Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Erlangen 1974.

MECHANISMEN DER SCHWERMETALLRESISTENZ

WILFRIED ERNST

Abstract

Heavy metal tolerant plants have no mechanism of preventing heavy metal to enter the cell, with the exception of developing a low exchange capacity in the roots. The significant feature of metal tolerance is the prevention of heavy metals from exerting disturbance in the metabolic system of the cells. In roots of some heavy metal tolerant plants the cell wall play an impotant role in acting as a heavy metal accumulator. In leaves and stems, however, the cell vacuole system is the main place of heavy metal deposition. Some microorganisms excepted, angiospermous plants have not developed heavy metal resistant enzymes or specific heavy metal rich metabolites. The physiological basis of tolerance is the increase in the production of malate and oxalate in zinc tolerant plants and of phenolic compounds in copper tolerant populations. It is suggested that these properties fulfil the conditions of the high specifity of heavy metal tolerance, according to the different stability constants. The maintainance of tolerance require so much energy that tolerant plants have a lower biomass production and that they are not able to withstand the competition with non-tolerant populations on normal soils.

Pflanzen, die in einer Anzahl kontrastierender Standorte vorkommen, sind gewöhnlich in eine Reihe verschiedener Populationen differenziert, die besondere Anpassungen an diese Extremstandorte entwickelt haben. Eine solcher hohen Spezialisationen ist die Resistenz von Pflanzenpopulationen gegen hohe Schwermetallkonzentrationen in Böden und Wässern, wie sie natürlicherweise, d.h. primär über anstehenden Erzkörpern oder sekundär auf Halden des Erzbergbaues, in der Nähe von Schwermetallhütten und auf jenen Kulturböden zu finden sind, die durch schwermetallhaltige Pestizide kontaminiert wurden. Die Anpassung an jene Schwermetallkonzentrationen, die normalerweise schon toxisch sind, ist mit Ausnahme der Gymnospermen in allen Pflanzenklassen entwickelt worden, von den Bakterien bis zu den Angiospermen (u.a. UCHIDA et al. 1973 für Bakterien, STOKES et al. 1973 für Algen, ASHIDA et al. 1963 für Pilze, URL 1956 für Moose, DUVIGNEAUD & DENAYER-DE SMET 1963 für Farne, ERNST 1974 für Angiospermen). Die Aufklärung der Mechanismen, die dieser Schwermetallresistenz zugrunde liegen, hat in den letzten Jahren große Fortschritte gemacht und mehr Klarheit in die Physiologie schwermetallresistenter Pflanzen gebracht.

1. Parameter der Schwermetallresistenz.

Die Höhe und die Art der Resistenz ist durch einige Parameter meßbar. Sie läßt sich als Änderung der Stoffproduktion von toleranten und intoleranten Populationen derselben Art bei steigender Schwermetallernährung fassen. Alle unter diesem Aspekt durchgeführten Experimente haben stets eine höhere Schwermetallverträglichkeit der Populationen mit Provenienzen von schwermetallreichen Substraten ergeben. Dabei sind die Pflanzen nur gegen jene Schwermetalle resistent, die im Über-

schuß des ursprünglichen Wuchsortes vorhanden sind; d. h. es liegt eine schwermetallspezifische Resistenz vor. Darüber hinaus unterscheiden sich die schwermetallresistenten Arten untereinander deutlich in der Höhe der ertragenen Schwermetallmengen (Abb. 1, RÜTHER 1967). Zu demselben Ergebnis führen auch jene Experimente, in denen als Teilaspekt der Stoffproduktion nur die Wachstumsrate der Wurzeln unterschiedlich toleranter Populationen in schwermetallarmen und schwermetallreichen Medien („rooting technique") verglichen wird (WILKINS 1957, JOWETT 1964, BRADSHAW et al. 1965, McNEILLY & BRADSHAW 1968, HOWARD-WILLIAMS 1970, ALLEN & SHEPPARD 1971, MATHYS 1973, REILLY & REILLY 1973). Auch mit Hilfe der Methode der vergleichenden Protoplasmatik wird die spezifische Schwermetalltoleranz oberirdischer Organe von Schwermetallpflanzen manifest (REPP 1963, GRIES 1966, RÜTHER 1967, ERNST 1972). Lediglich für Nickel zeigen zinkresistente Populationen von Gramineen, Caryophyllaceen und Leguminosen eine Kotoleranz, ohne daß dieses Element im Überschuß im Boden vorhanden ist.

