Zeitschrift: Berichte des Geobotanischen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Herausgeber: Geobotanisches Institut der Eidg. Techn. Hochschule, Stiftung Rübel

Band: 44 (1975-1976)

Artikel: Ökologische Felduntersuchung bei Wasserlinsen (Lemnaceae) in den südwestlichen Staaten der USA

Autor: Landolt, Elias / Wildi, Otto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377687

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 02.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Ökologische Felduntersuchungen bei Wasserlinsen *(Lemnaceae)* in den südwestlichen Staaten der USA

von

Elias LANDOLT und Otto WILDI

Inhaltsangabe

1. Einleitung

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

3. Gemeinsames Auftreten verschiedener Arten in gleichen Gewässern

4. Beziehungen zwischen Standort und Verbreitung der Arten

   4.1. Allgemeine Charakterisierung der Standorte
   4.2. Artverbreitung bezüglich der einzelnen Standortsfaktoren

      4.2.1. pH-Werte
      4.2.2. Elektrische Leitfähigheit
      4.2.3. Na^{+}-Gehalt (Salinität)
      4.2.4. K^{+}-Gehalt
      4.2.5. Ca^{++}- und Mg^{++}-Gehalt
      4.2.6. Stickstoffgehalt
      4.2.7. Phosphor-Gehalt

5. Oekologische und geographische Charakterisierung der in Nordamerika vorkommenden Arten

6. Diskussion

Zusammenfassung - Summary

Literatur

1. Einleitung

Die Familie der *Lemnaceae* umfasst etwa 40 verschiedene Arten, die sich ökologisch ähnlich verhalten. Sie leben auf oder direkt unter der Wasseroberfläche, sind sehr klein und vermehren sich meist vegetativ. An Orten, wo mehrere Arten zusammen wachsen, kann es zu scharfen Konkurrenzsituationen kommen. Verschiedene Arten können sich dort nur gleichzeitig halten, wenn sie sich ökologisch etwas unterscheiden, d.h. verschiedene ökologische Nischen einnehmen. Dass die klimatischen Ansprüche der einzelnen Arten nicht ganz identisch sind, kann aus der unterschiedlichen geographischen Verbreitung geschlossen werden (vgl. auch die Wachstumsversuche unter verschiedenen Temperaturen von LANDOLT 1957). Ueber die Ansprüche an verschiedene chemische Eigenschaften der Gewässer ist dagegen weniger bekannt. Zwar gibt es eine ganze Reihe von Untersuchungen über Lemnaceen enthaltende Gewässer (z.B. HICKS 1932, LUTHER 1951, LANDOLT 1957, HARRISON und BEAL 1964, DE LANGE und SEGAL 1968, DE LANGE 1972), doch behandeln diese meist nur wenige Faktoren (z.B. pH, Leitfähigkeit, Salinität) und berücksichtigen nur einzelne Arten oder kleine geographische Räume. Es schien deshalb wünschenswert, in einem grösseren zusammenhängenden Gebiet mehrere Faktoren parallel zu messen und sie mit den dort vorkommenden Arten in Beziehung zu setzen. Die Lemnaceen scheinen für solche Untersuchungen besonders geeignet, weil anzunehmen ist, dass die Pflanzen wegen ihrer raschen vegetativen Vermehrung und des Fehlens von grösseren Reserveorganen relativ empfindlich auf kurzfristige Veränderungen der Umweltbedingungen reagieren. Als Untersuchungsgebiet für die vorliegende Arbeit wurden die südwestlichen Staaten der USA ausgewählt (Abb. 1), in denen nahezu die Hälfte aller Arten der Familie vorkommen.

