948): On the discovery of *Merceya ligulata* in the Azores with a discussion of the so-called “copper mosses”. — *Rev. bryol. lichen.* **17**, 75–78.
- (1956): Studies in “Copper Mosses”. — *J. Hattori Bot. Lab.* **17**, 1–18.
- PETERS, R. A. (1954): Der Chemismus einer altbekannten Vergiftung: Die Synthese zum Gift. — *Endeavour* **13**, 147–154.
- PETERSON, P. J. (1969): The distribution of zinc-65 in *Agrostis stolonifera* L. and *A. tenuis* Sibth. tissues. — *J. exp. Bot.* **20**, 863–875.
- & G. W. BUTLER (1971): The occurrence of selenocystathionine in *Morinda reticulata* Benth., a toxic seleniferous plant. — *Austr. J. biol. Sci.* **24**, 175–177.
- PETRUNINA, N. S. & V. KOVALSKII (1964): Geochimická ekologija i evoluciona ismenčivost rastenij. — *Dokl. Akad. Nauk SSSR* **159**, 1175–1178.
- PICHI-SERMOLLI, R. (1948): Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofioli dell’alta valle del Trevere (Toscana). — *Webbia* **6**, 1–380.
- PICKERING, D. C. & I. L. PUJA (1969): Mechanism of the uptake of zinc by *Fontinalis antipyretica*. — *Physiol. Plant.* **22**, 653–661.
- PIGOTT, C. D. & M. E. PIGOTT (1963): Late-glacial and post-glacial deposits at Malham, Yorkshire. — *New Phytol.* **62**, 317–334.
- PINTO DA SILVA, A. R. (1970): A flora e a vegetação das áreas ultrabásicas do Nordeste transmontano. — *Agron. Lusitan.* **30**, 177–361.
- PITSCHMANN, H. & H. REISIGL (1959): Endemische Blütenpflanzen der Südalpen zwischen Luganer See und Etsch. — *Veröff. Geobot. Inst. Rübel* **35**.
- POCHON, J., L. LEBORGNE, P. TARDIEUX & J. FALCON-SIGRAND (1962): Incidence des doses élevées de cuivre et de soufre sur la microflore bactérienne de sols viticoles (Médoc). — *Ann. Inst. Pasteur* **103**, 614–622.
- POELT, J. (1955): Flechten der Schwarzen Wand in der Großarl. — *Verh. Zool. Bot. Ges. Wien* **95**, 107–113.
- & HUNECK (1968): *Lecanora vinetorum* nova spec., ihre Vergesellschaftung, ihre Ökologie und ihre Chemie. — *Österr. Bot. Z.* **115**, 411 bis 422.
- & H. ULLRICH (1964): Über einige chalkophile *Lecanora*-Arten der mitteleuropäischen

- Flora (Lichenes, Lecanoraceae). – Österr. Bot. Z. **111**, 257–268.
- PONTA, H. & E. BRODA (1970): Mechanismus der Aufnahme von Zink durch Bäckerhefe. – *Planta* **95**, 18–26.
- PRAT, S. (1934): Die Erbllichkeit der Resistenz gegen Kupfer. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **52**, 65–67.
- & K. KOMAREK (1934): Vegetace u medenych dolu. – *Zolastni otisk ze sbornicku map. VII*, 8, 1–16.
- PREMI, P. R. & A. H. CORNFIELD (1969): Effects of addition of copper, manganese, zinc and chromium compounds on ammonification and nitrification during incubation of soil. – *Plant Soil* **31**, 345–352.
- PRESANT, E. W. & W. M. TUPPER (1966): The distribution and nature of arsenic in the soils of the Bathurst, New Brunswick District. – *Econ. Geol.* **61**, 760–767.
- PROCTOR, J. (1971): The plant ecology of serpentine. II. Plant response to serpentine soil. – *J. Ecol.* **59**, 397–410.
- (1971): The plant ecology of serpentine. III. The influence of a high magnesium/calcium ratio and high nickel and chromium levels on some British and Swedish serpentine soils. – *Idem* **59**, 827–842.
- & S. R. J. WOODELL (1971): The plant ecology of serpentine. I. Serpentine vegetation of England and Scotland. *Idem* **59**, 375–395.
- PULOU, R., X. DE GRAMONT, J. MAGNY & J. CARLES (1965): Deux plantes indicatrices des gisements de zinc, de plomb dans les Pyrénées. – *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse* **100**, 465–468.
- PUTZER, H. (1971): Das Itbirit-Révier « Serra das Carrajas », Pará, Brasilien. – *Erzmetall* **24**, 7–11
- que du Québec. – *Mém. Jard. Bot. Montréal* **5**, 1–147.
- REILLY, C. (1967): Accumulation of copper by some Zambian plants. – *Nature (London)* **215**, 667–668.
- (1969): The uptake and accumulation of copper by *Becium homblei* (DE WILD.) D. & Plancke. – *New Phytol.* **68**, 1081–1087.
- 1971: Copper tolerance in *Becium homblei*. – *Nature* **230**, 403.
- (1972): Amino acids and amino acid copper complexes in water-soluble extracts of copper tolerant and non-tolerant *Becium homblei*. – *Z. Pflanzenphysiol.* **66**, 294–296.
- , J. ROWEL & J. STONE (1970): The accumulation and binding of copper in leaf tissues of *Becium homblei* (De Wild.) Duvign. & Plancke. – *New Phytol.* **69**, 993–997.
- REPP, G. (1963): Die Kupferresistenz des Protoplasmas höherer Pflanzen auf Kupfererzböden. – *Protoplasma (Wien)* **57**, 643–659.
- RICHTER, W. (1966): Die natürliche Begrünung der erzgebirgischen Bergwerkshalden. – *Hercynia NF.* **3**, 114–146.
- RILEY, R. (1956): The influence of the breeding system on the genecology of *Thlaspi alpestre* L. – *New Phytol.* **35**, 319–330.
- RISSE (1865): in H. SACHS, *Experimentalphysiologie der Pflanzen*. Leipzig. S. 153–154.
- RITTER-STUDIČKA, H. (1956): Beitrag zur Ökologie der Serpentinflora in Bosnien. – *Vegetatio* **7**, 89–98.
- (1963): Biljni prokov na serpentinama u Bosni. – *Godisnjak biol. Inst. Univ. Sarajevo* **16**, 91–204.
- (1964): Anatomske razlike izmedju biljaka sa serpentinске, dolomitne i krečnjačke podloge. – *Idem* **17**, 161–197.
- (1965): Standortuntersuchungen und Neufunde von *Halacsya sendtneri* (Boiss.) Dörf. in Bosnien. – *Österr. Bot. Z.* **112**, 371–391.
- (1968): Die Serpentinomorphosen der Flora Bosniens. – *Bot. Jb.* **88**, 443–465.
- 1970: Die Vegetation der Serpentinvorkommen in Bosnien. – *Vegetatio* **21**, 75–156.
- 1970: Die Flora der Serpentinvorkommen in Bosnien. – *Bibliotheca Bot.* **31**, 1–100. Stuttgart.
- 1972: Zellsaft-Analysen zum Problem der Serpentinvegetation. – *Österr. Bot. Z.* **120**, 410–431.
- , & K. DURSUN-GROM, 1973: Über den Eisen-, Nickel- und Chromgehalt in einigen Serpentinpflanzen Bosniens. – *idem* **121**, 29–49.
- RIVAS MARTÍNEZ, S. (1969): La vegetación de la alta montaña española. – *Publ. Univ. Sevilla. V. Symp. Flora Europaea.* 53–80.
- , J. IZCO & M. COSTA (1971): Sobre la flora y la vegetación des Mazico de Peña Ubiña. – *Trab. Dep. Bot. y F. Veg.* **3**, 47–123.

- , — & — (1973): *Asplenium cuneifolium* Viv. (A. serpentine Tausch) en Sierra Bermeja (Malaga). — Trab. Dep. Bot. y F. Veg. Univ. Madrid **6**, 23–30.
- ROBINSON, W. O., W. H. LAKIN & L. E. REICHEN (1947): The zinc content of plants on the Friedensville zinc slime ponds in relation to biogeochemical prospecting. — Econ. Geol. **42**, 572–782.
- ROBYNS, W. (1932): Over plantengroei en flora der kopervelden van Opper-Katanga. — Natuurwet. Tijdschr. **14**, 101–106.
- ROGERS, L. H. & H. WU (1948): Zinc uptake by oats as influenced by application of lime and phosphate. — J. Amer. Soc. Agron. **40**, 463–566.
- ROSENFELD, J. & O. A. BEATH (1964): Selenium: geobotany, biochemistry, toxicity, and nutrition. — New York 411 pp.
- ROTHMALER, W. (1963): Exkursionsflora von Deutschland. IV. Kritischer Ergänzungsband. — Berlin 622 pp.
- ROTHSTEIN, A. (1959): Cell membrane as site of action of heavy metals. — Fed. Proc. Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. **18**, 1026–1035.
- RÜHLING, A. & G. TYLER (1968): Ecology of heavy metals — a regional and historical study. — Bot. Not. **132**, 248–259.
- RÜTHER, F. (1966): Vergleichende physiologische Untersuchungen über die Zinkresistenz von Schwermetallpflanzen. — Diss. Math. Nat. Fak. Univ. Münster, 82 pp.
- (1967): Vergleichende physiologische Untersuchungen über die Resistenz von Schwermetallpflanzen. — Protoplasma **64**, 400–425.
- RUHLAND, H. (1915): Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceae. — Jb. Wiss. Bot. **55**.
- RUNE, O. (1953): Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. — Acta Phytogeogr. Succ. **31**, 1–139.
- SANTESSON, J. (1970): Neuere Probleme der Flechtenchemie. — Flechtensymposium. Vorträge Gesamtgebiet Bot. NF. **4**, 5–21.
- SAROSIEK, J. (1957): Roślinność hałd kopalniachutniczych niklu w Szklarach k Ząbkowic Śl. i warunki jej występowania. — Acta Soc. Bot. Pol. **26**, 271–290.
- (1958): Zawartość chromu a karłowatość u *Senecio viscosus* L. — Idem **27**, 1–19.
- (1964): Ekologiczna analiza roślin gleb serpentynowych z dolnego Śląska. — Monogr. Bot. **18**, 1–105.
- & K. LEONOWICZ-BABIAKOWA (1970): The effect of a chronic gamma radiation upon *Symphytum officinale* L. under natural condition. — Ekol. Polska **18**, 435–464.
- & H. WOZAKOWSKA-NATKANIEC (1967): Response of *Marchantia polymorpha* L. to chronic gamma radiation under natural condition. — Acta Soc. Bot. Pol. **24**, 187–197.
- SCAMONI, A. (1955): Einführung in die praktische Vegetationskunde. — Berlin 222 pp.
- SCHADE, A. (1933): Das Acarosporium sinopicae als Charaktermerkmal der Flechtenflora sächsischer Bergwerkshalden. — Sitzungsber. Abh. Naturwiss. Ges. Isis Dresden **1932**, 131–160.
- 1935: Ergänzende Beobachtungen über das Acarosporium sinopicae der sächsischen Bergwerkshalden. — Idem **1933/34**.
- SCHATZ, A. (1955): Speculations on the ecology and photosynthesis of the “copper mosses”. — Bryologist **58**, 113–120.
- SCHAEFFER, F. & P. SCHACHTSCHABEL (1966): Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart, 473 pp.
- SCHILLER, W. (1971): Kulturversuche zur Kupferresistenz bei Schwermetallökotypen von *Silene cucubalus* Wib. — Diss. Math. Nat. Fak. Univ. Münster, 71 pp.
- SCHIMPER, A. F. W. & F. C. v. FABER (1935): Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. — Jena, 1612 pp. (p. 208).
- SCHLICHTING, E. & H. P. BLUME (1966): Bodenkundliches Praktikum. — Hamburg, Berlin, 209 pp.
- SCHMID, W. E., H. P. HAAG & E. EPSTEIN (1965): Absorption of zinc by excised barley roots. — Physiol. Plant. **18**, 860–869.
- SCHMITZ, A. (1954): Groupements végétaux du Haut-Katanga et principalement des environs d'Elisabethville. — V^e Congrès Intern. Science du Sol. Rapp.
- (1963): Aperçu sur les groupements végétaux du Katanga. — Bull. Soc. r. Bot. Belg. **96**, 233–447.
- SCHNITZER, M. & S. I. M. SKINNER (1963): Organo-metallic interactions in soils. 1. Reactions between a number of metal ions and the organic matter of a podzol B_h-horizon. — Soil Sci. **96**, 86–93.
- & — (1966): Organo-metallic interactions in soils. 5. Stability constants of Cu⁺⁺-, Fe⁺⁺-, and Zn⁺⁺-fulvic acid complexes. Soil Sci. **102**, 361–365.
- SCHOFIELD, W. B. (1959): Mielichhoferia mielichhoferiana in the Southern Appalachians. — Bryologist **62**, 248–250.
- SCHUBERT, R. (1952): Die Pflanzengesellschaften der schwermetallhaltigen Böden des östlichen Harzvorlandes. — Diss. Math.-Nat. Fak. Univ. Halle/Saale.
- (1953): Die Schwermetallpflanzengesellschaften des östlichen Harzvorlandes. — Wiss. Z. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg, Math. Nat. Kl. III, **1953/54**, 51–70.
- (1954): Die Pflanzengesellschaften der Bötendorfer Höhen. — Idem IV, 99–128.
- (1954): Zur Systematik und Pflanzengeo-