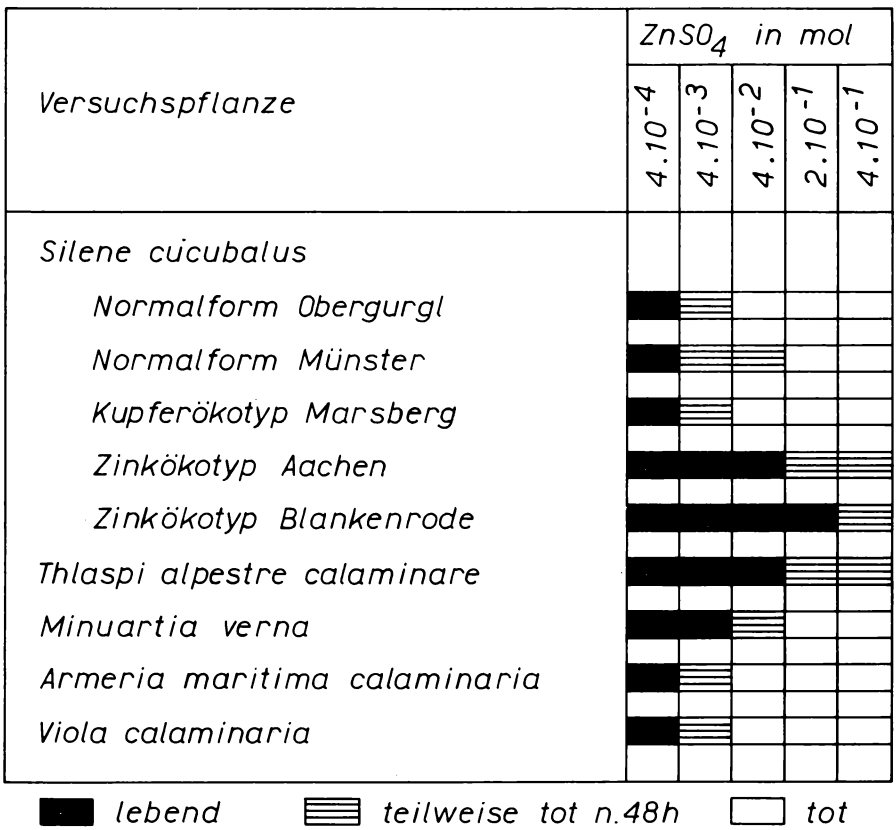

Abb. 1. Zinkresistenz der Epidermiszellen von diversen Populationen von Silene cucubalus und zinktoleranten Populationen von Arten des Violetum calaminariae vom Breiniger Berg Aachen nach 48stündiger Inkubation mit gestaffelten Zinksulfatlösungen (n. GRIES 1966, RÜTHER 1967, ERNST 1974 verändert).

2. Schwermetallresistenz durch Ausschlußmechanismen der Pflanze.

Seit LEVITT (1958) wird bei allen Resistenzen zwischen der eigentlichen Toleranz, d.h. der Auseinandersetzung der Zellen mit dem Extremfaktor, und dem „avoidance", d.h. der Umgehung der Streßwirkung durch zusätzliche Abwehrreaktionen, unterschieden. Ökophysiologisch hoch angepaßte Arten haben häufig beide Formen entwickelt. Die für Schwermetallböden günstige Lösung wäre ein Ausschluß der Schwermetalle von der Ionenaufnahme. Zwar treten bei der Schwermetallaufnahme eine Reihe von Interaktionen auf: So werden z.B. organische Schwermetallverbindungen in geringerem Umfang aufgenommen als ionogene (TURNER & GREGORY 1967, ERNST 1968), reichliche Kalzium- und Phosphatangebote verringern die Aufnahmequote (JOWETT 1964, ERNST 1968) und unter den Schwermetallen kommt es durch Ionenantagonismus zur Konkurrenz um denselben Carrier (BOWEN 1969, EPSTEIN 1972, ERNST 1972, MATHYS 1973, ERNST et al. 1974). Doch scheint es eine allgemeine Regel zu sein, daß Pflanzen toxische bzw. in hohen Dosen toxisch wirkende mineralische Elemente von der Aufnahme nicht ausschliessen können. Darum enthalten Schwermetallpflanzen z.T. erhebliche Mengen dieser Elemente in ihren Organen, wobei die diversen Schwermetalle pflanzenarten- und elementspezifischen Verteilungsmustern unterliegen (Tab. 1).