Die Pflanzen und die Wasserproben wurden auf einer mit Frau PD Dr. K. Urbanska durchgeführten Exkursion gesammelt. Für die Mitarbeit danken wir Frau Urbanska herzlich, ebenso sei dem Zentenarfonds der ETH gedankt, der durch finanzielle Unterstützung die Reise ermöglichte. Die Zusammenstellung der Angaben über das gemeinsame Vorkommen von verschiedenen Arten in den gleichen Gewässern war nur mit Hilfe zahlreicher, den Autoren aus Nord-

amerika zugestellten *Lemnaceae*-Proben möglich. Den folgenden Sammlern sei für ihre Mitarbeit gedankt: E.O. Beal (Bowling Green, Kentucky), J.L. Blum (Milwaukee, Wisconsin), R.J. Buchanan (Victoria, British Columbia), H.L. Clark (New Orleans, Louisiana), A.A. Crowder (Kingston, Ontario), S. Ehrlich (Cicero, Illinois), G.P. Fitzgerald (Madison, Wisconsin), A. Gigon (Zürich, Schweiz), D. Goepfert (Toronto, Ontario), H.H. Hannan (S. Marcos, Texas), R.D. Henry (Macomb, Illinois), W.M. Hiesey (Stanford, California), R.L. Hulbary (Iowa City, Iowa), L. Hume (London, Ontario), F. Klötzli (Zürich, Schweiz), E. und M. Landolt-Stadler (Zürich, Schweiz), C.D. Mc Nabb (Eastlansing, Michigan), M. Mooar (Missoula, Montana), M.A. Nobs (Stanford, Calinfornia), E.C. Ogden (Albany, New York), F.D. Ott, (Memphis, Tennessee), P.A. Rich (Storrs, Connecticut), M. Roberts (Columbus, Ohio), S.G. Smith (Whitewater, Wisconsin), R.A. Stanley (Washington D.C.), J.R. Stein (Vancouver, British Columbia), D.W. Toetz (Stillwater, Oklahoma), J.J. Tropea (Meadville, Pennsylvania), W.E. Webb (Tampa, Florida), W.H. Welch (Greencastle, Indiana).

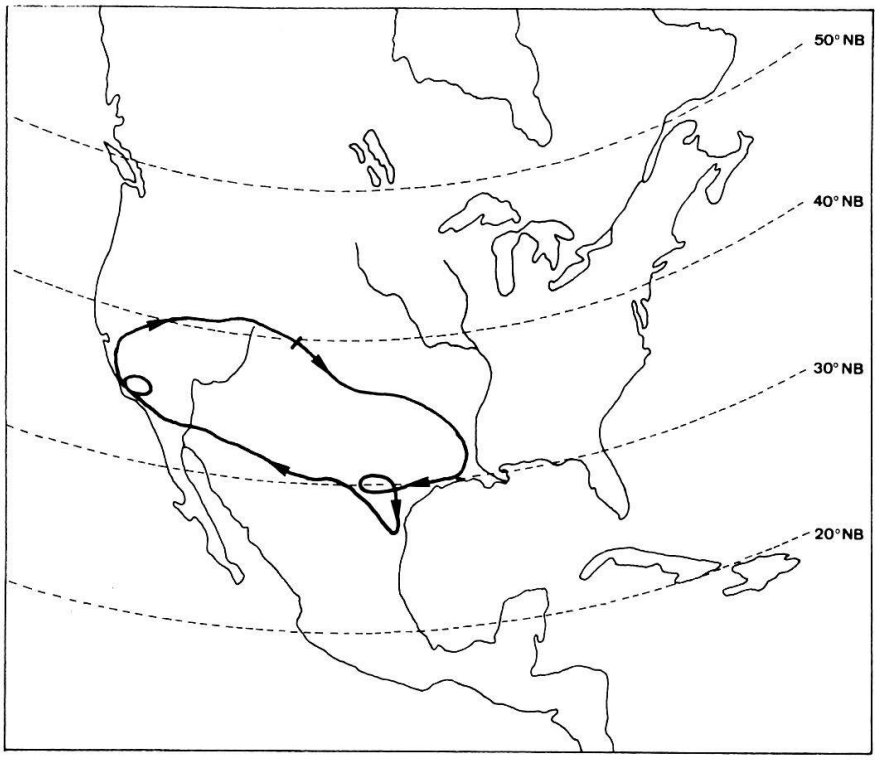


Abb. 1. Untersuchungsgebiet mit Reiseroute.
Fig. 1. Investigation area and route.