- graphie der Charakterpflanzen der Mittel-deutschen Schwermetallpflanzengesellschaften. – Idem III, 863–882.
- SCHÜTTE, K. H. (1964): The Biology of the Trace Elements. Their Role in Nutrition. – London 228 pp.
- SCHULZ, A. (1912): Über die auf schwermetallhaltigem Boden wachsenden Phanerogamen Deutschlands. – Jahrb. Westf. Provinzial-Ver. Wiss. Kunst **40**, 209–227.
- SCHWANITZ, F. & H. HAHN (1954): Genetisch-entwicklungsphysiologische Untersuchungen an Galmepflanzen. I. Pflanzengröße und Resistenz gegen Zinksulfat bei *Viola lutea*, *Hudson*, *Alsine verna* L. und *Silene inflata* Sm.; II. Über Galmepibiotypen bei *Linum catharticum* L., *Campanula rotundifolia* L., *Plantago lanceolata* L. und *Rumex acetosa* L. – Z. Bot. **42**, 179–190 u. 459–471.
- SCHWICKERATH, M. (1931): Das Violetum calaminariae der Zinkböden in der Umgebung Aachens. Eine pflanzensoziologische Studie. – Beitr. Naturdenkmalpf. **14**, 463–503.
- (1933): Die Vegetation des Landkreises Aachen und ihre Stellung im nördlichen Westdeutschland. – Aachener Beitr. Heimatkde. **13**, 1–135.
- (1938): Neue Beiträge zur Kenntnis der Gruppenmächtigkeit der Assoziation. – Bot. Jb. System., Pflanzengesch. Pflanzengeogr. **68**, 497–514.
- (1939): Eifelahrt 1937. Ergebnisse der im Auftrage der Reichsstelle für Naturschutz geleiteten pflanzensoziologischen Studienfahrt durch die Eifel vom 25.–31. Juli 1937. – Beih. Bot. Cbl. **60 B**, 52–123.
- (1940): Ausgleichs- und Richtungsprinzip als Grundlage der Pflanzengesellschaften. – Fedd. Report., Beih. **121**, 48–67.
- (1954): Die Landschaft und ihre Wandlung, aufgeobotanischer und geographischer Grundlage entwickelt und erläutert im Bereich des Meßtischblattes Stolberg. – Aachen, 118 pp.
- SCOGGAN, H. J. (1950): The flora of Bic and the Gaspé Peninsula, Quebec. – Nation. Mus. Canada, Ottawa, Bull. **115**, 1–399.
- SEVERNE, B. C. & R. R. BROOKS (1972): A nickel-accumulating plant from Western Australia. – Planta (Berl.) **103**, 91–94.
- SHACKLETTE, H. T. (1961): Substrate relationships of some bryophyte communities on Latouche Island, Alaska. – Bryologist **64**, 1–16.
- (1964): Flower variation of *Epilobium angustifolium* L. growing over uranium deposits. – Can. Fld. Natural. **78**, 32–42.
- (1965): Element content of bryophytes. – U. S. Geol. Surv. Bull. **1198-D**, 1–21.
- (1965): Bryophytes associated with mineral deposits and solutions in Alaska. – U. S. Geol. Surv. Bull. **1198-C**, 1–18.
- (1967): Copper mosses as indicator of metal concentrations. – U. S. Geol. Surv. Bull. **1198-G**, 1–18.
- SHIMBUCHI, H., I. NAGANO, Y. KUROSAWA & T. TAJINO (1967): Serpentine vegetation of Kobayashi, Chichibu, central Japan. – Bull. Chichibu Mus. Nat. Hist. **14**, 37–40.
- SHIMWELL, D. W. (1967): Notes on the distribution of *Thlaspi alpestre* L. in Derbyshire. – Proc. bot. Soc. Brit. Isl. **7**, 373–376.
- (1968): The phytosociology of calcareous grasslands in the British Isles. – Ph. D. Thesis. Univ. Durham.
- & A. E. LAURIE (1972): Lead and zinc contamination of vegetation in the Southern Pennines. – Environm. Pollut. **3**, 291–301.
- SHRIFT, A. (1972): Selenium toxicity. – In: J. HARBORNE (ed.). Phytochemical Ecology. – London, New York. 145–161.
- SKEEN, J. N. & G. L. PLUMMER (1966): Morphological heterogeneity in *Andropogon* growing on areas of high and low natural background radioactivity. – Georgia Acad. Sci. **24**, 100–116.
- SKERTCHLY, S. B. J. (1897): The copper plant (*Polycarpea spirostyles* F. C. Mueller): – Queensland Geol. Surv. Pub. **119**, 51–53.
- SOANE, B. D. & D. H. SAUNDERS (1959): Nickel and chromium toxicity of serpentine soils in S. Rhodesia. – Soil Sci. **88**, 322–330.
- SOBOLEVSKAJA, K. A. (1950): Vegetacija v Tuvinskoi autonomni oblasti. – Novosibirsk 1950.
- SOMMER, G. A. ROSOPULO & J. KLEE (1971): Die Bleikontamination von Pflanzen und Böden durch Kraftfahrzeugabgase. – Z. Pflanzenern. Bodenkd. **130**, 193–204.
- SPANIS, W. L., D. E. MUNNECKE & R. A. SOLBERG (1962): Biological breakdown of two organic mercurial fungicides. – Phytopathol. **52**, 455–462.
- SPENCE, D. H. N. (1957): Studies on the vegetation of Shetland. I. The serpentine debris vegetation in Unst. – J. Ecol. **45**, 917–945.
- (1958): The flora of Unst, Shetland, in relation to geology. – Trans. bot. Soc. Edinburgh **37**, 163–173.
- (1959): Studies on the vegetation of Shetland. II. Reasons for the restriction of exclusive pioneers to serpentine debris. – J. Ecol. **47**, 641–649.
- (1970): Scottish serpentine vegetation. – Oikos **21**, 22–31.
- STEBBINS, G. L. (1952): Variation and evolution in plants. – New York, 640 pp.
- STEINER, M. (1939): Die Zusammensetzung des Zellsaftes bei höheren Pflanzen in ihrer ökologischen Bedeutung. – Ergebn. Biol. **17**, 152–254.
- & W. ESCHRICH (1958): Die osmotische Be-

- deutung der Mineralstoffe. Handbuch der Pflanzenphysiologie. IV. Die mineralische Ernährung der Pflanzen. 334–354. Berlin, Göttingen, Heidelberg.
- STOLZE, E. (1936): Über die Bedeutung kleinster Mengen Kupfer vornehmlich in Pflanzen. – Bodenkd. Pflanzenernähr. **1** (46), 115–130.
- STOROZHEVA, M. M. (1954): Teratologičeskie javlenija i anemoni [*Pulsatilla patens* (L.) Mill.] v uslovijach nikel'evogo rudnogo polja. Tr. biogeochem. Lab. **10**, 64–75.
- STRAKA, H. (1958): Ein spätglaziales Pollendiagramm aus dem Hinkelsmaar bei Manderscheid (Vulkaneifel). – Flora **146**, 412–424.
- STUMMERER, H. (1970): Kupferanalysen an Pflanzen Cu-reicher Standorte. – Österr. Bot. Z. **118**, 189–193.
- SUCHODOLLER, A. (1967): Untersuchungen über den Bleigehalt von Pflanzen in der Nähe von Straßen und über die Aufnahme und Translokation von Blei durch Pflanzen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 266–308.
- SUDZUKI-HILLS, F. (1964): Relaves de cobre y aguas de Riego del Río Cachapoal. – Agricult. técnica **23/24**, 15–62.
- SUTTER, R. (1962): Das Caricion austro-alpinae, ein neuer insubrisch-alpiner Seslerietalia-Verband. – Mitt. ostalp.-din. pflanzensoz. Arbgem. **2**, 18–22.
- v. SYDOW, B. (1969): Über den Fluor- und Fluoracetatgehalt sowie die Blattatmung nach Fluoracetatzugabe bei *Dichapetalum cymosum*. – Flora **A 160**, 196–210.
- SZAFER, W. (1945): The fossil *Armeria* in the European pleistocene especially in Poland. – Starunia **20**, 1–32.
- TADROS, T. M. (1957): Evidence of the presence of an edapho-biotic factor in the problem of serpentine tolerance. – Ecology **38**, 14–23.
- TALIPOV, R. M. (1964): Osovennosti koncentracii cwtetnich metallov v počvach i rastenijach v raionach Sari-Čeku i Uč-Kulač (Usbekistan). – Geochimija **5**, 457–467.
- TANNER, V. (1931): Eine Assoziation von *Viscaria alpina*-*Anthelia nivalis*-*Oligotrichum incurvum*. – Mem. Soc. Fauna Flora Fenn. **6**, 145–148.
- TASCHENBERG, E. F., G. L. MACK & F. L. GAMBRELL (1961): DDT and copper residues in a vineyard soil. – Agr. Food Chem. **9**, 207–209.
- TAYLOR, J. (1953): The effect of continual use of certain fungicides on *Phylaspora obtusa*. – Phytopathol. **43**, 268–270.
- TERCINIER, G. (1962): Les sols de Nouvelle Calédonie. – Cah. ORSTOM, sér. Pédol. no. 1, 53 pp.
- THALLIS, J. H. (1964): Pre-peat vegetation of the southern Pennines. – New Phytol. **63**, 363 to 373.
- THOMAS, K. W. (1965): The stratigraphic and pollen analysis of a raised peat bog at Llanllwch, near Carmarthen. – New Phytol. **64**, 101–117.
- THYSSEN, P. & J. POELT (1958): Ein neuer Fund des «Kupfermooses» *Merceya ligulata* (Spr.) Schpr. in den Ostalpen. – Ber. Bay. Bot. Ges. **32**, 152.
- TIMPERLEY, M. H., R. R. BROOKS & P. J. PETERSON (1970): Prospecting for copper and nickel in New Zealand by statistical analysis of biogeochemical data. – Econ. Geol. **65**, 505–510.
- TOBIA, S. K. & A. S. HANNA (1961): Effect of copper sulfate added to irrigation water on copper status of Egyptian soils. II. Free and complexed copper. – Soil Sci. **92**, 123–126.
- TONOMURA, K., F. MAEDA & F. TUTAI (1968): Studies on the action of mercury resistant micro-organism on mercurials. – J. Ferment. Technol. Osaka **46**, 685–692.
- TRELEASE, S. F. & O. A. BEATH (1949): Selenium. – New York.
- , A. A. DI SOMMA & A. L. JACOBS (1960): Selenoamino-acids found in *Astragalus bisulcatus*. – Science **132**, 3427.
- TÜXEN, R. (1937): Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. – Mitt. Flor. soz. Arbgem. Niedersachsen **3**, 1–170.
- (1955): Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. – Idem NF. **5**, 155 bis 176.
- TUNNEY, H., G. A. FLEMING, A. N. O'SULLIVAN & J. P. MOLLOY (1972): Effects of lead-mine concentrate on lead content of ryegrass and pasture herbage. – Ir. J. agric. Res. **11**, 85–92.
- TURESSON, G. (1922): The genotypical response of the plant species to the habitat. – Hereditas **3**, 100–113.
- (1925): The plant species in relation to habitat and climate. – Idem **6**, 147–236.
- (1929): Zur Natur und Begrenzung der Art-einheiten. – Idem **12**, 323–335.
- TURNER, R. G. (1970): The subcellular distribution of zinc and copper within the roots of metal tolerant clones of *Agrostis tenuis*. – New Phytol. **69**, 725–731.
- & R. P. G. GREGORY (1967): The use of radio-isotopes to investigate heavy metal tolerance in plant. – Isotopes in plant nutrition and physiology. IAEA 463–509. Wien.
- & C. MARSHALL (1971): The accumulation of ⁶⁵Zn by root homogenates of zinc-tolerant and non-tolerant clones of *Agrostis tenuis* Sibth. – New Phytol. **70**, 539–545.
- & — (1972): The accumulation of Zn by subcellular fractions of roots of *Agrostis tenuis* Sibth. in relation to zinc tolerance. – Idem **71**, 671–676.
- URL, W. (1956): Über Schwermetall-, zumal

- Kupferresistenz einiger Moose. – *Protoplasma* **46**, 768–793.
- URQUHART, C. (1971): Genetics of lead tolerance in *Festuca ovina*. – *Heredity* **26**, 19–33.
- VAN DE CAVEYE, S. C., G. M. HORNER & C. M. KEATON (1936): Unproductivity of certain orchard soils as related to lead arsenate spray accumulations. – *Soil Sci.* **42**, 203–217.
- VERGNANO, O. (1958a): Il contenuto di elementi inorganici delle piante della formazione ofiolitiche dell'Impruneta (Firenze). II. Nichelio, cromo e cobalto nel dinamismo nutritivo delle piante serpenticole. – *Nuovo Giorn. Bot. It. N. S.* **65**, 133–162.
- (1958b): Sul determinismo delle morfosi della getazione sui terreni serpentinosi attraverso l'analisi della nutrizione minerale. – *Atti Acad. Naz. Lincei Rendiconti Cl. fis. mat. nat. Ser. 8*, **24** (1), 588–597.
- VETTER, H. & R. MÄHLHOP (1971): Untersuchungen über Blei-, Zink- und Fluor-Immissionen und dadurch verursachte Schäden an Pflanzen und Tieren. – *Landwirtsch. Forsch.* **24**, 294–315.
- VINOGRADOV, A. P. (1954): Geochemie seltener und nur in Spuren vorhandener chemischer Elemente im Boden. – Berlin.
- VOGT, T. (1942): Geokjemisk og geobotanisk malmletting. II. *Viscaria alpina* (L.) G. Don. som "kislante". III. Litt om planteveksten ved Rørosmalmene. – *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Forh.* **15**, 5–8, 21–24.
- & O. BRANDLIE (1942): Geokjemisk og geobotanisk malmletting. IV. Plantevekst og jordbunn ved Rørosmalmene. – *Idem* **15**, 25–28.
- VOSE, A. & P. J. RANDELL (1962): Resistance to aluminium and manganese toxicities in plants related to variety and cation exchange capacity. – *Nature (Lond.)* **196**, 85–86.
- WACHSMANN, C. (1959): Wasserkulturversuche zur Wirkung von Blei, Kupfer und Zink auf die Gartenform und Schwermetallökotypen von *Silene inflata* Sm. – *Diss. Math. Nat. Fak. Univ. Münster*.
- WAGNER, H. (1941): Die Trockenrasengesellschaften am Alpenostrand. Eine pflanzensoziologische Studie. – *Akad. Wiss. Wien Math. Nat. Kl.* **104**.
- WASEL, Y. (1961): Ecological studies on *Tamarix aphylla* (L.) Karst. III. The salt economy. – *Plant Soil* **13**, 356–364.
- (1962): The effect of Ca on the uptake of monovalent ions by excised barley roots. – *Physiol. Plant.* **15**, 709–724.
- WALKER, R. B. (1954): The ecology of serpentine soils. II. Factors affecting plant growth on serpentine soils. – *Ecology* **35**, 259–266.
- H. M. WALKER & P. R. ASHWORTH (1955): Calcium-magnesium nutrition with special reference to serpentine soils. – *Plant Physiol.* **30**, 214–221.
- WALLROTH, F. (1842): Monographische Versuche über die Gewächsgattung *Armeria* Willd. – *Beitr. Bot.*
- WANGERIN, W. (1913): Über die Haldenflora am Harz, speziell in der Grafschaft Mansfeld. – *Schr. Phys. Ökon. Ges. Königsberg* **53**, 312 bis 313.
- WARNCKE, E. (1968): *Marchantia alpestris* in Denmark. – *Bot. Tidssk.* **63**, 358–368.
- WARREN, H. V., R. E. DELAVAUULT & J. BARASKO (1964): The role of arsenic as a pathfinder in biogeochemical prospecting. – *Econ. Geol.* **59**, 1381–1389.
- , & – (1966): Some observations on the geochemistry of mercury as applied to prospecting. – *Econ. Geol.* **61**, 1010–1028.
- WATSON, A. (1961): Reactions of serpentine and non-serpentine populations of *Armeria maritima* (Mill.) Willd. to serpentine soils. – *B. Sc. Hon. Thesis. Bot. Dep. Univ. St. Andrews*.
- WEBB, J. S. & A. P. MILLMAN (1951): A biogeochemical reconnaissance in West Africa. – *Trans. Inst. Min. Metall.* **60** (537), 473–504.
- WEDEPOHL, K. H. (1953): Untersuchungen zur Geochemie des Zinks. – *Geochim. Cosmochim. Acta* **3**, 93–142.
- (1964): Untersuchungen an Kupferschiefer in Nordwestdeutschland: Ein Beitrag zur Deutung der Genese bituminöser Sedimente. – *Geochim. Cosmochim. Acta* **28**, 305–364.
- WEEVERS, T. (1933): Iest over de flora van Epen van een sociologies oekologies standpunt. – *Natura* **33**, 1–2.
- WEHRMANN, J. (1955): Mangan, Kupfer und Kobalt in Pflanzen und Böden Schleswig-Holsteiner Weidegebiete. – *Plant Soil* **VI**, 61–83.
- WENTZEL, K. F. (1960): Untersuchungen über die von einer Bleihütte ausgehenden Immissionen und das Ausmaß der durch sie während zweier Jahre verursachten Walddrauschäden. – *Ber. Landesanst. Bodennutzungsschutz Land. Nordrhein-Westfalen* **1**, 63–87.
- WESTHOFF, V. jr., J. W. DIJK, H. PASSCHIER & G. SISSINGH (1946): Overzicht der plantengemeenschappen in Nederland. – Amsterdam. 118 pp.
- WESTON, R. L., P. D. GADGIL, B. R. SALTER & G. T. GOODMAN (1965): Problems of revegetation in the Lower Swansea Valley, an area of extensive industrial dereliction. – In: G. T. GOODMAN (ed.), *Ecology and the industrial Society*. – *Symp. Brit. Ecol. Soc.* 1964, 297–325.
- WHITEHEAD, N. E. & R. R. BROOKS (1969): Radiocological observations on plants of the lower Buller Gorge region of New Zealand