Tabelle 1. Höchste, ohne Schaden ertragene Schwermetallgehalte in Blättern und Wurzeln einiger Schwermetallpflanzen.

Pflanzenart	Element	Schwermetallgehalt (mg/kg Trockensubstanz)	Organ	Autor(en)
Psychotria douarrei	Ni	45000 92500	Blatt Wurzel	JAFFRÉ & SCHMID (1974)
Minuartia verna	Pb	11400 26300	Blatt Wurzel	ERNST (1974)
Thlaspi alpestre	Zn	25000 11300	Blatt Wurzel	ERNST
Trachypogon spicatus	Cu	8 2745	Blatt Wurzel	REILLY& REILLY (1973)
Pearsonia metallifera	Cr	490 1620	Blatt Wurzel	ERNST
Acrocephalus robertii	Co	1490	Blatt	DUVIGNEAUD & DENAYER-DE SMET (1960)
Minuartia verna	Cd	350 380	Blatt Wurzel	ERNST

Die Ursache der besseren Schwermetallverträglichkeit liegt aber auch nicht in einer Einschränkung der Schwermetallaufnahme, wie EARLEY (1943) für *Vicia faba* gezeigt haben wollte. Denn in allen vergleichenden Untersuchungen haben schwermetalltolerante und -intolerante Populationen höherer Pflanzen identische Mengen an Zink, Kupfer, Blei, Nickel und Kadmium absorbiert (BRADSHAW et al. 1965, TURNER & GREGORY 1967, PETERSON 1969, ERNST 1972b, MATHYS

1973). Lediglich niedrige Kationenumtauschkapazitäten der Wurzeln führen zu einer Verminderung der Schwermetallaufnahme, wie eigene Experimente an einigen kupferresistenten Populationen von Silene cucubalus ergeben haben (ERNST 1972). Allerdings ist die Selektion auf niedrige Kationenumtauschkapazität ein von der Schwermetallresistenz unabhängig mendelndes Merkmal.

3. Schwermetallresistenz durch Stoffwechseländerung.

Es scheint demnach die Schwermetalltoleranz einen speziellen internen Metabolismus zu implizieren. Obgleich einige Schwermetalle essentielle Funktionen in biologischen Systemen, meist als Enzymaktivatoren erfüllen, führt ein Überschuß an diesen Elementen stets zur Toxizität. Schwermetalltolerante Pflanzen müssen dieser Toxizität in gewissen Umfang widerstehen, indem sie entweder die Schwermetalle daran hindern, in den Metabolismus einzugreifen oder schwermetallempfindliche Strukturen zu erreichen, oder indem sie eine Änderung der Enzyme derart bewirken, daß sie in Gegenwart höherer Schwermetallkonzentrationen normal arbeiten können.

a. Bedeutung der Zellwand für die Schwermetallresistenz

Die Behinderung des Eingriffs der Schwermetalle in den Metabolismus ist eigentlich ein „avoidance" auf Zellniveau und wird von allen, auch von nicht-schwermetallresistenten Pflanzen in gewissem Umfang praktiziert. Schwermetalle mit einer hohen Affinität zu den Carboxylgruppen der Zellwände, insbesondere Quecksilber, Chrom und Blei, werden zu mehr als 90% in den Zellwänden der Wurzelrinde festgelegt (ERNST 1972). Auch die mobileren Schwermetalle Zink, Nickel, Kupfer, Kadmium und Mangan können bis zu 80% im Cortex der Wurzel gefunden werden.