2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden

Die Reise, anlässlich welcher das Untersuchungsmaterial gesammelt wurde, führte im August und September 1973 durch Colorado, Kansas, Oklahoma, Arkansas, Louisiana, Texas, New Mexico, Arizona, California, Nevada, Utah und Wyoming (Abb. 1).Die Wasserproben aus den letzten 2 der genannten Staaten wurden allerdings nicht analysiert und ein Teil der übrigen 63 Proben konnte nur auf einzelne Faktoren geprüft werden, weil verschiedene Flaschen während des Transportes nicht dicht hielten. In der Regel wurden allen während der Reise angetroffenen Tümpeln, Seen oder langsam fliessenden Flüssen Wasser- und Pflanzenproben entnommen. Je 2 Wasserproben von ca. 100 ml wurden in Plastikflaschen (Polyäthylen) abgefüllt, wobei jeweils die eine davon mit Thymol sterilisiert wurde, um eine nachträgliche Aufnahme von Stickstoff und Phosphor durch Mikroorganismen zu verhindern. Ein Teil der Lemnaceen wurde nach Abschluss der Reise auf Agar (1/10 Hutner-Lösung) steril kultiviert.

Die morphologische Umgrenzung entspricht nicht genau jener neuerer amerikanischer Autoren (z.B. DAUBS 1965). Ueber die taxonomischen Probleme und die Nomenklatur soll in einer späteren Arbeit berichtet werden. Die Synonymie der Arten ist aus Kapitel 6 ersichtlich.

In den Wasserproben wurden folgende Messungen durchgeführt:

1. Elektrische Leitfähigkeit des Wassers $\varkappa$ (10^{-6} Ω^{-1} cm^{-1})
2. pH (elektrisch)
3. Kationengehalte: Ca^{++}, Mg^{++}, Na^{+}, K^{+} (flammenfotometrisch)
4. NO_3-N (kolorimetrischer Nachweis als Nitrosalicylsäure)
5. NH_4-N (kolorimetrischer Nachweis als Indophenol)
6. PO_4-P (kolorimetrischer Nachweis als Molybdänblau mit Hilfe von Molybdatschwefelsäure und Zn-II-chlorid)

Alle Messungen ausser den pH-Werten zeigten eine schiefe Verteilung und wurden deshalb für die anschliessend durchgeführten Berechnungen logaritmisch transformiert.

3. Gemeinsames Auftreten verschiedener Arten in gleichen Gewässern

Zur Abklärung, wie weit sich die einzelnen Arten in ihren ökologischen Ansprüchen ähnlich sind, wurde das gemeinsame Vorkommen verschiedener Arten in gleichen Gewässern registriert und auf Abweichungen vom rein zufälligen Verhalten getestet. Insgesamt wurden 324 Angaben aus ganz Nordamerika (inkl. Mexiko) verwertet, darunter 98 von unserer eigenen Reise, 75 von Exkursionen des ersten Autors vor allem in Kalifornien und anderer Staaten der USA während der Jahre 1953-1955, sowie 151 Angaben anderer Sammler aus den Jahren 1968-1974.

Die Auswertung erfolgte mit Hilfe eines χ^2-Testes in der Kontingenztafel (vgl. z.B. MUELLER-DOMBOIS und ELLENBERG 1974). Massgebend ist dabei die beobachtete und die aufgrund der Artfrequenzen zu erwartende Häufigkeit des Zusammentreffens zweier Arten. Gestestet wurde die Nullhypothese: Der Unterschied zwischen beobachteter und erwarteter Häufigkeit ist rein zufällig. In Tabelle 1, die die Resultate wiedergibt, ist vermerkt, wenn die Nullhypothese mit 90 %, 95 % oder 99 % Signifikanz verworfen wird. Die Ergebnisse bezüglich der einzelnen Arten werden im Detail in Kapitel 6 besprochen. Es ist insbesondere zu beachten, dass das häufigere oder seltenere Zusammentreffen von einzelnen Arten nicht nur durch ähnliche beziehungsweise unterschiedliche Ansprüche an Nährstoffbedingungen zustande kommt, sondern auch durch klimatische Faktoren bedingt ist. Wie Tab. 1 zeigt, sind z.B. die eher kühle Temperaturen bevorzugenden *Lemna minor* und *L. trisulca* selten mit wärmebedürftigen Arten wie *Lemna obscura*, *L. paucicostata* oder *Wolffiella gladiata* gemeinsam anzutreffen. In Tab. 1 sind in der Diagonalen der Matrix auch die Prozentzahlen des alleinigen Vorkommens notiert, die zwischen 0 und 44 % variieren. Dabei wird deutlich, dass offensichtlich die Wuchsform eine ausschlaggebende Rolle spielt: Sehr kleine und untergetauchte Arten (*Wolffia*, *Wolffiella*, *Lemna trisulca*) zeigen fast immer Beimischungen anderer Arten, weil sie deren konkurrenzierende Glieder nicht überwachsen können. Ebenso scheint bei den grossen runden Gliedern von *Spirodela polyrrhiza* ein lückenloses Ueberdecken der Wasseroberfläche schwieriger zu sein. Dage-