- and their significance for biogeochemical prospecting. – J. appl. Ecol. **6**, 301–310.
- & — (1969): Aquatic bryophytes as indicators of uranium mineralization. – Bryologist **72**, 501–507.
- , — & P. J. PETERSON (1971): The nature of uranium occurrence in the leaves of *Coprosma australis* (A. Rich.) Robinson. – Austr. J. biol. Sci. **24**, 67–73.
- , — & G. E. COOTE (1971): Gamma radiation of some plants and soils from a uraniferous area in New Zealand. N. Z. J. Sci. **14**, 66–76.
- WHITTAKER, R. H. (1954): The ecology of serpentine soils. IV. The vegetational response to serpentine soils. – Ecology **35**, 275–288.
- (1960): Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. – Ecol. Monogr. **30**, 279–338.
- WILD, H. (1965): The flora of the Great Dyke of Southern Rhodesia with special reference to the serpentine soils. – Kirkia **5**, 49–86.
- (1968a): Phytogeography in South Central Africa. – Idem **6**, 197–222.
- (1968b): Geobotanical anomalies in Rhodesia. 1. The vegetation of copper bearing soils. – Idem **7**, 1–71.
- (1970): Geobotanical anomalies in Rhodesia. 3. The vegetation of nickel bearing soils. – Idem **7**, Suppl. 1–62.
- (1971): The taxonomy, ecology and possible method of evolution of a new metalliferous species of *Dicoma* Cass. (Compositae.) – Mitt. Bot. Staatssamml. München **10**, 266–274.
- (1973a): Geobotanical anomalies in Rhodesia. 4. The vegetation of arsenical soils. – Kirkia **9**, Suppl.
- (1973b): Indigenous plants and chromium in Rhodesia. Manuskr.
- & HEYTING (1966): An analysis of variation of leaf dimensions in *Becium homblei* (De Wild.) DuRoi. & Plancke and *Becium obovatum* (E. Mey.) N. E. Br. – Bot. Notiser **119**, 349–357.
- WILKINS, D. A. (1957): A technique for the measurement of lead tolerance in plants. – Nature (London) **180**, 37–38.
- (1960): The measurement and genetical analysis of lead tolerance in *Festuca ovina*. – Rep. Scot. Soc. Res. Plant Breed. **1960**, 85–98.
- WILLIAMS, R. F. (1967): Mercury resistance and tetracycline resistance in *Staphylococcus aureus*. – J. Hyg. Camb. **65**, 239–303.
- WILTSHIRE, G. H. (1972): Effect of nitrogen source on translocation of nickel in some crop plants and weeds. – Kirkia **8**, 103–124.
- WIRTGEN, P. (1865): Une petite excursion dans les terrains calaminaires de la Vieille Montagne. – Bull. Soc. r. Bot. Belg. **4**.
- WOLDSTEDT, P. (1961): Das Eiszeitalter I. – Stuttgart, 374 pp.
- WOOLHOUSE, H. W. (1970): Environments and enzyme evolution in plants. – In: Phytochemical Phylogeny (ed. Phytochem. Soc.), 207–231. London.
- YAMAGATA, N. & Y. MURAKAMI (1958): A cobalt-accumulator plant *Clethra barbinervis* Sieb. et Zucc. – Nature (London) **181**, 1808 to 1809.
- , — & T. TORII (1960): Biogeochemical investigations in serpentine chromite ore district. – Geochim. Cosmochim. Acta **18**, 23 to 35.
- & I. SHIGEMATSU (1970): Cadmium pollution in perspective. – Bull. Inst. Publ. Health **19**, 1–27.
- YAMANAKA, T. (1954): A preliminary report on the vegetation of Copper Mine. – Acta Phytotax. Geobot. **15**, 199–200.
- (1955): Sociological studies on the serpentine vegetation. IV. The vegetation on the Mt. Higashi-akaishi, Ehime Pref. – Bull. Fac. Educ. Kochi Univ. **8**, 49–57.
- (1958): Sociological studies on the serpentine vegetation. VI. On the communities of *Spiraea* in Tokushima/Shikoku and Ehime Pref. – Idem **10**, 71–76.
- ZHBANOVA, K. J. & E. F. ZHBANOV (1966): Geobotaničeskije nabljudenijana dvuch rudoprojavenijach v vostočnoj sibirj. – Geochimija **10**, 1261–1265.
- ZLATNIK, A. (1928): Les associations végétales et les sols du terrain serpentineux près de Mohelno dans la Moravie de Sudouest. Bull. Int. Acad. Sci., Ročník **37** (31), 1–116.
- ZÖTTL, H. (1960): Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoffnachlieferung des Waldbodens. – Forstwiss. Cbl. **72**, 72.
- ZOLYOMI, B. (1936): Übersicht der Felsenvegetation in der pannonischen Florenprovinz und dem nordwestlich angrenzenden Gebiete. – Ann. Hist. Nat. Musei National. Hungaria. Pars bot. **30**, 136–174.
- BAKER, A. J. M. (1974): Heavy metal tolerance and population differentiation in *Silene maritima* With. – Ph. D. Thesis, University of London. D. I. C. Thesis, Imperial College.
- JAFFRÉ, T. & M. SCHMID (1974): Accumulation du nickel par une Rubiacée de Nouvelle-Calédonie, *Psychotria douarrei* (G. Beauv.) Daniell. – C. R. Acad. Sci. Paris **278 D**, 1727–1730.
- PETIT, D. (1974): Ecologie de quelques végétaux métalliques au Maroc. – Oecol. Plant. **9**, 37–50.
- SEVERNE, B. C. (1974): Nickel accumulation by *Hybanthus floribundus*. – Nature (Lond.) **248**, 807–808.

Artenregister

- A**
Abelia serrata Sieb. et Zucc. var. *luchwardii* 138, 140
Abietinella abietina (L. ap. Hedw.) C. Müller 107, 119
Acacia brachystachia Benth. 160
Acacia constricta Benth. 141
Acacia erinacea Benth. 160
Acalypha cupricola Robyns 143, 146, 151
Acalypha dikuluwensis Duvign. et Dewit 147, 148
Acarospora sinopica (Wahlenb.) Koerb. 17
Acarospora smaragdula H. Magn. 17, 18
Achillea collina J. Beck. 120
Achillea millefolium L. 58, 59, 68, 69, 73, 74, 86 ff, 98, 104, 111 ff, 140
Achillea nobilis L. 131
Achillea setacea W. et Kit. 109, 110
Acrocephalus derriksianum Duvign. 151
Acrocephalus katangense De Wild. 149, 150
Acrocephalus lippoides Baker 149
Acrocephalus robertii Robyns 20, 21, 48, 141 ff
Adenophora nikoensis Franch. et Sav. 136
Adenophora triphylla A. DC. 139
Adonis vernalis L. 104
Aegilops triuncialis L. 135
Aerva leucura (L.) Moq. 157
Aeschynomene pygmaea Welw. ex Bak. 147
Aethionema graeca Boiss. et Heldr. 132
Agropyron intermedium (Host) P. B. 119
Agrostis borealis Hartm. 137
Agrostis canina L. 101, 102
Agrostis canina var. *decipiens* Coste et Soul. 90
Agrostis castellana Boiss. et Reut. 134, 135
Agrostis rubra (L.) Wahlbg. 72
Agrostis stolonifera L. 36, 97, 101, 113
Agrostis tenuis Sibth. 13, 14, 23 ff, 36, 37, 42–46, 54 ff, 66 ff, 78, 84 ff, 108 ff, 123
Aira capillaris Host. 124
Albizzia antunesiana Harms 143, 153, 157
Alectra spec. 144
Alectra melampyroides Benth. 143
Aletris foliata (Maxim.) Wang et Tang. 136
Alicularia scalaris Schrader 32
Allium flavum L. 116 ff, 131
Allium montanum F. W. Schmidt 119, 120
Allium ochroleucum Waldst. et K. 127
Allium palentinum Losa et Montserrat 84
Allium schoenoprasum L. 137
Allium sphaerocephalum L. 91, 124
Allium vineale L. 124, 135
Alloterpis semialata (R. Br.) Hitch. 38, 148, 151, 155
Alternanthera repens (L.) O. Kuntze 145
Alyssum spec. 132
Alyssum alyssoides L. 117
Alyssum bertolonii Desv. 20, 123, 124
Alyssum biovulatum N. Busch 134
Alyssum markgrafii Schulz 126
Alyssum montanum L. 104 ff, 116 ff, 131
Alyssum murale W. K. 78, 114, 125–133
Alyssum praecox Boiss. 135
Alyssum repens Baumg. ssp. *repens* 119, 120, 132
Alyssum serpyllifolium Desf. ssp. *lusitanicum* 134, 135
Alyssum tortuosum Rupr. 134
Alyxia buxifolia R. Br. 160, 161
Ambrosia artemisiifolia L. 140
Anabaena spec. 16
Anabasis cretica Vitm. 134
Anagallis arvensis L. 124
Anaphalis margaritacea (L.) Benth. et Hook. 136
Anchusa barrelieri (All.) Vitm. 126
Andropogon filifolius (Nees) Steud. 146, 150
Andropogon gayanus Kunth. 75, 76, 155, 156
Andropogon gryllus L. 132
Andropogon schirensis Hochst. 155
Andropogon schinzii Hack. 157
Anemone nemorosa L. 127
Angelica acutiloba (Sieb. et Zucc.) Kitagawa 136
Angelica stenoloba Kitagawa 137
Angelica ubatakensis (Makino) Kitagawa 139
Anisopappus davyi S. Moore 145, 146
Anisopappus hoffmanianus Hutch. 143–148
Antennaria dioica (L.) Gaertn. 100
Anthericum lilago L. 90, 124
Anthericum ramosum L. 122, 127
Antboxanthum odoratum L. 55, 63, 87, 88, 98
Anthyllis vulneraria L. 102, 124
Anthyllis vulneraria ssp. *alpestris* (Kit.) A. et Gr. 80
Anthyllis vulneraria ssp. *webbiana* 84
Aquilegia flabellata Sieb. et Zucc. 137
Arabis hirsuta (L.) Scop. 98
Arabis serrata Franch. et Sav. 136, 138
Arenaria capillipes Boiss. 135
Arenaria katoana Mak. 136, 138
Arenaria leptoclados Guss. 127
Arenaria norvegica Gunn. 101, 113
Arenaria retusa Boiss. 135
Arenaria serpyllifolia L. 115–120, 124, 133
Arenaria tetraquetra L. 134, 135
Aristida adscensionis L. 155
Aristida aequiglumis Hack. 157
Aristida barbicollis Trin. et Rupr. 157
Aristida browniana Henrard 159, 160
Aristida leucophaea Henr. 149, 152, 154, 156
Aristolochia pallida Willd. 127
Armeria canescens Host. 130, 132
Armeria denticulata (Bertol.) DC. 124