Tabelle 2. Prozentualer Anteil der Zellwände am Gesamtzinkgehalt der Wurzelzellen unterschiedlich schwermetalltoleranter Populationen von Agrostis tenuis in zinkarmen und -reichen Nährmedium.
$^{+}$Zn = zinktolerant, $^{+}$Cu = kupfertolerant, $^{-}$Zn, $^{-}$Cu = zink- resp. kupfer-intolerant.

Provenienz	Resistenz	%ualer Zn–Anteil der Zellwand	Zinkgehalt im Nährmedium (mg/l)	Autor
New Zeland	$^{-}$Zn, $^{-}$Cu	24,3	0.050	PETERSON 1969
		33,6	5,000	
Weiberg	$^{-}$Zn, $^{-}$Cu	44,2	0,065	MATHYS 1973
		34,0	13,070	
Parys Mountain	$^{-}$Zn, $^{+}$Cu	39,5	0,065	TURNER 1970
		56,2	7,500	
Marsberg	$^{-}$Zn, $^{+}$Cu	41,5	0,065	MATHYS 1973
		33,0	13,070	
Goginan	$^{+}$Zn, $^{-}$Cu	80,7	0,050	PETERSON 1969
		67,3	5,000	
Trelogan	$^{+}$Zn, $^{-}$Cu	60,7	0,065	TURNER 1970
		90,6	7,500	
Blankenrode	$^{+}$Zn, $^{-}$Cu	41,9	0,065	MATHYS 1973
		51,6	13,070	

Vergleichende Untersuchungen an schwermetalltoleranten und -intoleranten Populationen einiger Gramineen, Caryophyllaceen und Labiaten weisen darauf hin, daß der Mechanismus der Toleranz z.T. auf Differenzen in der internen Verteilung der Schwermetalle basiert (Tab. 2).

So findet MATHYS (1973) bei steigendem Zinkgehalt des Nährmediums einen Anstieg dieses Schwermetalles in der Zellwandfraktion der Wurzeln einer zinktoleranten Population von *Agrostis tenuis*, während der Zinkanteil in den Zellwänden der Wurzeln von zinkintoleranten Populationen bei gleichem Ausgangswert für alle untersuchten Pflanzen abnimmt. Hingegen haben die von TURNER (1969, 1970) und Mitarbeitern (1967, 1971, 1972) sowie von PETERSON (1969) analysierten Populationen von *Agrostis tenuis* von Anfang an höhere Zinkakkumulationsraten in den Wurzelzellwänden zinkresistenter Pflanzen, reagieren aber auf steigende Zinkernährung mit Steigerungen der Zellwandkapazität für Zink. In eigenen Experimenten mit *Festuca ovina* und *Silene cucubalus* reagierte nur die Graminee mit einer steigenden Akkumulationsrate, während die Caryophyllacee keine Veränderung weder in der Zink- noch in der Kupferverteilung erfahren hat. Deshalb sind die von den englischen Autoren als effizienteste Mechanismen diskutierten Unterschiede in der Schwermetallakkumulation der Wurzelzellwände nur Teilaspekte der Schwermetalltoleranz, zumal in den Blättern bei steigenden Schwermetallgaben die Bedeutung der Zellwand für eine Regulation gering wird. Vor allem wird das Phänomen der protoplasmatischen Resistenz schwermetalltoleranter Arten nicht erklärt.

b. Schwermetalltoleranz des Protoplasmas

In den Vakuolen vor allem der Blattzellen von schwermetallresistenten Pflanzen können hohe Schwermetall-, insbesondere Zink- und Nickelmengen konzentriert sein, die bis zu 90% der totalen Gehalte ausmachen (ERNST 1968, 1974). Diese Anreicherung von Schwermetallen setzt einen Transport dieser Elemente durch das Plasma voraus, ohne daß es zu Interaktionen mit schwermetallsensitiven Strukturen kommt. Die entscheidenden Mechanismen der Schwermetalltoleranz liegen also im Protoplasten, wobei drei Möglichkeiten in Betracht kommen: 1. ein intensivierter Carrier-Transport der Schwermetalle von der Zellwand zur Vakuole. 2. die Evolution schwermetallresistenter Enzyme. 3. die Umsteuerung des Stoffwechsels einiger Metabolite.