Tab. 1. Test auf unabhängiges Vorkommen der *Lemnaceae*-Arten in Nordamerika (χ^2-Test in Kontigenztafel).

+ mehr als erwartet gemeinsam auftretend
- mehr als erwartet nicht gemeinsam auftretend
± 10 % Irrtumswahrscheinlichkeit
++ 5 % Irrtumswahrscheinlichkeit
+++ 1 % Irrtumswahrscheinlichkeit

Die Prozentzahlen in der Diagonalen der Matrix geben die Häufigkeit des alleinigen Vorkommens an. Die Gesamtfrequenz beträgt 324.

Tab. 1. Test on independent appearance of the *Lemnaceae* species in North America (χ^2-test in contigency table).

+ frequency of mutual appearance higher than expected
- frequency of mutual appearance lower than expected
± 10 % probability error
++ 5 % probability error
+++ 1 % probability error

The percent values in the diagonal of the matrix denote the frequency of solitary appearance. The overall frequency is equal to 324.

Art (Anzahl Fundstellen)	*S. pol.* (94)	*S. pun.* (17)	*L. gib.* (57)	*L. min.* (97)	*L. obs.* (22)	*L. tur.* (67)	*L. pau.* (65)	*L. val.* (91)	*L. tri.* (25)	*W. bor.* (20)	*W. bra.* (23)	*W. col.* (66)	*W. glo.* (7)	*W. flo.* (10)	*W. gla.* (7)	*W. lin.* (21)
Spirodela polyrrhiza	7%		---		+++	+			+++	++	+++	+++		+++	+++	++
Spirodela punctata		36%	--	--		--			--							
Lemna gibba			30%	---	--		---	+++	--	--	--	--				+++
Lemna minor				41%	---	---	---	---	++	+++			++		-	---
Lemna obscura					23%	--						+++		+	+++	
Lemna turionifera						31%	--		++			---				
Lemna paucicostata							44%		---	--						
Lemna valdiviana								22%	---	---		---	+++		+++	+++
Lemna trisulca									8%	+++		+++				
Wolffia borealis										0%		+++				
Wolffia brasiliensis											0%	+++				
Wolffia columbiana												2%			+++	
Wolffia globosa													0%			
Wolffiella floridana														1%	+++	
Wolffiella gladiata															0%	
Wolffiella lingulata																0%

gen können offenbar alle auf der Oberfläche schwimmenden *Lemna*-Arten und die in der Gliedform sehr ähnliche *Spirodela punctata* zusammenhängende dicke Decken auf der Wasseroberfläche bilden und deshalb andere Arten ausschliessen.