- Armeria eriophylla* Wk. ex Hen-
riq. 134, 135
Armeria intermedia Link ex Boiss.
52
Armeria labradorica Wallr. 52
Armeria maritima (Mill.) Willd.
20ff, 32, 38ff, 68, 73, 97ff, 116,
117
Armeria maritima var. *bottendor-*
fensis Schulz 22, 49, 109, 110
Armeria maritima var. *calamina-*
ria (Petri) Ernst 20, 49, 89,
92ff
Armeria maritima var. *cantabrica*
Roiss. et Keut. ex Willk. 49,
84, 85
Armeria maritima var. *elongata*
Soo. 48, 49, 120ff
Armeria maritima var. *balleri*
Wallr. 12, 20, 22, 36, 40ff, 57ff,
69ff, 103, 104
Armeria maritima var. *bornbur-*
gensis Schulz. 49, 112, 113
Armeria maritima var. *maritima*
Willd. 20, 41, 49
Armeria maritima var. *muelleri*
Huet du Pav 20, 22, 43, 49, 72,
73, 84ff
Armeria maritima var. *serpentina*
Gauckler 20, 49, 115, 117
Armeria plantaginea Willd. 88, 89
Artemisia spec. 53
Artemisia alba Turra 123, 124
Artemisia alba ssp. *lobelii* (All.)
Gams 128ff
Artemisia asiatica Nakai ex Pam-
pan. 138
Artemisia campestris L. 104
Artemisia palustre L. 14
Aruncus dioicus (Walter) Fernald
136ff
Ascolepis metallorum Duvign. et
G. Léonard 141ff
Asperula cynanchica L. 90, 104,
111, 119, 120, 127, 131, 135
Aspilula eylesii S. Moore 149
Aspilula mossambicensis (Oliv.)
Wild 157
Asplenium adiantum-nigrum L.
102
Asplenium adiantum-nigrum ssp.
serpentina (Tausch) Kock 19,
114ff, 124, 126, 130, 133
Asplenium adulterinum Milde 120
Asplenium ruta-muraria L. 119,
120
Asplenium trichomanes L. 116,
120, 124
Asplenium viride Huds. 102, 113,
114
- Aster ageratoides* Turcz. 139, 140
Aster linosyris (L.) Bernhardt 119
Asterocarpus purpurascens (L.)
Rafin. 90
Astilbe thunbergii Miq. 139
Astragalus borodini Krassn. 14
Astragalus danicus Retz. 104, 109,
110
Astragalus onobrychis L. 128ff
Athyrium yokoscense Christ. 138
Atriplex nummularia Lindl. 160,
161
Avena desertorum Less. 132
Avena pratensis L. 101, 107, 111,
116, 118
Avena pubescens Huds. 120
Avena sativa L. 12
- B**
Barbilophozia barbata (Schmidel)
Loeske 120
Barbula hornschiubiana Schultz. 95
Barleria aromatica Oberm. 38,
156
Becium aureoviride Duvign. 145ff
Becium empetroides Duvign. 148ff
Becium ericoides Duvign. et
Plancke 149, 150
Becium homblei (De Wild.) Du-
vign. et Plancke 13, 20, 29, 34,
38ff, 53ff, 66, 141, 149ff
Becium metallorum Duvign. 151
Becium obovatum (E. Mey. ex
Benth.) N. E. Br. 155, 157
Berberis amurensis Rupr. 139
Berberis vulgaris L. 117
Berteroa incana (L.) DC. 132
Berteroa spathulata C. A. Mey. 134
Beta vulgaris L. f. *altissima* Rössig
12
Betula spec. 101
Betula platyphylla Sukaczew 14
Biscutella laevigata L. 116, 117, 122
Biscutella laevigata ssp. *lamottei* 90
Biscutella laevigata ssp. *varia* 120
Blepharis acuminata Oberm. 156,
157
Blepharis bainesii S. Moore 38
Boehmeria spicata Thunb. 139
Böophone disticha (L. f.) Herb.
157
Borreria spec. 160
Botrychium lunaria (L.) SW. 107
Bouteloua rothrockii Vasey 141
Brachiaria serrata (Spreng.)
Stapf 38, 151, 154, 156
Brachypodium distachyum (L.) P. B.
124
Brachypodium pinnatum (L.) P. B.
59, 91, 104, 124ff
- Brachypodium sylvaticum* (Huds.)
P. B. 139
Brachystegia boehmii Taub. 75
Brachythecium salebrosus (Hoffm.
ap. Web. et Mohr) Br. Eur.
108
Brachythecium velutinum (L. ap.
Hedw.) Br. Eur. 120
Briza maxima L. 125
Briza media L. 107
Bromus erectus Huds. 12 4, 125
Bromus erectus var. *pannonicus*
(Kumm. et Sendt.) Aschers. et
Kanitz 115, 125, 126, 130, 133
Bromus fibrosus Hack. 132, 133
Bromus squarrosus L. 129ff
Bromus tectorum L. 135
Bryum spec. 101
Bryum argenteum L. ap. Hedw.
122 145
Bryum bimum Schreb. 18, 19, 95
Bryum caespiticium L. ap. Hedw.
77, 80, 83ff, 98ff, 107, 110
Bryum pallens Sw. ap. Rochl. 120
Bryum pseudotriquetrum Schw. 19
Bucephalophora aculeata (L.) Pau
135
Buchnera candida Duvign. et van
Bockstal 143
Buchnera eylesii S. Moore 157
Buchnera henriquesii Engl. 144,
147
Buchnera metallorum Duvign. et
Van Bockstal 143
Buchnera pedunculare Brenan 143
Buchnera pulchra Skan. ex S.
Moore 147ff
Bulbostylis abortiva (Steud.) C. B.
Cl. 141ff
Bulbostylis barbata (Rottb.) C. B.
Cl. 159, 160
Bulbostylis burchelli (Fic. et
Hiern) C. B. Cl. 152, 154
Bulbostylis collina (Kunth) C. B.
Cl. 154
Bulbostylis contexta (Nees) Bo-
dard 157
Bulbostylis macra (Ridl.) C. B. Cl.
154
Bulbostylis mucronata C. B. Cl.
141-150
Bupleurum falcatum L. 120, 122
Bupleurum karglii Vis. 128, 129
- C**
Calamagrostis argentea Lmk. 132
Calamagrostis arundinacea (L.)
Roth. 120
Calamagrostis deschampoides
Trin. 136

- Calamagrostis bakoensis* Fr. & Sav. 138
Calamagrostis sachalinensis F. Schmidt 136
Calamintha alpina (L.) Lam. ssp. *hungarica* (Simk.) Hayek 127, 129, 131
Calluna vulgaris (L.) Hull 90, 92, 97, 102, 104
Calotropis gigantea Ait. 15
Calypogeia trichomanis (L.) Corda 32
Campanula cantabrica Feer 84
Campanula chamissonis Fedorov 136
Campanula lingulata W. K. 126, 132, 133
Campanula persicifolia L. 117
Campanula rotundifolia L. 58, 59, 65ff, 87, 92ff, 111ff, 130
Campylium chrysophyllum (Brid.) Bryhn 100
Campylium stellatum (Schreb. ap. Hedw.) Bryhn 101, 113, 114
Campylopus atrovirens de Not 101
Caragana laeta Kom. 14
Cardamine glauca Spreng. 115, 126, 128, 129
Cardaminopsis halleri (L.) Hay. 13, 32, 37ff, 73ff, 95, 103ff
Cardaminopsis petraea (L.) Hiit. 102, 103
Carduus defloratus L. 120
Carduus nigrescens Villars 89
Carduus nigrescens ssp. *spiniger* Jordan 90
Carduus nutans L. 111, 117, 119, 124
Carex alterniflora Franch. 138ff
Carex binervis Sm. 101
Carex blepharicarpa 137ff
Carex capillaris L. 137
Carex caryophyllea Lat. 91, 98, 107, 124
Carex chrysolepis Franch. et Sav. 138, 139
Carex ciliato – *marginata* Nakai 140
Carex demissa Hornem. 102
Carex doenitzii Boeck. 136
Carex duvaliana Franch. et Sav. 138, 140
Carex flacca Schreb. 102
Carex hirta L. 92
Carex humilis Leyss. 91, 104, 116ff, 131
Carex panicea L. 101
Carex pulicaris L. 101
Carex sabyensis Less. ex Kunth. 137
Carex sikokjana Franch. et Sav. 138, 140
Carex stenantha Franch. et Sav. 136
Carlina corymbosa L. 124
Carlina vulgaris L. 104, 124
Carpinus carpinoides (Sieb. & Zucc.) Makino 140
Cassia nemophylla A. Cunn ex Vogel 160
Casuarina obesa Miq. 160, 161
Catapodium salzmanni (Boiss.) Cosson 135
Celosia trigyna L. 145, 152, 154, 157
Centaurea deusta Ten 130
Centaurea jacea L. 124
Centaurea micranthos S. G. Gmel. 125, 126, 133
Centaurea montana L. 134
Centaurea nigra L. 90
Centaurea paniculata L. 123ff, 135
Centaurea scabiosa L. 59, 107, 115, 119
Centaurea stenolepis Kern 127
Centaurea stoebe L. 111
Centaurea triumphetti All. 120, 122, 127
Centaurium umbellatum Gilib. 97
Cephaloxiella rubella (Nees) Warnst. 100
Cephaloxiella starkei (Funck) Schiffn. 80, 83, 88, 92, 97, 100, 111, 115, 120
Cerastium spec. 91
Cerastium alpinum L. 101, 113
Cerastium arvense L. 107, 122
Cerastium campanulatum Viv. 123, 124
Cerastium fontanum Baumg. 92, 98
Cerastium glabratum Hartm. 113
Cerastium lanigerum Clementi ssp. *dollineri* Beck 128, 130
Cerastium nigrescens Edmonst. ex Syme 101
Cerastium pumilum Curt. 107, 111
Cerastium schizopetalum Maxim. 136
Cerastium schizopetalum var. *bifidum* 138
Cerastium semidecandrum L. 88, 101, 107, 111, 124
Cerastium vulgatum L. 72, 102, 107, 113, 114
Cerasus mahaleb (L.) Mill. 127
Cerasus panicea (L.) Brid. 92, 97, 104, 113, 115, 122
Ceterach officinarum DC. 124, 127, 131
Cetraria islandica (L.) Ach. 17, 88, 97, 113, 115
Cheilanthes inaequalis Kze 19, 148
Chionographis japonica Maxim. 139
Chloridion cameronii Stapf 74, 149, 152, 154
Chrysanthemum indicum Thunb. 140
Chrysanthemum leucanthemum L. var. *meridionale* 91
Chrysopogon pallidus Domin 160
Cirriphyllum piliferum (Schreb. ap. Hedw.) Grout 107
Cirrosiphon geniculatus Duvign. et Symoens 144
Cirsium acaulon (L.) Scop 104, 140
Cistus salvii folius L. 124
Cladonia alaicornis (Lightf.) Flk. 104, 111
Cladonia alpestris (L.) Rbh. 77
Cladonia arbuscula (Wallr.) Rbh. 101, 117, 123
Cladonia cariosa (Ach) Spr. 94
Cladonia chlorophaea (Flk.) Spr. 88, 92, 85, 115
Cladonia coccifera (L.) Willd. 98
Cladonia coniocraea (Flk.) Spr. 117
Cladonia fimbriata (L.) Sandst. 108, 116, 122
Cladonia floerkeana (Fr.) Somm. 17
Cladonia foliacea (Huds.) Willd. 89
Cladonia furcata (Huds.) Schrad. 90, 92, 111, 116ff
Cladonia impexa Harm. 87, 90
Cladonia mitis Sandst. 88, 90, 98, 108, 115, 117
Cladonia nipponica 137
Cladonia pocillum (Ach) O.J. Rich. 95, 108
Cladonia pyxidata (L.) Fr. 17, 72, 77, 80ff, 98, 104, 117
Cladonia rangiferina (L.) Wigg. 92, 116, 119, 137
Cladonia rangiformis Hoffm. 17, 19, 59, 88, 92, 95, 98, 104, 111, 115, 117
Cladonia squamosa (Scop.) Hoffm. 17
Cladonia subrangiformis Sandst. 90, 108
Cladonia subulata (L.) Wigg. 92
Cladonia symphyrcarpia (Flk.) Arn. 118
Cladonia tenuis (Flk.) Harm. 90

- Cladonia verticillata* (Hoffm.) Schraer. 17, 77, 87, 94, 95, 108
Cleome viscosa L. 160
Cletbra barbinervis Sieb. et Zucc. 139, 140
Climacium dendroides (L. ap. Hedw.) Web. et Mohr 92
Cochlearia officinalis L. 71, 72, 97ff
Coeloglossum viride (L.) Hartm. 101
Combretum apiculatum Sond. 155, 157
Combretum molle R. Br. 156, 157
Combretum psidioides Welw. 151
Commelina spec. 143, 144, 149
Commelina africana L. 155
Commelina ceciliae C. B. Clarke 151
Commelina forskalei Vahl 155
Commelina mwatayamvoana Duvign. et Dewit 149, 150
Commelina zigzag Duvign. et Dewit 145, 146
Conopodium denudatum (DC.) Koch 84
Convolvulus cantabrica L. 124
Convolvulus ocellatus Hook 157
Coreopsis spec. 144
Cornicularia aculeata (Schreb.) Ach. 17, 18, 69, 88, 90, 98ff, 111, 115
Cornicularia muricata Ach. 18
Corylus avellana L. 117
Cotinus coggyria Scop. 127
Crataegus spec. 101
Crepis setosa Hall f. 124
Crotalaria cobalticola Duvign. et Plancke 48, 145ff
Crotalaria cornetti Taub. et Dewèvre 141, 144, 150
Crotalaria francoisiana Duvign. et Timp. 147
Crotalaria striata L. 14
Crotalaria trifoliatrum Wall. 160
Crotalaria virgulata Klotzsch 152, 154
Crucianella angustifolia L. 135
Cryptomeria japonica D. Don. 140
Cryptosepalum dasycladum Harms 143
Cryptosepalum maraviense Oliv. 13, 141, 147, 149, 150
Cuscuta epithymum (L.) L. 123, 124
Cyanotis spec. 143
Cyanotis caespitosa Kotschy et Peyr. 145, 147
Cyanotis lanata Benth. 145
Cyanotis nodiflora Kunth. 155
Cymbopogon excavatus (Hochst.) Stapf 156
Cynodon dactylon (L.) Pers. 143
Cynodon plectostachyum Pilger 155
Cynosurus echinatus L. 124
Cyperus angolensis Boeck. 155
Cyperus compactus Lam. 151, 155
Cyperus margaritaceus Vahl 151
Cyperus submacrocarpus Kük. 143, 148
Cyperus tenax Boeck. 155
Cyphia gamopetala Duvign. et Denaeayer 143
Cytisus austriacus L. var. *maezius* Maly 127
Cytisus diffusus (Willd.) Vis. 132
Cytisus hirsutus L. 122
Cytisus nigricans L. 116, 123, 129
Cytisus purgans (L.) Benth. 89, 90
Cytisus supinus L. 120
- D**
- Dactylis glomerata* L. 124
Dalbergia nitidula Welw. ex Bak. 157
Danthonia calycina (Vill.) Rchb. 124
Danthoniopsis intermedia C. E. Hubbard 155, 157
Danthoniopsis minor Stapf et Hubbard 155
Danthoniopsis viridis (Rendle) C. E. Hubbard 38, 74, 142, 152, 154
Dasystachys pulchella Duvign. et Dewit 145ff
Daucus carota L. 89, 107, 124
Delia segetalis (L.) Dum. 135
Deschampsia caespitosa (L.) P. B. 102, 137
Deschampsia flexuosa (L.) Trin. 91, 97, 101, 104, 113, 142
Deutzia crenata Sieb. et Z. 139, 140
Dianthus baldacci 133
Dianthus carthusianorum L. 107, 111, 119, 120, 123
Dianthus croaticus Borb. 126
Dianthus gratianopolitanus Vill. 115, 117
Dianthus marizii (Samp.) Samp. 134, 135
Dianthus pontederiae A. Kern 116ff
Dianthus superbus L. 138
Dianthus superbus var. *speciosus* Rchb. 137
Dianthus sylvestris Wulf. 77ff., 83, 127, 131
Dianthus virgineus L. 124
Dichodontium pellucidum (L.) Schimp. var. *fagimontanum* 101
Dicoma anomala Sond. 144, 147
Dicoma kirkii Harv. 157
Dicoma macrocephala DC. 48
Dicoma niccolifera Wild 20, 22, 38, 48, 76, 153ff
Dicranum rugosum (Hoffm. ap. Schwaegr.) Brid. 90, 116
Dicranum scoparium (L.) Hedw. 122
Digitaria spec. 147
Digitaria gazensis Rendle 155, 157
Digitaria milaniana (Rendle) Stapf 157
Digitaria nitens Rendle ssp. *festuoides* Duvign. 142
Diheteropogon spec. 147
Diheteropogon amplexans (Nees) W. D. Clayton 156
Diheteropogon emarginatus (De Wild) Robyns 145, 151
Dipcadi marlothii Engl. 155
Diplycosia adenotrix (Mig.) Nakai 139
Diplophium marthozianum Duvign. 149
Diplophyllum albicans (L.) Dum. 18
Diplorhynchus condylocarpon (Müll. Arg.) Pichon 153, 156, 157
Diploschistes scruposus (Schreb.) Norm. 89, 91, 107
Diploschistes scruposus var. *bryophilus* 17
Dissotis derriksiana Duvign. 143, 148
Dodonaea lobulata F. Muell. 160
Dodonaea microzyga F. Muell. 160, 161
Dolichos schlechteri (Harms) Burt Davy 157
Dorycnium germanicum (Gremli) Rikli 116ff, 125, 126, 133
Dorycnium herbaceum Vill. 131
Dorycnium hirsutum (L.) Ser. 124
Draba japonica Maxim. 136, 138
Dracophyllum filifolium Hook. 158
Dracophyllum pronum W. R. B. Oliv. 158
Dracophyllum uniflorum Bergg. 158
Drepanocladus uncinatus (Hedw.) Warnst. 113, 114
Dryas octopetala L. 113
Drypotodon spec. 19
Dyschoriste spec. 145
- E**
- Echinocactus* spec. 141