Ein verstärkter Transport von Schwermetallionen mit Hilfe von Carriern kann aus Versuchen mit *Agrostis tenuis* (MATHYS 1973) und Silene cucubalus (ERNST n.p.) nicht abgeleitet werden. Denn bei gleicher Zink- und Kupferakkumulation in den Zellwänden von Blatt- und Sproßzellen schwermetalltoleranter und -intoleranter Pflanzen wird auch eine gleich hohe, bei intoleranten Pflanzen z.T. sogar noch höhere Schwermetallmenge in der Vakuole registriert. Dagegen sollten Transportdifferenzen zu Verschiebungen in der Schwermetallverteilung führen, so daß der Gedanke an besonders aktive Carrier keine Lösungsrealität ist.

Erste Anhaltspunkte für die Evolution schwermetallresistenter Enzyme wurden von HORIO et al. (1956) in *Mycobacterium tuberculosis avium* und von MURAYAMA (1961) in *Saccharomyces cerevisiae* gefunden. In beiden Fällen erwiesen sich die Enzyme des Tricarbonsäurezyklus von kupfertoleranten Populationen gegen Kupfer resistenter als diejenigen von kupfer-intoleranten Populationen. Hingegen konnten bei Höheren Pflanzen bisher keine Unterschiede in der Schwermetallresis-

tenz von Enzymen entdeckt werden. So ist die Nitratreduktase von kupfer- und zinktoleranten Populationen von *Silene cucubalus* genauso sensitiv wie diejenige schwermetallintoleranter Populationen, wobei innerhalb der Schwermetalle die Toxizität vom Kupfer über Kadmium, Zink, Nickel, Kobalt, Blei zum Mangan hin abnimmt (ERNST et al. 1974, MATHYS 1975). Desgleichen konnte MATHYS (1975) weder in vivo noch in vitro spezifische Resistenzeigenschaften anderer essentieller Enzyme, wie der Malatdehydrogenase (MDH), der Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (G6P-DH) noch der Isocitrat-Dehydrogenase (ICDH) schwermetalltoleranter Pflanzen entdecken. Damit verhalten sich die Enzyme schwermetallresistenter Pflanzen ähnlich wie diejenigen von Halophyten (FLOWERS 1972, v. WILLERT 1974), wenn auch im letzteren Fall die allein brauchbaren Vergleiche auf Populationsebene noch völlig fehlen. Eine Entwicklung salz- (HOLMES & HALVORSON 1963) und schwermetallresistenter Enzyme ist offenbar nur bei Mikro-Organismen, nicht jedoch bei Phanerogamen möglich.

Eine andere Möglichkeit der Schwermetalltoleranz ist die Umsteuerung des Stoffwechsels derart, daß spezifisch schwermetallreiche Metabolite oder Komplexoren entstehen. Der von Selen- und Fluorresistenten Pflanzen beschrittene Weg der Bildung spezifisch mineralreicher Verbindungen wie Selenomethionin, Selenocystein oder Fluoracetat (PETERSON & BUTLER 1971, SHRIFT 1972; PETERS 1954, DE OLIVEIRA 1963) ist von den Schwermetallpflanzen nicht eingeschlagen worden. Kupferresistente Populationen von *Saccharomyces cerevisiae* können durch Änderung des Schwefelmetabolismus soviel Sulfhydryl produzieren, daß überschüssiges Kupfer als Kupfersulfid an der Zellperipherie aus dem aktiven Stoffwechsel entfernt wird (ASHIDA & NAKAMURA 1959). Doch konnte SENO (1963) zeigen, daß keine genetische Bindung zwischen Sulfidproduktion und Kupferresistenz besteht und daß beide Eigenschaften unter getrennter genetischer Kontrolle stehen. In Experimenten mit anderen schwermetallresistenten Hefen und mit den Angiospermen *Agrostis tenuis* sowie *Silene cucubalus* wurden keine Änderungen des Schwefelstoffwechsels beobachtet (NAKAMURA 1962, TURNER 1967, ERNST n.p.).