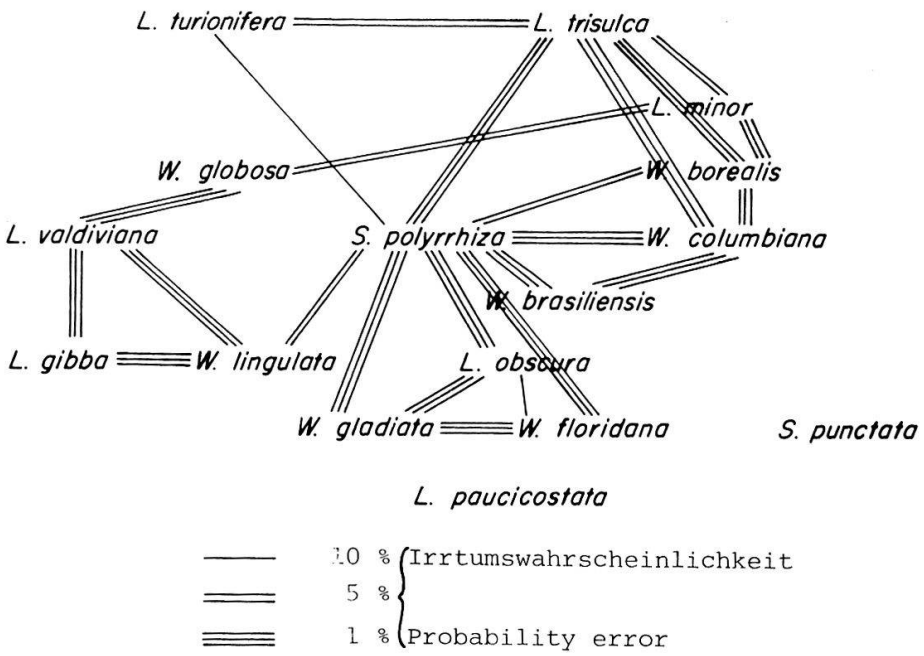


Abb. 2. Ueber Erwarten häufiges Vorkommen bei Lemnaceen.
Fig. 2. Common appearance of the Lemnaceae species higher than expected.

Aus den Ergebnissen in Tab. 1 lässt sich das Beziehungsschema der Abb. 2 herstellen. Hierin sind die wichtigen positiven Beziehungen (gemeinsames Auftreten) zwischen den Arten wiedergegeben. Auf Grund von Tab. 1 und Abb. 2 können ferner folgende Gruppen von Arten aufgestellt werden:

1. *L. minor, L. trisulca, W. borealis, W. columbiana, S. polyrrhiza*
2. *W. brasiliensis, W. columbiana, S. polyrrhiza*
3. *L. obscura, W. gladiata, W. floridana, W. columbiana, S. polyrrhiza* (ebenso wächst die nicht ausgewertete *L. Torreyi* fast immer mit diesen Arten zusammen)
4. *L. gibba, L. valdiviana, W. lingulata*

5. *W. globosa, L. valdiviana*

6. *L. turionifera, L. trisulca*

Weniger häufig als erwartet kommen vor allem die Arten mit einem Glied, das demjenigen von *L. minor* ähnlich ist, zusammen vor: *L. minor, L. gibba, L. obscura, L. turionifera, L. paucicostata, S. punctata.* Sie treten offenbar in so starke Konkurrenz zueinander, dass sie sich gebietsweise sogar gegenseitig ausschliessen können.

4. Beziehungen zwischen Standort und Verbreitung der Arten

Die in diesem Kapitel dargestellten Ergebnisse basieren auf 60 verschiedenen Standorten, von denen genügend grosse Wasserproben zur Verfügung standen, um die in Kapitel 2 erwähnten Analysen durchzuführen. Im folgenden wird zunächst eine allgemeine Charakterisierung der Standorte bezüglich der Gesamtheit der Messungen gegeben. Anschliessend sollen die verschiedenen Messwerte einzeln mit den Artvorkommen in Beziehung gesetzt werden.

4.1. *Allgemeine Charakterisierung der Standorte*

Um einen raschen und einfachen Ueberblick über die untersuchten Standorte zu erhalten, wurde zunächst eine Hauptkomponentenanalyse (R-Technik) durchgeführt.