- Echinocereus* spec. 141
Echium rubrum Jacq. 133
Echium vulgare L. 107, 111, 124
Elephantorrhiza elephantina Skeels 157
Elsholtzia haichowensis Sun. 135
Elsholtzia patrinii (Lepech.) Garcke 135
Empetrum nigrum L. 102, 149
Ephedra nevadensis S. Wats. 141
Epilobium angustifolium L. 15
Equisetum arvense L. 19, 140
Eragrostis boehmii Hack. 141ff, 150
Eragrostis cilianensis (All.) Vignolo-Lutati 155
Eragrostis dikuluensis Duvign. et Jacobs 147, 148
Eragrostis racemosa (Thunb.) Steud. 154, 156
Eremophila elachantha Diels. 160
Eremophila oldfieldii F. Muell. 160, 161
Eremophila oppositifolia R. Br. 160, 161
Eremophila strongylophylla F. Muell. 160, 161
Eremophila weldii F. Muell. 160, 161
Eriachne spec. 160
Eriachne mucronata R. Br. 159, 160
Eriachne pulchella Domin 160
Erica cinerea L. 89, 90
Erica scoparia L. 124
Erica vagans L. 89, 90
Erigeron thunbergii A. Gray 136, 138
Eriosema engleranum Harms 38, 151, 155
Eriosema shireense Bak. 155
Eriospermum abyssinicum Bak. 145ff
Eritrichium nipponicum Makino 137
Erodium cicutarium (L.) L'Hér. 111
Erodium macradenum L'Hér. 84
Erophila verna (L.) E. Mey. 107, 111
Eryngium campestre L. 103, 104, 111
Eryngium serbicum Panc. 132, 133
Erysimum crepidifolium Rchb. 104
Erysimum linearifolium Tausch. 130, 132
Erysimum sylvestre (Cr.) Scop. 81, 83, 120, 122
Erythronium dens-canis L. 127
Erythrophloeum chlorostachys (F. Muell.) Baill. 159, 160
Eschscholtzia mexicana Greene 140
Eucalyptus spec. 160
Eucalyptus confertiflora F. Muell. 159, 160
Eucalyptus lesoueffii Maiden 160
Eucalyptus terminalis F. Muell. 160
Euchylaena tomentosa R. Br. 160
Euonymus alatus Rupr. var. *rotundatus* 140
Euphorbia amygdaloides L. 127
Euphorbia cyparissias L. 59, 69, 104, 111, 113, 119ff
Euphorbia exigua L. 124
Euphorbia falcata L. 135
Euphorbia flavicoma DC. 89, 90
Euphorbia glabriflora Vis. 128ff
Euphorbia hirta L. 145
Euphorbia montenegrina (Bald.) Maly 125, 126
Euphorbia nicaeensis All. 123, 124
Euphorbia seguieriana Neck. 117ff
Euphorbia wildii Leach 75, 76, 157
Euphrasia insignis Wettst. 136
Euphrasia micrantha Rchb. 102
Euphrasia microphylla Koidz. 139
Euphrasia nemorosa (Pers.) Mart. 66, 67, 97, 98
Euphrasia salisburgensis Hoppe 66, 72, 79, 80
Euphrasia stricta Host 58, 59, 65ff, 87ff, 107ff
Eurhynchium swartzii (Turner) Hobk. 92, 95, 98
Exocarpus aphyllus R. Br. 160
- F**
- Fadogia variabilis* Robyns 38, 155
Fairea saligna Harv. 76, 157
Fairea speciosa Welw. 157
Ferula spec. 134
Festuca alpina Suter 137
Festuca arundinacea Schreb. 123
Festuca cinerea Vill. 90, 109ff, 123, 124
Festuca duvalii (St.-Yves) Mkgf.-Dbg. 104, 107
Festuca ovina L. 25, 29, 33, 34, 45, 46, 58ff, 73, 78ff, 91ff, 102ff, 111ff, 137, 139
Festuca pseudovina Hack. ap. Wiesb. 119
Festuca rubra L. 100, 137
Festuca rupicola Heuff. 116, 122, 125, 127, 134
Festuca rupicola ssp. *sulcata* 109, 110, 125
Festuca valesiaca Schleicher 111, 127, 131, 133
Filago germanica L. 124
Filipendula hexapetala Gilib. 91
Fimbristylis spec. 160
Fimbristylis exilis (Kunth.) Roem. et. Schult. 20, 149, 152, 154, 156
Fimbristylis schultzei Boeck. 20, 160
Fissidens cristatus Wilson 120
Fissidens taxifolius (L.) Hedw. 110
Fragaria vesca L. 117
Fraxinus ornus L. 124, 127
Frullania dilatata (L.) Dum. 120
Frullania tamarisci (L.) Dum. 116, 122
Fulgensia bracteata (Hoffm.) Raes. 110
Fulgensia fulgens (Sw.) Elenk. 110
Fumana bonapartei Maire et Petitm. 128ff
Fumana procumbens (Dunal) Green. et Godr. 124
- G**
- Galera* spec. 17
Galactia muelleri Benth. 160
Galium anisophyllum Vill. 77ff, 83
Galium lucidum All. 123ff, 133
Galium mollugo L. 68, 72, 73, 87, 88, 92, 97, 120
Galium parisiense L. 135
Galium pumilum Murr. 117, 132
Galium purpureum L. 126, 129, 130
Galium saxatile L. 72, 98
Galium verum L. 14, 58, 59, 104, 111ff, 120
Gardenia megasperma F. Muell. 159, 160
Gastridium lendigerum (L.) Gaud. 123, 124
Genista hystrix Lge. 135
Genista januensis Viv. 124, 127, 133
Genista pedunculata L'Hér. 127
Genista pilosa L. 89, 116, 118, 120
Genista tinctoria L. 80, 91, 122, 127
Gentiana corymbifera T. Kirk. 158
Gentiana scabra Bunge 139
Gentianella campestris (L.) C. Boern 100
Gentianella germanica (Willd.) C. Boern 107
Girosiphon geniculatus 16
Gladiolus spec. 143, 144, 148

- Gladiolus actinomorphantus* Duvign. et Van Bockstal 146
Gladiolus robiliartianus Duvign. 149
Gloeocapsa spec. 16, 151
Gomphrena canescens R. Br. 20, 160
Grevillea acuaria F. Muell. ex Benth. 160, 161
Grevillea dimidiata F. Muell. 160
Grevillea exul Lind. 158
Grimmia alpestris Limpr. 101
Grimmia apocarpa Hedw. 127
Grimmia commutata Hueb. 132
Grimmia doniana Sm. 101
Gypsophila patrinii Ser. 134
Gypsophila spergulifolia Griseb. 125, 126
- H**
Halacsa sendtneri (Boiss.) Doerfl. 114, 125ff, 133
Hantzschia spec. 16
Haumannistrum polyneuron (S. Moore) Duvign. et Plancke 54, 55, 148
Haplophyllum boissierianum Vis. et Panč. 128, 130
Hebe odora (Houk.) Ckn. 158
Hedwigia ciliata (Ehrh. ap. Hedw.) Br. eur. 115
Helianthemum spec. 52
Helianthemum nummularium (L.) Mill. 107
Helichrysum italicum (Roth) Guss. 123, 124
Helichrysum pachyrhizum Harv. 155, 157
Heliotropium tenuifolium R. Br. 160
Hemixygia petrensis (Hiern.) Ashby 152, 155
Herniaria glabra L. 91, 107, 124
Herniaria incana Lamk. 132
Herniaria scabrida Boiss. 134, 135
Heteropogon contortus (L.) Beauv. ex Roem. et Schult. 156
Heteropogon triticeus Camus 159, 160
Hieracium baubinii Schult. 120, 133
Hieracium echioides Lumn. 118, 119
Hieracium pavichii Heuff. ssp. *fussianum* N. P. 126, 129, 133
Hieracium pilosella L. 98, 107, 111, 113, 119, 124
Hieracium piloselloides Vill. 124
Hieracium umbellatum L. 92
- Hippocrepis comosa* L. 91, 124, 132
Holcus lanatus L. 88, 95, 97, 102, 107
Holosteum umbellatum L. 107
Homalothecium sericeum (L. ap. Hedw.) Br. eur. 18, 95
Hutchinsia alpina (L.) R. Br. 86
Hutchinsia procumbens (L.) Desvaux 91
Hybanthus austro-caledonicus Melch. 158
Hybanthus caledonicus (Turcz.) Cretz. 158
Hybanthus floribundus (Linol.) F. Muell. 20, 160, 161
Hydrangea paniculata Rafin. 139
Hylocomium splendens (Hedw.) Br. eur. 97, 116, 119, 123
Hymenostomum microstomum (Hedw.) R. Brown 120
Hypericum barbatum Jacq. 127
Hypericum bumifusum L. 89
Hypericum kamschaticum Ledeb. 137
Hypericum perforatum L. 124
Hypericum reuteri 89
Hypericum sikokumontanum Makino 139
Hypnum cupressiforme L. ap. Hedw. 90, 107, 111, 116ff
Hypoxis verticillaris (L. f.) Soland ex Roem. et Schult. 157
- I**
Iberis fontqueri Pau 135
Icomum albocandelabrum Duvign. et Denaeyer 150
Icomum lineare Burkill 147
Ilex crenata Thunb. 140
Indigofera dyeri Britten 20, 30, 31, 38, 152, 154
Indigofera setiflora Bak. 20, 22, 26, 30ff, 43, 149ff, 156
Indigofera setosa N. E. Brown 155
Indigofera welwitschii Bak. 149
Inula viscosa L. 124
Ipomoea alpina Rendle 145, 147ff
Ipomoea debeerstii De Wild. 147
Iris spec. 157
Iris bosniaca Beck 127
Iris ruthenica Ait. 134
Isatis tinctoria L. 126ff
Ixeris dentata Nakai 137
- J**
Jasione spec. 52
Jasione crispa (Pourr.) Samp. 135
Jasione montana L. 91, 124
Juncus bulbosus L. 101
- Juncus trifidus* L. 113
Juniperus communis L. 91, 116
Juniperus oxycedrus L. 123, 124
Justicia elegantula S. Moore 145ff, 157
- K**
Knautia arvensis (L.) Loutl. 91, 122
Knautia illyrica Beck 124
Knautia norica Ehrendf. 120
Kochia sedifolia F. Muell. 160
Koeleria gracilis Pers. 59, 92, 97, 107, 111
Koeleria macrantha (Ledeb.) Spreng. 118, 120, 127, 133
Koeleria splendens K. B. Presl. 127
Koeleria vallesiana (Honck.) Bertol. 90
Kyllingia alba Nees 88
- L**
Lactuca saligna L. 119, 127, 129, 131
Lactuca serriola L. 119
Lactuca viminea (L.) J. S. et K. B. Presl. 124
Lagotis glauca J. Gaertn. 136
Lankea discolor (Sond.) Engl. 76
Lapeyrouisia sandersonii Bak. 143ff, 151ff, 157
Lappula myosotis Moench 129
Larrea tridentata Coult. 141
Laserpitium siler L. 126
Lasiosiphon mollissimus E. A. Bruce 149
Lavandula stoechas L. 135
Lecanora spec. 17, 59, 104
Lecanora bercynica Poelt et Ulrich 17
Lecidea decipiens (Hedw.) Ach. 110
Ledum palustre L. 14
Leontodon autumnalis L. 86, 87, 98, 100
Leontodon crispus Villars ssp. *asper* (W. K.) Rohl 127, 132, 133
Leontodon hispidus L. 107, 110
Leontodon hispidus ssp. *hastilis* (L.) Rchb. 91, 98
Leontodon japonicum Mig. 139
Leontodon nudicaulis (L.) Banks. ex Lowe 135
Leontopodium fauriei Hand.-Mazz. var. *angustifolium* 136, 138
Leontopodium bayachinense (Takeda) Hara et Kitamura 136
Leptactina benguellensis (Welw.) R. Good 155