Damit bleibt für die Grundlagen der Schwermetalltoleranz nur der Weg der Komplexoren übrig, der aber hinreichend viele Möglichkeiten bietet, um auch die hohe Spezifität der Schwermetalltoleranz zu erklären. So haben LYON et al. (1969) in den Blättern der Myrtacee *Leptospermum scoparium* von chromreichen Böden Neuseelands einen Trioxalatchromat-Komplex nachgewiesen. REILLY (1972) erwägt die Möglichkeit einer Chelierung von Kupfer durch Peptide in der kupfertoleranten Labiate *Becium bomblei*, während PETERSON (1969) solche Komplexe in zinktoleranten Pflanzen vergeblich gesucht hat. MATHYS (1974) konnte durch vergleichende Untersuchungen an diversen Populationen von *Silene cucubalus* zeigen, daß zinktolerante Pflanzen einen höheren Malat- und Oxalatpegel haben als zinkintolerante. Hier ist diese Malatakkumulation weder als Kompensation hoher Kationenaufnahme bei niedriger Anionenaufnahme (OSMOND & LATIES 1969) noch als Fehlen des Malic Enzyms wie bei überflutungsresistenten Pflanzen (TYLER & CRAWFORD 1970) zu verstehen; denn eine Erhöhung des Malatpegels bleibt auch bei steigenden Zinkgaben in den zinkintoleranten Pflanzen weiterhin aus. Im Gegensatz zur Zinktoleranz wird die Kupfertoleranz durch Bindung des Kupfers an Polyphenole geregelt. Diese Differenzen des Metabolisms sind offenbar die Grundlage der spezifischen protoplasmatischen Resistenz. Ingesamt zeigt aber

das Verhalten der Schwermetallpflanzen, daß die Trennung zwischen „avoidance" und Toleranz, wie sie seit LEVITT gehandhabt wird, für Pflanzen mineralischer Extremstandorte nicht praktikabel ist, da die Toleranz Höherer Pflanzen nur „avoidance" auf Zellniveau ist.

Zum Schluß sollen noch die Kosten abgeschätzt werden, die mit dem Resistenzmechanismus verbunden sind. Schon die ersten vergleichenden Studien unterschiedlich schwermetalltoleranter Populationen von *Silene cucubalus* durch BAUMEISTER (1954) ergaben eine geringere Stoffproduktion der toleranten gegenüber intoleranten Pflanzen, die nicht durch eine erhöhte Zellatmung bedingt ist. Seitdem wurden diese Befunde bei allen untersuchten Arten bestätigt. Generell ist die Stoffproduktion schwermetalltoleranter Pflanzen um 20 bis 50% reduziert; d.h. der Unterhalt der Schwermetallresistenz verschlingt Energie und benachteiligt die Arten im intra- und interspezifischen Wettbewerb (COOK et al. 1972). Deshalb bleiben die schwermetalltoleranten Pflanzen trotz der dominanten Vererbung der Schwermetallresistenz stets auf den schwermetallreichen Standort beschränkt.

LITERATURE

ALLEN, R. & P.M. SHEPPARD, (1971): Copper tolerance in some Californian populations of the monkey flower *Mimulus guttatus*. – *Proc. Roy. Soc.* B 177: 177–196.

ASHIDA, J., N. HIGASHI & T. KIKUCHI, (1963): An electron microscopic study on copper precipitation by copper resistant yeast cells. *Protoplasma* 57: 27–32.

ASHIDA, J. & H. NAKAMURA, (1959): Role of sulphur metabolism in copper resistance of yeast. – *Pl. Cell Physiol.* Tokyo 1: 71–79.

BAUMEISTER, W., (1954): Über den Einfluß des Zinks bei *Silene inflata* Sm. I. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 67: 205–213.