Methode:

Rohdaten: X Matrix der c Standorte mit r Standortsfaktoren

A Matrix mit standardisirten Daten mit den Elementen

$$a_{ij} = (X_{ij} - \bar{X}_i) / (\sum_r (X_{ij} - \bar{X}_i)^2)^{0.5}$$

für j = 1, ..., r

R = AA' Matrix der Korrelationskoeffizienzen zwischen den Stndortsfaktoren

Es folgt die Berechnung der Eigenwerte $\lambda_1, \ldots\ldots\ldots, \lambda_r$

und davon diejenige der Matrix der Eigenfaktoren

$$\alpha_1, \ldots\ldots, \alpha_r$$

Die Matrix der Faktorenwerte der Koordinaten in Abb. 3 und 4, ergibt sich aus

$$Y = \alpha' A$$

Eine Diskussion der Methode im Zusammenhang mit ökologischen Problemen findet sich z.B. bei ORLÓCI (1973).

Die graphische Darstellung der ersten zwei Faktoren der Hauptkomponentenanalyse der Abb. 3 und 4 (Ordination) kann wie folgt interpretiert werden:

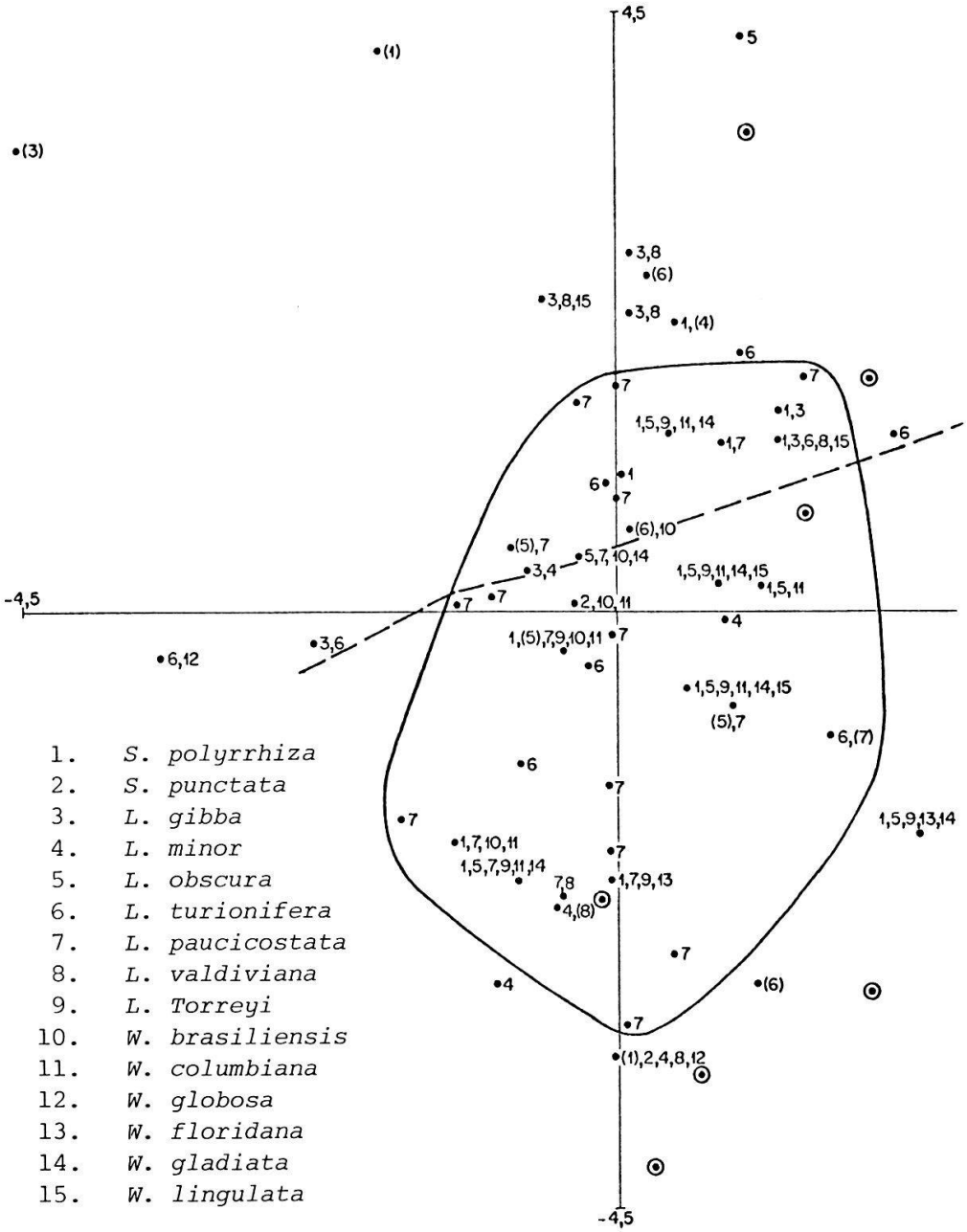
1. Die in der Ordination peripheren Standorte sind oft artenarm und weisen zum Teil auch viele abgestorbene Pflanzen auf, was auf ungünstige Wuchsbedingungen hinweist.