- Leptospermum scoparium* J.R. et G. Forst 13, 158
Lespedeza buergeri Miq. 140
Leucopogon albicans Brongn. & Gris. 158
Lightfootia ericoidella Duvign. et Denaeyer 147
Linaria amethystea (Vent.) Hoffgg. et Lk. 135
Linaria concolor Gris. 128ff
Linaria genistifolia (L.) Mill. 119
Linaria purpurea Mill. 124
Linaria supina Desf. 84
Linaria vulgaris Mill. 140
Lindernia dambonii Duvign. 144
Lindernia perennis Duvign. 144
Linosyris villosa Vill. 134
Linum catbaticum L. 59, 88, 92ff, 100, 104
Linum hologynum Rchb. 133
Linum tenuifolium L. 124, 132
Linum trigynum L. 124
Lobelia inflata L. 140
Iopholaena deltombei Duvign. 147
Lotus corniculatus L. 88ff, 98ff, 107, 111, 119, 122, 126
Loudetia flavida (Stapf) C.E. Hubbard 74, 149, 152, 154, 156
Loudetia kagarensis (K. Schum.) C.E. Hubbard ex Hutch ssp. *jubata* Duvign. 141, 142, 147
Loudetia simplex C.E. Hubbard 141ff, 154ff
Luzula multiflora (Petz.) Lej. 92
Luzula spicata (L.) DC. 113
Lychnis alpina L. 113
Lychnis coronaria (L.) Desv. 132
Lycoperdon spadiceum Pers. 16
Lycopodium australianum (Herter) Allan 158
Lyonia naziki Nakai et Hara 139
- M**
Malcolmia maritima (L.) R. Br. 13, 14, 135
Malcolmia scyria Rech. 135
Marsupella emarginata (Ehrh.) Dum. 18, 32
Matthiola fragrans Bunge 134
Mecbowia grandiflora Schinz 149, 150
Medicago falcata L. 110
Medicago lupulina L. 107, 111
Medicago prostrata Jacq. 115, 126, 130
Melandrium rubrum (Weigel) Garcke 44, 108, 113
Melbania randii Bak. f. 157
Melica ciliata L. 124, 127ff
- Melica nutans* L. 139
Merceya ligulata (Spruce) Schimp. 18, 19
Microchloa caffra Nees 149
Microchloa kunthii Desv. 155
Microcoleus spec. 16
Micropyrum tenellum (L.) Lk. 135
Mielichhoferia spec. 19
Mielichhoferia elongata Hornsch. 19, 32
Mielichhoferia macrocarpa (Hook. ex Drumm.) Bruch. et Schimp. ex Jaeg. et Sauerb. 18
Mimulus guttatus DC. 27, 29, 45
Minnartia arctica Graebn. 137
Minnartia biflora (L.) Schinz et Thell. 113
Minnartia bosniaca (Beck.) Deg. 132
Minnartia hondoensis Ohw. 137
Minnartia laricifolia (L.) Schinz et Thell 124
Minnartia verna (L.) Hiern. 20ff, 32, 38, 43, 48, 53ff, 62ff, 67ff, 78ff, 96ff, 108ff, 126ff, 133
Minnartia verna ssp. *japonica* 137, 138
Miscanthus oligostachyus Stapf 138, 139
Miscanthus sinensis Anderss. 138, 140
Molinia caerulea (L.) Moench 73, 77, 83, 86ff, 102, 107, 113
Moliniera laevis (Brot.) Hack 135
Monechma debilis Nees 155
Monocymbium ceresiforme (Nees) Stapf 144, 147ff
Myosotis monroi Cheesem. 157
Myosotis sylvatica (Ehrh.) Hoffm. 122
Myosotis stricta Lk. 111
Myrtus rufo-punctatus Panch. ex Brongn. & Gris. 158
- N**
Nostoc spec. 16
Notholaena marantae (L.) Desv. 19, 78, 114ff, 130
Nototblaspi australe Hook f. 157
- O**
Oglifa minima (Sm.) Rchb. 134, 135
Olaix obtusifolia De Wild. 143ff, 151, 152, 155
Olearia muelleri (Sond.) Benth. 160
Oligotrichum incurvum (Huds.) Lindb. 113
- Omphalodes brassicaefolia* (Lag.) Boiss. 135
Ononis spinosa L. 107
Opuntia spec. 141
Orthantha lutea (L.) Kern. 108
Oscillatoria spec. 16
Ozoroa longepetiolata R. et A. Fernandes 157
- P**
Pandiana carson (Bak.) Clarke 141ff, 150
Panicum spec. 145
Papaver commutatum F. et M. 13
Papaver macrostomum B. et H. 14, 15
Parabenzoin trilobum Nakai 140
Parmelia conspersa (Ehrh.) Ach. 111
Parmelia stenophylla (Ach.) Heug. f. *hypochista* 119
Parnassia foliosa Hook. et Thoms. 139
Parnassia palustris L. 137
Patrinia sibirica Juss. 137
Pedicularis verticillata L. 137
Pellaea calomelos (SW.) Link 155
Peltigera canina (L.) Willd. 17, 92, 98, 101, 107
Peltigera rufescens (Weis.) Humb. 94, 95, 107
Pennisetum glaucocladum Stapf et Hubbard 145
Penstemon spec. 14
Pertya glabrescens Sch. Bip. 140
Petrorhagia nautenillii (Burnat) Ball et Heyw. 135
Peucedanum officinale L. 133
Peucedanum oreoselinum (L.) Moench 127
Philonotis fontana (L.) Brid. 18, 32
Phleum bertolonii DC. 135
Phleum phleoides (L.) Karsten 122
Phormidium spec. 16, 152, 154
Phormium colensoi Hook. 158
Phragmites mauritanus Kunth. 143
Phyllodoce nipponica Makino 139
Picris hieracioides L. 119, 124
Pieris japonica D. Don 140
Pimelea suteri Kirk. 153, 157
Pimpinella saxifraga L. 59, 92, 104, 111ff, 122
Pinus densiflora Sieb. et Zucc. 140
Pinus nigra Arnold 125, 127
Pinus pinaster Soland 125
Pinus sylvestris L. 116, 118, 120
Pistorinia breviflora Boiss. 135
Plantago alpina L. 84, 85

- Plantago argentea* Chaix. 133
Plantago holosteum Scop. 123, 124
Plantago lanceolata L. 58, 59, 68ff, 84ff, 97ff, 104, 107, 119
Plantago maritima L. 101, 102
Plantago media L. 104, 107ff, 119
Plantago radicata Hoffm. et Link.
Platydictya jungermannioides (Brid.) Crum 18
Pleuridium subulatum (Schreb. ap. Hedw.) Linb. 111
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitten 72, 92, 95ff, 108, 116ff
Poa alpina L. 67, 77ff, 85
Poa badensis Haenke 109, 110
Poa bulbosa L. 124, 134, 135
Poa concinna Gaudin 132
Poa molinieri Balb. 127, 131
Poa pratensis L. ssp. *angustifolia* (L.) Gaud. 122
Poa stiriaca Fritsch et Hayek 123
Pogonarthria squarrosa (Licht.) Pilg. 152, 154, 157
Pogonartum aloides (Hedw.) P. Beauv. 101
Poblia spec. 77
Poblia annotina (Hedw.) Loeske 84, 92, 108
Poblia nutans (Schreb. ap. Hedw.) Lindb. 92, 95, 98, 108
Polemonium spec. 52
Polycarpaea eriantha Hochst. ex A. Rich. 149
Polycarpaea glabra C. T. White et Francis 20, 159, 160
Polycarpaea spirostyles F. Muell. 48, 159, 160
Polycarpaea synandra F. Muell. 20, 159, 160
Polygala chamaebuxus L. 122
Polygala kalaxariensis Schinz. 155
Polygala maior Jacq. 133
Polygala subamara Fritsch 123
Polygala supina Schreb. 127, 129, 131, 133
Polygala vulgaris L. 91, 92, 107
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce 127
Polygonum spec. 134
Polygonum ajanense (Nakai) Grig. 137
Polygonum albanicum Jáv. 125, 126
Polygonum alpinum All. 122
Polygonum aviculare L. 91, 125
Polygonum hayachinense Makino 136, 138
Polygonum posumbu Buch.-Ham. 135
Polygonum viviparum L. 137
Polypodium vulgare L. 101
Polytrichum spec. 72
Polytrichum juniperinum Willd. 115
Polytrichum pilosum Necker ap. Hedw. 110, 115
Potentilla alba L. 123
Potentilla arenaria Borkh. 110, 116ff
Potentilla argentea L. 111
Potentilla australis Krašan var. *malyana* Borb. 126
Potentilla bifurca L. 134
Potentilla erecta (L.) Racusch 92, 95, 97, 101, 108
Potentilla heptaphylla Jusl. 59, 104, 111
Potentilla hirta L. 133
Potentilla matsumurae Th. Wolf 137
Potentilla recta L. 124
Potentilla rupestris L. var. *mollis* 129, 130
Potentilla togashii Ohwi 136
Potentilla tommasiniana F. W. Schultz 125, 127, 132
Potentilla verna L. 91, 104, 111, 115
Potentilla visianii Panč. 128, 129, 133
Poterium sanguisorba L. 104, 110, 124
Pottia spec. 87
Primula macrocarpa Maxim. 136
Primula modesta Bisset et S. Moore 137
Protea goetzeana Engl. 143
Protea hirta Klotzch 147, 151
Protea welwitschii Engl. 75, 76
Prunella grandiflora (L.) Scholler 167
Prunella laciniata (L.) L. 124
Pseudotsuga menziesii (Mirbel) Franko 21
Psychotria douarrei (Beauvis.) Däniker 158
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn 127
Ptilotus obovatus F. Muell. 160
Pulsatilla patens (L.) Mill. 14, 134
- Q**
- Quercus pubescens* Willd. 124
Quercus robur L. 119
Quercus serrata Thunb. 140
Quercus turbinella Greene 141
- R**
- Ranunculus acris* L. 72, 92, 95, 98, 108
Ranunculus bulbosus L. 104
Reichardia picrioides (L.) Roth. 123, 124
Rendlia cupricola Duvign. 141ff
Reseda lutea L. 107
Reseda virgata Boiss. et Reut. 135
Reynoutria japonica Houtt. 138
Rhacomitrium canescens (Tim. ap. Hedw.) Brid. 83, 97, 111, 117, 132
Rhacomitrium lanuginosum (Ehrh. ap. Hedw.) Brid. 90, 102, 137
Rhamnus frangula L. 116, 127
Rhinanthus spadicus Wilmott 101
Rhizocarpon oederi (Web.) Koerb. 17
Rhododendron kaempferi Planchon 140
Rhododendron lagopus Nakai 139
Rhododendron weyrichii Maxim. 140
Rhus trichocarpa Miq. 140
Rhynchosia minima (L.) DC. 155
Rhynchosia monophylla Schlechter 149
Rhynchosia totta DC. 157
Rhytidadelphus squarrosus (L. ap. Hedw.) Warnst 92, 95, 98
Rhytidadelphus triquetrus (L. ap. Hedw.) Warnst 116
Rhytidium rugosum (Ehrh.) Kindb 118, 123
Riccia spec. 117, 152, 155
Riccia ciliifera Link. 110
Rosa eglanteria L. 107
Rosa nipponensis Crépin. 139
Rosa oboei Makino 140
Rubus idaeus L. 120
Rubus ulmifolius Schott. 124
Rumex acetosa L. 58, 59, 65ff, 87ff, 95ff, 102, 104, 113, 116, 122, 134
Rumex acetosella L. 100, 110ff, 126ff
- S**
- Saccharomyces cerevisiae* 32
Sacciolepis transbarbata Stapf 145, 147
Sagina nodosa (L.) Fenzl. 107
Sagina procumbens L. 102
Salix herbacea L. 53
Salvia pratensis L. 107, 110
Sanguisorba mauretanica Desf. 135
Sanguisorba minor Scop. 124
Sanguisorba minor ssp. *muricata* (Spach) A. et Gr. 133

- Sanguisorba obtusa* Maxim. 136, 138
Santalum spicatum DC. 160
Santolina semidentata Hoffgg. et Lk. 135
Sarcobata vermiculata (Hook.) Torr. 21
Sarcostemma australe R. Br. 160
Sasamorpha purpurascens (Hackel) Nakai 140
Sassafras variifolium Kuntze 140
Satureja thymifolia Scop. 127ff, 132
Saussurea chionophylla Takeda 136
Saussurea nipponica Miq. 138, 139, 140
Saxifraga ascendens L. ssp. *blavii* (Engl.) Hayek 131
Saxifraga hypnoides L. 100
Saxifraga laciniata Nakai et Takeda 136
Saxifraga tridactylites L. 111
Scabiosa canescens W. et K. 58, 59, 104, 111
Scabiosa columbaria L. 92, 131, 133
Scabiosa japonica Mig. 139
Scabiosa leucophylla Borb. 125, 126
Scabiosa ochroleuca L. 58, 59, 103, 104, 110, 113
Scabiosa silaifolia Vel. 129
Scaevola spinescens R. Br. 160, 161
Schistostephium crataegifolium Fenzl. 155
Scilla spec. 151
Scilla autumnalis L. 90
Scilla benguellensis Bak. 38, 155, 156
Scilla verna Huds. 101
Scleranthus perennis L. 91, 131, 133
Scleropodium purum (L. ap. Hedw.) Limpr. 91
Scorzonera austriaca Willd. 130, 133
Scrophularia canina L. 81, 83
Scrophularia tristis Malý 125ff
Scytonema spec. 16
Securidaca longepedunculata Fresen. 152ff
Sedum acre L. 91, 109ff, 131
Sedum album L. 118, 122, 124
Sedum dasyphyllum L. 124
Sedum elegans Lej. 91
Sedum hispanicum Jusl. 126, 129, 131
Sedum hybridum L. 134
Sedum rupestre L. 115, 124
Sedum rupestre ssp. *ochroleucum* 126, 129, 130
Sedum reflexum L. 90, 109, 110
Sedum sexangulare L. 109, 110, 119, 122
Sedum telephium L. ssp. *maximum* (Hoffm.) R. et Cam. 116
Sedum tenuifolium (Sibth. et Sm.) Strobl 135
Selaginella helvetica (L.) Lk. 122
Sempervivum heuffelii Schott 130, 132
Sempervivum birtum L. 120
Sempervivum pittonii Schott, Nym. et K. 122
Senecio campestris (Retz.) DC. 117
Senecio erucifolius L. 119
Senecio latifolius DC. 157
Senecio viscosus L. 119
Seseli annuum L. 103, 104, 109, 110
Seseli coreanum H. Wolff 137
Seseli elatum L. ssp. *austriacum* (Beck) P. W. Ball 120
Seseli elatum ssp. *osseum* (Crantz) P. W. Ball 117, 118
Seseli hippomarathrum Jacq. 117, 119
Seseli libanotis (L.) Koch 117
Seseli peixotianum Samp. 134, 135
Seseli rigidum W. K. 125, 126
Sesleria spec. 71
Sesleria latifolia (Adam.) Degen 125, 126
Sesleria latifolia var. *serpentinica* Deyl 125
Sesleria varia (Jacq.) Wettst. 116, 117
Setaria anceps Stapf 155
Setaria porphyrantha Stapf 157
Sideritis hyssopifolia L. 84
Sieglingia decumbens (L.) Bernh. 91, 101
Silene acaulis (L.) Jacq. 84, 100, 113
Silene armeria L. 89, 90, 125, 127, 132
Silene brabuica Boiss. 134
Silene burchelli Otth. ex DC. 38, 48, 145, 146, 157
Silene ciliata Pourr. 84, 85
Silene cobalticola Duvign. et Plancke 48, 146
Silene cucubalus Wib. 12, 20ff, 30ff, 40ff, 58ff, 77ff, 86ff, 96ff, 103ff, 111ff, 120ff
Silene jenissensis Willd. 134
Silene lasiostyla Boiss. 135
Silene maritima Whit. 98, 101, 102
Silene nutans L. 120
Silene otites (L.) Wib. 104, 111, 118, 120, 131
Silene paradoxa L. 124ff, 132, 133
Silene staticifolia Siebth. et Sm. 125, 126, 131
Silene suffrutescens Bieb. 134
Silene willdenowii Sweet var. *serpentina* 125
Smilacina racemosa Desf. 140
Smilax china L. 140
Solidago virgaurea L. 101
Solidago virgaurea ssp. *alpestris* (W. et K.) Rchb. 80
Sopubia degreana Benth. 141ff, 151
Sopubia neptunii Duvign. et Van Bockstal 146
Sorbus aria (L.) Crantz 120
Spartium junceum L. 124
Spergula arvensis L. 112, 113
Spergularia purpurea (Pers.) G. Don. 135
Sphagnum fimbriatum Wilson 18
Spiraea blumei G. Don. 138, 140
Spiraea sikokualpina Koidz. 138, 139
Spirogyra spec. 16
Sporobolus deschampsioides Duvign. 141, 142
Sporobolus stelliger Duvign. et Kiwak 141, 142
Spuriodaucus marthozianus (Duvign.) Duvign. 148
Stachys cretica L. 135
Stachys hyssopifolia Michx. 124
Stachys officinalis (L.) Trevisan 127
Stachys recta L. 114, 120, 124
Stachys recta ssp. *baldacci* (Malý) Hayek 78, 114, 125ff, 133
Stachys scardica Gris. 128, 130, 133
Stanleya pinnata (Pursh.) Britt. 14
Stellaria holostea L. 116, 122, 123
Stellaria japonica Miq. 136
Stellaria roughii Hook. 158
Stereocaulon nanodes Tuck. 17, 77, 92, 95, 108
Stipa capillata L. 110, 118, 119, 134
Stipa joannis Čelak 131
Stipa lessingiana Trin. et Rupr. 134
Stipa pulcherrima K. Koch ssp. *mediterranea* (A. et Cr.) Schwarz 118, 119, 124
Stipa stenophylla (Czern.) Trautv. 119
Streptanthus spec. 56
Sutera fodina Wild. 76, 156
Symphytum officinale L. 14, 15