BOWEN, J.E., (1969): Absorption of copper, zinc, and manganese by sugarcane leaf tissues. – *Plant Physiol.* 44: 255–261.

BRADSHAW, A.D., T.S. McNEILLY & R.P. 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.

DE OLIVEIRA, M.M., (1963): Chromatographic isolation of monofluoroacetic acid from *Palicourea marcgravii* Hil. – *Experientia* 19, 586.

COOK, S.C.A., C. LEFEBVRE & T. McNEILLY, (1972): Competition between metal tolerant and normal plant populations on normal soil. – *Evolution* 26: 366–372.

DUVIGNEAUD, P. & 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. roy. Bot. Belg.* 96: 93–224.

EPSTEIN, E., (1972): Mineral Nutrition of Plants: Principles and Perspectives. – New York, London, Sydney, Toronto. 412 S.

ERNST, W., (1968 a): Zur Kenntnis der Soziologie und Ökologie der Schwermetallvegetation Großbritanniens. – *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 81: 116–124.

—, (1968 b): Der Einfluß der Phosphatversorgung sowie die Wirkung von ionogenem und chelatisiertem Zink auf die Zink- und Phosphataufnahme einiger Schwermetallpflanzen. – *Physiol. Plant.* 21: 323–333.

ERNST, W., (1972 a): Ecophysiological studies on heavy metal plants in South Central Africa. – *Kirkia* 8: 125–145.

—, (1972 b): Schwermetallresistenz und Mineralstoffhaushalt. – Forschungsber. Land. Nordrhein-Westfalen 2251, 1–38. Opladen.

—, 1974: Schwermetallvegetation der Erde. – Stuttgart, 192 S.

—, W. MATHYS, J. SALASKE & P. JANIESCH, (1974): Aspekte von Schwermetallbelastungen in Westfalen. – *Abhandl. Landesmuseum Naturkunde Münster Westfalen* 36 (2): 1–30.