2. Die lemnaceenfreien Standorte befinden sich fast ausnahmslos am rechten und unteren Rand der Ordination. Hier dürften ungünstige Wuchsbedingungen herrschen (z.B. geringe Konzentrationen an Nährstoffen.

3. Keine der Arten ist auf einen engen ökologischen Bereich konzentriert.

4. *Spirodela polyrrhiza* und *Lemna turionifera* sind fast im gesamten Bereich anzutreffen. Bei *L. gibba* erkennt man eine deutliche Beschränkung auf den oberen Teil der Ordination, wogegen *L. paucicostata* die peripheren Bezirke meidet (Abb. 3). *L. Torreyi*, *W. columbiana*, *W. floridana* und *W. gladiata* meiden ebenfalls periphere Bereiche, haben aber ihren Schwerpunkt im unteren Drittel. *L. valdiviana* nimmt in Bezug auf den zweiten Faktor vorwiegend mittlere Standorte, in Bezug auf den ersten Faktor periphere Standorte ein (Abb. 4).

In einem zweiten Schritt wurden durch schrittweise Diskriminanzanalysen verschiedene auf Grund von Abb. 3 vermutete Gruppierungen von Proben auf ihre Trennbarkeit mit Hilfe der hier gemessenen ökologischen Faktoren untersucht. Bei diesem Verfahren wird die Güte der vorgegebenen Klassifikation zu Beginn auch stets durch eine Varianzanalyse getestet.