- T**
Taeniatherum caput-medusae (L.) Nevski 135
Tapiphyllum velutinum (Hiern.) Robyns 157
Taraxacum laevigatum (Willd.) DC. 111, 119
Tarchonanthus camphoratus L. 157
Tephrosia spec. 159, 160
Tephrosia longipes Meisn. 152, 154
Tephrosia polyzyga F. Muell. ex Benth. 159, 160
Tephrosia purpurea (L.) Pers. 155
Teucrium montanum L. 108 ff, 126 ff
Thalictrum spec. 52
Thalictrum minus L. 136 ff
Themeda triandra Forsk. 75, 76, 156
Thesium spec. 65, 66, 155, 157
Thesium alpinum L. 115, 128
Thesium cinereum A. W. Hill 149
Thesium linophyllum L. 127, 133
Thlaspi alpestre L. 19 ff, 32 ff, 43 ff, 53, 68 ff, 82 ff, 92 ff, 103
Thlaspi alpestre ssp. *gaudianum* 123
Thlaspi avalanum Panč. 126
Thlaspi brachypetalum Jord. 84, 85
Thlaspi goesingense Halácsy 119, 120
Thlaspi montanum L. 116 ff
Thlaspi rotundifolium (L.) Gaudin ssp. *cepaefolium* (Wulf.) Rouy et Fouc. 79 ff
Thrinia birta Roth 91
Thymus albigenus Kern 79, 80
Thymus drucei Ronn. 91, 102
Thymus humifusus Bernh. 122
Thymus jankae Čelak 125, 126, 133
Thymus moesiacus Velen. 129 ff
Thymus nervosus Gay 84, 85
Thymus polytrichus Kern 77, 83
Thymus praecox Opiz 116 ff
Thymus pseudo-atticus Ronniger ex Hayek 132
Thymus pulegioides L. 110, 115, 127
Thymus quinquecostatus Čelak 137
Thymus serpyllum L. emend. Fries 59, 65, 87 ff, 95, 98, 104
Thymus striatus Vahl 124
Tilingia tachiroei (Franch et Savat.) Kitagawa 137
Tomantheria auriculata Rafn. 139
Toninia caeruleonigrans (Lightf.) Th. Fr. 110
Tortella inclinata (Hedw.) Limpr. 110
Tortella tortuosa (L.) Limpr. 80 ff
Tortula muralis (L.) Hedw. 107
Trachypogon spicatus Kuntze 151 ff
Tragopogon orientalis L. 132
Trianthema rhynchocalyptra F. Muell. 160
Trichophorum caespitosum (L.) Hartm. 101
Trifolium arvense L. 111, 119, 127 ff
Trifolium campestre Schreb. 125, 135
Trifolium dubium Sibth. 111
Trifolium pratense L. 92, 107
Trifolium repens L. 72, 92, 97, 107, 110
Trinia glauca (L.) Dum. 89 ff
Triodia longiceps F. M. Black 160
Triodia pungens (R. Br.) Greene 159 ff
Tripterospermum japonicum Maxim. 140
Trifomaria quinqueidentata (Huds.) Buch 113 ff
Tristachya belenae Buscalioni et Muschler 143, 147, 151
Tristachya hispida K. Schum. 151
Tristachya thollonii Franch. 149
Triumfetta spec. 143, 148, 151
Triumfetta cupricola De Wild. 147, 149
Triumfetta dekindtiana Engl. 155
Triumfetta digitata (Oliv.) Spr. & Hutch. 54, 55
Triumfetta likasiensis De Wild. 143, 147, 149
Triumfetta welwitschii Mast. 149
Trymalium myrtillus S. Moore 160 ff
Tsuga sieboldii Carr. 140
Tuberaria guttata (L.) Fourr. 134, 135
Tulipa scardica Bornm. 132
Tunica saxifraga (L.) Scop. 123 ff
- U**
Uapaca robynzii De Wild. 149
Ulex nanus Forst. 89
Ulothrix zonata L. 16
Usnea cupricola (?) 148
- V**
Velloxia barbarae Duvign. et Dewit 143, 148
Velloxia demesmaekeriana Duvign. et Dewit 144
Velloxia equisetoides Bak. 35, 38, 74, 76, 141 ff, 152 ff
Velloxia tomentosa Pohl. 38, 155
Verbascum bosnense Maly 128, 130
Verbascum chaixii Vill. var. *austriacum* 123, 127
Verbascum lychnitis L. 119, 133
Vernonia spec. 149
Vernonia eremanthifolia O. Hoffm. 151
Vernonia glaberrima Wew. ex O. Hoffm. 151
Vernonia glabra (Steetz) Vatke 155
Vernonia kraussii Schultz Bip. 155
Vernonia ledocteana Duvign. et van Bockstal 147, 148
Vernonia melleri Oliv. et Hiern. 155
Vernonia multiflora De Wild. 147, 151
Vernonia petersii Oliv. et Hiern. ex Oliv. 145, 155
Vernonia poskeana Vatke et Hildebr. 157
Veronica jacquinii Baumg. 133
Veronica spicata L. 119, 125, 127
Vetiveria elongata (R. Br.) Stapf ex Hubbard 160
Viburnum erosum Thunb. 140
Vicia cracca L. 108, 127
Vicia galloprovincialis Poir. 127
Vigna dolomitica Wilczek 145
Vincetoxicum officinale Moench 91, 124, 127, 133
Viola arvensis Murr. 107
Viola biflora L. 137, 139
Viola calaminaria Lej. 20 ff, 32, 38, 47, 53, 67 ff, 82 ff, 94, 96
Viola calaminaria ssp. *calaminaria* Heimans 89, 92
Viola calaminaria ssp. *westfalica* (Ernst) Heimans 95, 96
Viola collina Bess. 119
Viola crassa Makino 137
Viola dubyana Burnat 67, 79, 80
Viola grypoceras A. Gray 139
Viola birta L. 116
Viola lutea Huds. 47, 72, 98
Viola ovato-oblonga Makino 140
Viola riviniana Rchb. 98, 102, 127
Viola rupestris F. W. Schmidt 107, 110
Viola sagittata Ait. 140
Viola tricolor L. 20, 47, 53, 101
Viola tricolor ssp. *subalpina* Gaudin 80
Viola yubariana Nakai 136, 138
Vulpia ligustica (All.) Lk. 125
- W**
Weigelia floribunda C. A. Mey 139
Weisia viridula (L.) Hedw. 18, 19, 87 ff, 95 ff, 122
Westringia rigida R. Br. 160 ff
- X**
Xerophyta spec. 143

Ortsregister

A

Aachen 50°47'N/06°10'E 44, 91
 Aggsbach (Grauhof-Graben) 48°19'N/17°17'E 122
 Aliva 43°09'N/04°54'W 4, 7–10, 38, 39
 Aktyubinsk 49°50'N/57°22'E 134
 Angleur 50°10'N/05°40'E 91
 Arnoldstein 46°33'N/13°41'E 82
 Arzberg 47°15'N/33°11'E 79
 Ashgill Head 54°43'N/02°17'W 97

B

Baddeckenstedt 51°04'N/10°03'E 107
 Barimo 43°48'N/19°17'E 128
 Barjandolt b. Skodra 42°04'N/19°35'E 132
 Benasque 42°28'N/00°30'E 18
 Bentaillou-Massiv 42°49'N/00°53'E 86
 Biberwier 47°23'N/28°34'E 79
 Binsfeldhammer 50°45'N/05°56'E 91
 Blackwater 57°16'N/03°12'W 100
 Blankenrode 51°32'N/08°54'E 4, 7–11, 14, 17, 18ff, 37ff, 62ff, 73, 96
 Bleiberg ob Villach 46°37'N/13°40'E 82
 Blwch-yr-haiarn 53°07'N/03°49'W 97
 Bois de Pasque 42°56'N/00°09'W 86
 Bolesław 50°15'N/19°35'E 108
 Bonsall Moor 53°07'N/01°37'W 97
 Borje Mroglav 43°17'N/20°30'E 132
 Bos. Jagodina 43°36'N/19°27'E 129, 132
 Bosost 42°22'N/00°40'E 88
 Bottendorfer Höhen 51°18'N/11°30'E 22, 49, 109, 111
 Bradwell Dale 53°19'N/01°44'W 97
 Bradwell Moor 53°19'N/01°47'W 97
 Brassington 53°05'N/01°38'W 97
 Bredelem 51°57'N/10°22'E 107
 Breiniger Berg 50°44'N/06°14'E 32, 68, 91
 Breiniger Heide 50°44'N/06°13'E 91, 94
 Brijac/Murtenica 43°36'N/19°47'E 132
 Brochterbeck 52°14'N/07°45'E 2, 11, 20, 27, 31, 42, 44
 Broken Hill 47°53'S/141°37'E 160
 Bulman 13°36'S/134°19'E 3, 4, 20

C

Cave del Predil 46°27'N/13°35'E 82
 Cedric Mine 17°34'S/31°14'E 155
 Chabara 10°28'S/25°59'E 145, 149
 Chillagoe 17°18'S/146°08'E 160
 Chimakaza 18°37'S/29°07'E 157

Ciema di Grem 45°55'N/09°50'E 79
 Ciema di Menna 45°56'N/09°47'E 79
 Col du Bocard 42°50'N/00°54'E 86
 Conlick 56°15'N/02°10'W 100
 Copper King 17°31'S/29°15'E 3, 4, 7–10, 20, 31, 35, 38, 152, 155
 Copper Queen 17°30'S/29°13'E 74, 142, 152, 155
 Couflens 42°47'N/01°12'E 18
 Coyles of Muick 56°49'N/03°07'W 100
 Črna 46°28'N/14°49'E 82
 Crni Rzav/Zlatibor 43°42'N/19°35'E 132
 Crofthandy 50°14'N/05°10'W 99–101
 Cromford 53°05'N/01°34'W 97
 Cwmerfin 52°25'N/03°44'W 31

D

Dalmany 19°15'S/30°06'E 155
 Derneburg 52°05'N/10°08'E 107
 Dikuluwe 10°47'S/25°19'E 19, 145, 147–149
 Dobrih Strana/Stolovi 43°37'N/20°37'E 102
 Dolfrwynog 52°49'N/03°51'W 4, 7–10, 52, 99, 100
 Drama 41°12'N/24°16'E 3, 132
 Drinsko 43°44'N/19°17'E 128
 Dučulova Varda/Rudo 43°39'N/19°24'E 132
 Dugald 20°11'S/140°09'E 20

E

Ecton Hill 53°07'N/01°51'W 31
 Eisdorf 51°44'N/10°11'E 107
 Eisleben 51°33'N/11°31'E 4–10, 17, 62
 Elisabethville s. Lubumbashi
 Elpetal 51°19'N/08°26'E 5, 13, 17, 18, 32, 96
 Empress Nickel 18°14'S/30°00'E 155
 Epen 50°46'N/05°56'E 91
 Erbendorf 49°49'N/12°03'E 4, 7–10, 19, 117
 Etoile 11°35'S/27°42'E 143

F

Firmi-Decazeville 49°51'N/00°02'W 89
 Frankenscharnhütte 51°46'N/10°17'E 107
 Fungurume 10°34'S/26°16'E 142, 145, 149

G

Galgenberg 51°18'N/11°30'E 112
 Garrigill 54°46'N/02°23'W 97
 Geul-Ufer b. Epen 50°46'N/05°55'E 91
 Glendarnel 56°10'N/05°00'W 100
 Glenkindie 57°12'N/03°09'W 100
 Gojava 43°37'N/19°26'E 129, 132

Goleč/Ozren b. Sjenica 43°15'N/19°40'E 132
 Gornja Kamenica/Rogozna 43°02'N/20°44'E 132
 Goslar 51°53'N/10°24'E 107
 Gostović 44°25'N/18°11'E 128
 Granetal 51°53'N/10°22'E 107
 Grassington 54°09'N/01°57'W 5, 7–10, 19, 97
 Green Hill 57°06'N/03°09'W 100
 Gressenich 50°46'N/06°15'E 91
 Greven 52°03'N/07°39'E 32
 Grinton Moor 53°21'N/01°56'W 97
 Grizedale 54°04'N/02°11'W 3–10, 20, 66, 71, 72, 97
 Grötschenreuth 49°50'N/12°02'E 117

H

Halkyn 53°13'N/03°12'W 4, 7, 8, 97
 Hallival/Rhun 57°01'N/06°23'W 100
 Helfta 51°29'N/11°34'E 107
 Herberton 17°19'S/146°10'E 160
 Hettstedt 51°39'N/11°31'E 107, 108
 Hochkail 47°24'N/30°48'E 79
 Hochkönig 47°24'N/30°48'E 5, 7–9, 17, 30, 31
 Hochobir 46°30'N/14°29'E 82
 Hornberg 51°28'N/11°34'E 49, 112
 Hourquer 42°56'N/00°09'W 86

I

Imsbach 49°35'N/07°54'E 23, 28, 29, 31
 Inyati 18°00'S/32°02'E 155
 Inzeller Kienberg 47°44'N/12°43'E 79

J

Jadotville s. Likasi
 Jauken 46°42'N/13°04'E 5, 82
 Jerstedt 51°57'N/10°22'E 107
 Jordanowa 52°20'N/15°31'E 119