FLOWERS, T.J., (1972): The effect of sodium chloride on enzyme activities from four halophyte species of Chenopodiaceae. – *Phytochem.* 11: 1881–1886.
GRIES, B., (1966): Zellphysiologische Untersuchungen über die Resistenz bei Galmeiformen und Normalformen von *Silene cucubalus* WIB. – *Flora* B 156: 271–290.
HOLMES, P.K. & H.O. HALVORSON, (1963): The inactivation and reactivation of salt requiring enzymes from an extreme obligate halophile. – *Can. J. Microbio.* 9: 904–906.
HORIO, T., T. HIGASHI & K. OKUNUKI (1955): Copper resistance of Mycobacterium tuberculosis avium. II. The influence of copper ion on the respiration of the parent cells and copper-resistant cells. – *J. Biochem.* (Tokyo) 42: 491–498.
HOWARD-WILLIAMS, C., (1970): The ecology of *Becium homblei* in Central Africa with special reference to metalliferous soils. – *J. Ecol.* 58: 745–763.
JAFFRÉ, T. & M. SCHMID, (1974): Accumulation du nickel par une Rubiacée de Nouvelle-Calédonie, Psychotria douarrei (G. Beauvisage) Däniker. – *C.R. Acad. Sci. Paris* 278 D, 1727–1730.
JOWETT, D., (1964): Population studies on lead tolerant Agrostis tenuis. – *Evolution* 18: 70–80.
LEVITT, J., (1958): Frost, drought and heat resistance. – In: L.V. HEILBRUNN & F. WEBER (Hrsg.) Protoplasmatologia, Handb. Protoplasmaforschung VIII, 6. Wien.
LYON, G.L., P.J. PETERSON & R.R. BROOKS, (1969): Chromium-51 distribution in tissues and extracts of *Leptospermum scoparium.* – *Planta (Berl.)* 88: 282–287.
MATHYS, W., (1973): Vergleichende Untersuchungen der Zinkaufnahme von resistenten und sensitiven Populationen von Agrostis tenuis Sibth – *Flora* 162, 492–499.
—, (1975): Enzymes of heavy metal resistant and non-resistant populations of Silene cucubalus and their interaction with some heavy metals in vivo and in vitro. – *Physiol. Plant.* (im Druck).
McNEILLY, T.S. & A.D. BRADSHAW, (1968): Evolutionary processes in populations of copper tolerant *Agrostis tenuis* Sibth. – *Evolution* 22: 108–118.
MURAYAMA, T. (1961): Studies on the metabolic pattern of yeast with reference to its copper resistance. III. Enzymic activities related to the tricarboxylic acid cycle. IV. Characteristics in the tricarboxylic acid cycle. – *Mem. Ehime Univ.* II B, 4, 43–66.
NAKAMURA, H., (1962): Adaptation of yeast to cadmium. V. Characteristic of RNA and nitrogen metabolism in the resistance. – *Mem. Konan Univ. Sci.* 6, Art 31, 19–31.
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 occurence of selenocythationine in *Morinda reticulata* Benth., a toxic seleniferous plant. – *Austr. J. biol. Sci.* 24: 175–177.
REILLY, C. (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.
—, & REILLY, A., (1973): Zinc, lead and copper tolerance in the grass *Stereochlaena cameronii* (Stapf) Clayton. – *New Phytol.* 72, 1046.
REPP, G., (1963): Die Kupferresistenz des Protoplasmas höherer Pflanzen auf Erzböden. – *Protoplasma* 57: 643–659.
RÜTHER, F., (1967): Vergleichende physiologische Untersuchungen über die Resistenz von Schwermetallpflanzen. – *Protoplasma* 64: 400–425.
SENO, T., (1963): Genetic relationship between brown colouration and copper resistance in Saccharomyces cerevisiae. – *Mem. coll. Sci. Kyoto Univ.* B 30: 1–8.
OSMOND, C.B. & G.G. LATIES, (1969): Compartimentation of malate in relation to ion absorption in beet. – *Plant Physiol.* 44: 7–14.
SCHRIFT, A., (1972): Selenium toxicity. – In: J. HARBORNE (Hrsg.), Phytochemical Ecology. – London, New York. 145–161.
STOKES, P.M., T.C. HUTCHINSON & K. KRAUTER (1973): Heavy-metal tolerance in algae isolated from contaminated lakes near Sudbury, Ontario. – *Can. J. Bot.* 51; 2155–2168.
TURNER, R.G., (1967): Experimental studies on heavy metal tolerance. Ph.D. Thesis, Univ. Wales.
—, (1969): Heavy metal tolerance in Plants. – In: Ecological Aspects of the Mineral Nutrition of Plants. Symp. Brit. Ecol. Soc. 1968; 399–410. Oxford.

—, (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 493–509. Wien.
—, & C. MARSHALL, (1971): The accumulation of 65-zinc by roothomogenates 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. *New Phytol.* 71: 671–676.
TYLER, P.D., & R.M.M. CRAWFORD, (1970): The role of shikimic acid in waterlogged roots and rhizomes of *Iris pseudacorus*. – *J. exp. Bot.* 21: 677–682.
UCHIDA, Y., A. SAITO, H. KAZIWAKA & N. ENOMOTO, (1973): Cadmium-resistant microorganisms. I. Isolation of cadmium-resistant bacteria and uptake of cadmium by the organism. – *Saga Daigaku Nogaku Iho* 35: 15–24.
URL, W., (1956): Über Schwermetall-, zumal Kupferresistenz einiger Moose. – *Protoplasma* 46: 768–793.
WILKINS, D.A., (1957): A technique for the measurement of lead-tolerance in plants. – *Nature (Lond.)* 180: 37–38.
WILLERT, D.J.v., (1974): Der Einfluß von NaCl auf die Atmung und Aktivität der Malatdehydrogenase bei einigen Halophyten und Glykophyten. – *Oecologia (Berl.)* 14: 127–137.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. W.H.O. ERNST, Biologisch Laboratorium, Afd. Oecologie, Vrije Universiteit, Amsterdam/NL.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1975

Band/Volume: 4_1975

Autor(en)/Author(s): Ernst Wilfried H. O.

Artikel/Article: Mechanismen der Schwertmetallresistenz 189-197