K

Kamatanda 10°58'S/26°43'E
 Kambove 10°58'S/26°41'E 142, 143
 Kamwali 11°13'S/27°28'E 142
 Kapolo 10°47'S/23°23'E 4, 149
 Kasompi 11°00'S/26°07'E 21, 143
 Keen of Hamar 60°46'N/00°50'W 100
 Kengere 11°06'S/25°34'E 143
 Kienberg b. Bernstein 47°25'N/16°22'E 119, 122
 Kildonan 17°16'S/30°39'E 7–10
 Kingston Hill 17°10'S/31°15'E 38, 157
 Kisenge 10°45'S/23°24'E 3, 4
 Kleine Plischa b. Bernstein 47°25'N/16°23'E 117, 122
 Knejinja/Uvac 43°36'N/19°30'E 132
 Königshof 51°42'N/10°28'E 107
 Könnern 51°40'N/11°45'E 20, 107, 108
 Kolwezi s. Dikuluwe
 Kosovska Mitrovica 42°53'N/20°52'E 21
 Kraubath 47°17'N/14°55'E 7–10, 20, 26, 122
 Kunigunde 51°59'N/10°21'E 107
 Kupferberg 50°07'N/11°35'E 117
 Kurnalpi 30°32'S/121°56'E 161

L

La Calamine 50°42'N/06°00'E 17, 91, 94
 La Flotte s. Magnac-Bourg
 Lanestosa 43°13'N/04°31'W 39, 84
 Langelsheim 51°56'N/10°20'E 17, 20–22, 26, 31, 32, 38–44, 62, 63, 69, 70, 107'
 Langeoog 52°44'N/07°31'E 20, 41
 Langthwaite 54°25'N/02°00'W 5, 7–10, 97
 Lautenthal 51°51'N/10°17'E 107
 Lavrion 37°41'N/24°03'E 5, 7–10, 14, 135
 Lead Hills 55°23'N/03°45'W 17
 Le Bleyard 44°29'N/03°47'E 88, 89
 Leimbarg s. Bottendorfer Höhen
 Le Rocheux 50°04'N/05°50'E 20, 21, 91, 96
 Liat 42°47'N/00°52'E 86
 Lindtal 51°54'N/10°16'E 107
 Likasi 11°00'S/26°42'E 143, 145, 149
 List/Sylt 55°01'N/08°28'E 26
 Littfeld 51°00'N/08°00'E 107, 108
 Loh 50°44'N/06°15'E 91
 Longstone Moor 53°15'N/01°42'W 97
 Lubumbashi 11°42'S/27°28'E 143, 145
 Luishia 11°09'S/26°48'E 145
 Luiswishi 11°35'S/27°27'E 143, 149
 Lumkofel 46°43'N/12°51'E 82

M

Magnac-Bourg 46°17'N/01°29'E 89
 Makuti 16°12'S/29°14'E 20, 31
 Mail du Bulard 42°48'N/00°59'E 86
 Mansfeld 51°36'N/11°28'E 107
 Marić Luka 43°38'N/19°30'E 129
 Marrick Moor 54°23'N/01°54'W 97
 Marsberg 51°27'N/08°52'E 5, 7–11, 17, 18, 23, 27ff, 44, 61
 Mazel 44°29'N/03°47'E 17, 89
 Menda 10°58'S/26°09'E 3, 4, 143
 Mendip Hills 51°20'N/02°43'W 31, 97
 Mick Mine 17°42'S/30°58'E 20, 31, 34, 38, 155
 Mindingi 11°09'S/26°33'E 145, 149
 Mittelschulenburg 51°48'N/10°25'E 107
 Mitterberg 47°24'N/30°47'E 82
 Mitwaba 08°34'S/27°16'E 54
 Mohelno 49°20'N/15°30'E 117
 Molly Hill 16°56'S/30°13'E 38, 66, 155
 Monkdale 53°15'N/01°48'W 31
 Moresnet 50°43'N/05°59'E 94
 Mte. Castello 45°54'N/09°42'E 5, 79
 Mte. Golla 45°56'N/09°49'E 79
 Mte. Secco 45°55'N/09°51'E 79
 Mt. Isa-Conclurry District 21°05'S/139°07'E 159
 Mtoroshanga 17°09'S/30°41'E 4, 7–10, 157
 Münster 51°58'N/07°40'E 20, 44
 Münsterbusch 50°46'N/06°12'E 91
 Müsern 50°59'N/08°03'E 107
 Muliashi 12°59'S/28°22'E 4, 7–10, 38, 66, 147, 149
 Mungana 17°18'S/146°06'E 160
 Mupine 10°49'S/25°19'E 145, 149
 Muriel Mine 17°15'S/30°36'E 157
 Mynydd Llandegai 30

N

Nantes 41°14'N/01°47'W 42
Nelson 41°21'S/173°24'E 157
Nenthead 54°47'N/02°19'W 97
Niamumenda 11°38'S/27°30'E 143
Nickel Hill b. Umvuma 19°15'S/30°05'E 157
Noro Mine 17°06'S/30°43'E 4, 38, 157

O

Oberwiederstedt 51°40'N/11°30'E 107
Oker 51°55'N/10°18'E 6, 107
Olkusz 50°15'N/19°35'E 108
Orsk 51°12'N/58°29'E 134
Othfresen 52°00'N/10°22'E 107

P

Parys Mountain 53°19'N/04°40'W 30
Parzan 42°40'N/00°10'E 88
Pecnik-Peca 46°28'N/14°49'E 82
Peña Vieja 43°10'N/04°54'W 84
Petzen 46°30'N/14°45'E 82
Pic d'Araillé 42°56'N/00°08'W 17, 86, 88
Pic de Cabalirros 42°55'N/00°08'W 86
Pic de Maubermé 42°49'N/00°53'E 86, 88
Pic de Pale Bidan 42°54'N/00°49'E 86, 88
Picos de Europa 43°09'N/04°54'W 84
Picos de Frierio 43°08'N/04°58'W 84
Pierrefitte 42°56'N/00°08'W 4, 7-10, 17, 20, 22, 38, 39, 72, 73, 86, 88
Pizzo Arera 45°56'N/09°48'E 66, 67, 79, 81
Plombières 50°44'N/05°56'E 19, 91, 94
Pobiedna 50°56'N/15°17'E 15
Polinik 46°37'N/12°58'E 82
Presolana 45°55'N/10°05'E 79
Puy de Voll s. Firmi-Decazeville

R

Raibl s. Cave del Predil
Ramsbeck 51°19'N/08°25'E 7, 96
Ramsbeck-Werden 51°18'N/08°24'E 96
Rauchberg 47°19'N/28°27'E 79
Redlschlag 47°24'N/16°20'E 119
Reißkofel 46°41'N/13°08'E 82
Rocher de Bernadisa 42°57'N/00°06'W 86
Roche l'Abeille s. Magnac-Bourg
Rödön 66°00'N/12°20'W 100
Roggendorf 50°32'N/06°38'E 94
Rogozna 43°05'N/20°38'E 132
Ross-Island b. Killarney 52°00'N/09°30'W 99
Roter Berg b. Osnabrück 52°13'N/07°56'E 97
Ruashi 11°37'S/27°32'E 143
Rum Jungle 12°58'S/130°57'E 161

S

Salisbury 17°45'S/31°00'E 2
Sary-Cheku 55°00'N/69°50'E 134
Saugrund 51°30'N/29°09'E 103, 107
Scheine 51°39'N/11°29'E 107

Scheven 50°31'N/06°37'E 94
Schladen 52°00'N/10°34'E 107
Schulenburg 51°51'N/10°25'E 17
Schwarzwand b. Hüttschlag 47°11'N/13°14'E 7, 18, 32
Sentein 42°51'N/00°56'E 88
Sheldon 53°12'N/01°45'W 97
Sieber 51°41'N/10°28'E 17, 107
Sierra de la Corte 43°13'N/04°47'W 84
Silberberg 52°12'N/07°57'E 18, 28, 31, 97
Silveride North 16°57'S/30°13'E 6, 7, 20, 35, 38, 155
Sisenga/Changwe 15°06'S/28°36'E 149
Sippenaeken 50°44'N/05°57'E 91
Skipper Mine 18°38'S/29°08'E 155
Slaley 53°00'N/01°35'W 5, 7-10, 97
Solnhofen 48°52'N/11°00'E 23, 28ff
Srbovac/Kopaonik 42°58'N/20°51'E 132
St. Laurent-Le Minier 44°58'N/03°45'E 89
Stolberg 50°45'N/06°13'E 91, 94
Stražište 43°38'N/19°28'E 129
Štrbac/Uvac 43°38'N/19°31'E 132
Sudmerberg 51°55'N/10°29'E 17

T

Tenke 10°30'S/26°42'E 145, 149
Terce 46°28'N/14°47'E 82
Thornthwaite 54°04'N/01°50'W 97
Tilwizembe 10°48'S/25°23'E 145, 149
Tipperary Claims 17°42'S/31°44'E 4, 7-9, 20, 31-38, 66, 152, 153, 157
Tornik/Zlatibor 43°39'N/19°39'E 132
Towanreef 57°12'N/03°00'W 100
Traföß/Kirchkogel 47°22'N/15°20'E 119, 122
Trelogan Mine 53°19'N/03°19'W 30, 97
Trieben/Lärchkogel 47°29'N/14°29'E 122
Trnava/Zimovnik 43°18'N/20°31'E 132
Trojan Nickel 17°17'S/31°16'E 157
Tscheckelnock 46°38'N/13°32'E 32
Tungkwanshan 30°54'N/117°42'E 135
Turkey Creek 20°09'S/140°10'E 4

U

Ubley Warren 51°17'N/02°42'W 97
Umkondo Mine 20°21'S/32°05'E 155

V

Varda 43°38'N/19°24'E 129, 132
Vardište/Višegrad 43°46'N/19°28'E 19, 132
Velauer Berg 50°47'N/06°13'E 91
Vicht 50°45'N/06°15'E 91
Vienenburg 51°56'N/10°31'E 6, 107
Vilje Kolo/Golija 43°15'N/20°20'E 132
Visoca Glavica 43°51'N/19°28'E 132
Vumba/Umtali 18°51'S/32°47'E 157

W

Waimuna Springs 13°36'S/134°19'E 159
Wannig 47°19'N/28°32'E 79

Wedza 18°00' S/28°53' E 157
Weiberg 51°32' N/08°39' E 17, 23, 33, 37
Welkenraedt 50°39' N/05°58' E 94
Wettin 51°35' N/11°48' E 107, 108
Widdybank Fell 54°40' N/02°16' W 97
Widgiemooltha 31°15' S/120°58' W 161
Wildemann 51°59' N/10°17' E 107
Wöltingerode 51°57' N/10°32' E 107

Wolferode 51°30' N/11°30' E 107, 108
Wurlitz 50°16' N/11°59' E 117

Y

Youlgreave 53°10' N/01°41' W 97

Z

Zlostup/Mioče 43°36' N/19°25' E 129, 132

Ökologie der Wälder und Landschaften

Herausgegeben von Prof. Dr. F.-K. Hartmann, Hann.-Münden
Vorzugspreis für Bezüher des Gesamtwerkes

Band 1 · Hartmann/Jahn · Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen

Tabellen, Grundlagen und Erläuterungen. Textteil: 1967. VIII, 636 Seiten, Ganzleinen.
Tabellenteil: 50 Tabellenausschlagtafeln, 2 Klimakarten, beide Bände in Schuber DM 176,- (Vorzugspreis DM 150,-)

Band 3 · Mayer · Wälder des Ostalpenraumes

Standort, Aufbau und waldbauliche Bedeutung der wichtigsten Waldgesellschaften in den Ostalpen samt Vorland. 1974. XVI, 344 Seiten, 63 Abbildungen, 11 Tabellen, Ganzleinen DM 130,- (Vorzugspreis DM 115,-)

Band 4 · Hartmann/Schnelle · Klimagrundlagen natürlicher Waldstufen und ihrer Waldgesellschaften in deutschen Mittelgebirgen

1970. XV, 175 Seiten, 106 Abbildungen, Ganzleinen DM 62,- (Vorzugspreis DM 56,-)

Band 5 · Hartmann · Mitteleuropäische Wälder

Zur Einführung in die Waldgesellschaften des Mittelgebirgsraumes in ihrer Bedeutung für Forstwirtschaft und Umwelt. Ein Bildband. 1974. XX, 214 Seiten, 212 Abbildungen, Ganzleinen DM 84,- (Vorzugspreis DM 76,-)

In Vorbereitung:

Band 2: Waldgesellschaften der hochmontanen, montanen und kollinen Stufen in ihrer Bedeutung für Forstwirtschaft und Landeskultur



Gustav Fischer Verlag · Stuttgart

Vegetationsmonographien der einzelnen Großräume

Herausgegeben von Prof. Dr. H. Walter, Stuttgart-Hohenheim

Band I · Knapp · Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika
und der Hawaii-Inseln · The Vegetation of North and Central America and of the Hawaiian Islands. 1965. XL, 373 Seiten, 169 Abbildungen, 335 Tabellen und Pflanzenarten-Listen. Ganzleinen DM 88,- Vorwort, Einführung und Inhaltsverzeichnis in deutscher und englischer Sprache.

Band II · Hueck · Die Wälder Südamerikas
Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. 1966. XX, 422 Seiten, 253 Abb., Ganzleinen DM 90,- In deutscher Sprache mit englischer Zusammenfassung.

Band II a · Hueck/Seibert · Vegetationskarte von Südamerika · Mapa de la Vegetación de America del Sur

Mit Erläuterungen. 1972. VIII, 71 Seiten zweisprachiger Erläuterungstext (deutsch-spanisch), eine mehrfarbige Karte, 74 × 105 cm, Maßstab 1 : 8 Mill., kart. cplt. DM 28,-

Band III · Knapp · Die Vegetation von Afrika
unter Berücksichtigung von Umwelt, Entwicklung, Wirtschaft, Agrar- und Forstgeographie. 1973. XLIV, 626 Seiten, 823 Abbildungen 825 Tabellen und Pflanzenarten-Listen, Ganzleinen DM 238,- Vorwort, Einführung und Inhaltsverzeichnis in deutscher und englischer Sprache.

Band VII · Walter · Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens
1974. Etwa 448 Seiten, etwa 360 Abbildungen, Ganzleinen DM 149,-

Band X · Walter · Klimadiagramm-Karten der einzelnen Kontinente und ökologische Klimagliederung der Erde

Eine Ergänzung zu den Vegetationsmonographien. 1974. Etwa 64 Seiten Erläuterungstext, 14 Abbildungen, 9 großformatige Klimadiagramm-Karten, kart. etwa DM 72,-

In Vorbereitung:

Band II c · Cabrera · Die waldlosen Gebiete Südamerikas

Band IV · Beadle · The Vegetation of Australia with Tasmania

Band V · Ashton · The Vegetation of Tropical Asia with Indonesia and the Philippines and New Guinea

Band VI · Miyawaki · The Vegetation of East Asia

Band VIII · Schröder · Die Vegetation Europas, ohne Osteuropa

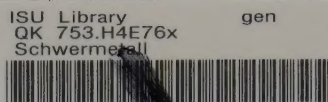
Band IX · Fosberg · Pacific Islands including New Zealand



Gustav Fischer Verlag · Stuttgart

QK753
H4
E76x

WITHDRAWN
IOWA STATE UNIVERSITY
LIBRARY



3 2792 000 542 997

1234419

Iowa State University Library

Ames, Iowa 50011

KI-726-765