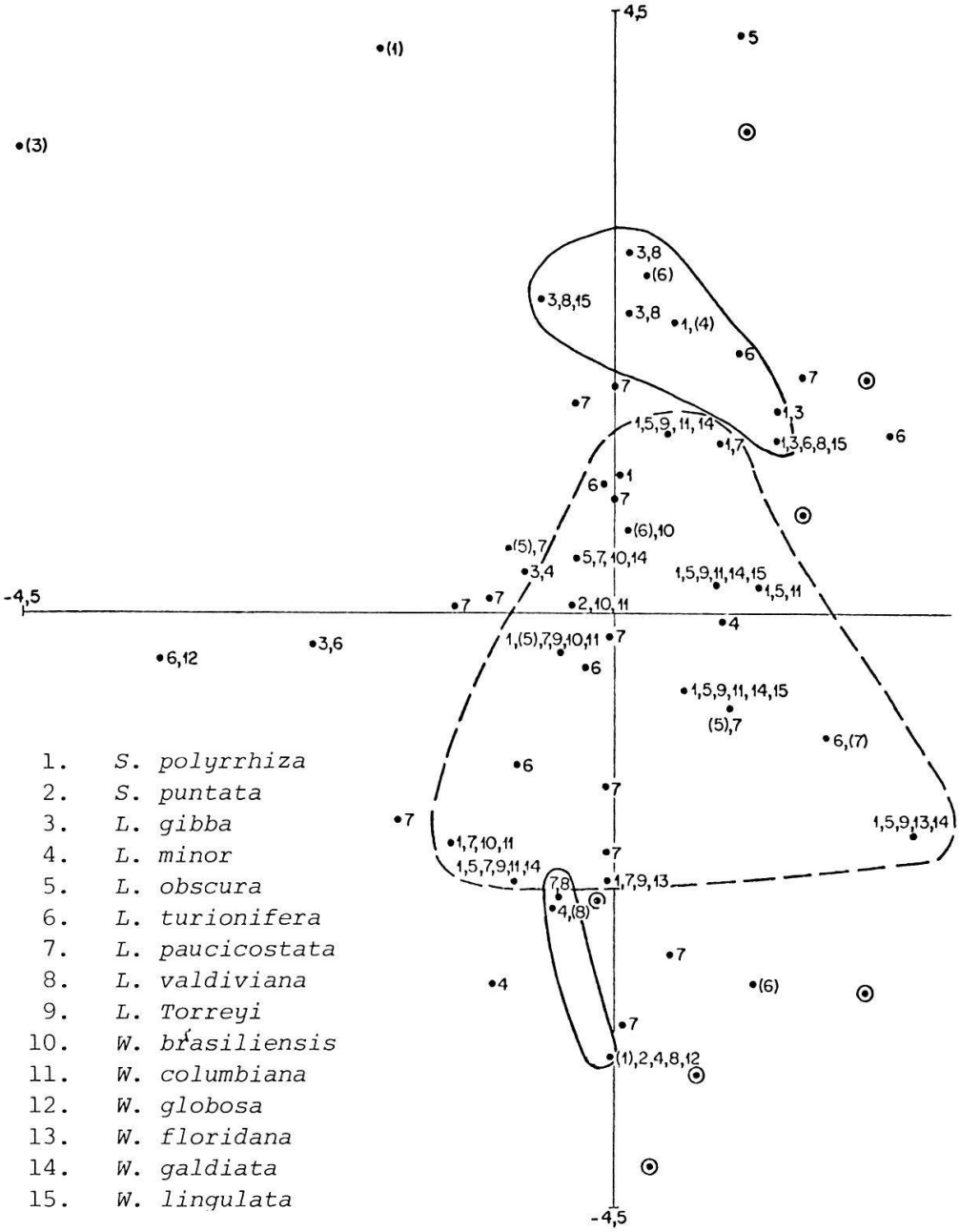
⊙ ohne Lemnaceen
without *Lemnaceae*

——— *L. paucicostata*
— — *L. gibba*

( ) nur sehr wenige oder beschädigte Glieder
fronds only very few or damaged

Abb. 3. Hauptkomponentenanalyse der Lemnaceenfunde. Ordinate: 1. Faktor; Abszisse: 2. Faktor. Innerhalb der ausgezogenen Linie befinden sich Standorte mit *L. paucicostata*, oberhalb der unterbrochenen Linie jene mit *L. gibba*.

Fig. 3. Principal component analyses of the Lemnaceae sites. Ordinate: 1. factor; Abscissa: 2. factor. Sites with L. paucicostata are located within the uninterrupted line, those with L. gibba above the dashed line.



1. *S. polyrrhiza*
2. *S. puntata*
3. *L. gibba*
4. *L. minor*
5. *L. obscura*
6. *L. turionifera*
7. *L. paucicostata*
8. *L. valdiviana*
9. *L. Torreyi*
10. *W. brasiliensis*
11. *W. columbiana*
12. *W. globosa*
13. *W. floridana*
14. *W. galdiata*
15. *W. lingulata*

⊙ ohne Lemnaceen
without Lemnaceae

——— *L. valdiviana*
— — *L.Torreyi,W.columbiana,W.gladiata,W.floridana*

( ) nur sehr wenige oder beschädigte Glieder
fronds only very few or damaged

Abb. 4. Hauptkomponentenanalyse der Lemnaceenfundorte (vgl. Abb. 3). Innerhalb der ausgezogenen Linien befinden sich Standorte mit *L. valdiviana*, innerhalb der unterbrochenen solche mit *L. Torreyi, W. columbiana, W. gladiata* und *W. floridana*.

Fig. 4. Principal component analysis of the Lemnaceae sites. Stands of L. valdiviana are located within the uninterrupted line, those containing L. Torreyi, W. columbiana, W. gladiata and W. floridana inside the dashed lines.

Gute Ergebnisse konnten mit folgenden 2 Unterteilungsarten erzielt werden:

Gruppe 1 : Standorte mit *L. gibba*

Gruppe 2 : restliche Standorte

sowie

Gruppe 1 : Standorte mit *L. gibba*

Gruppe 2 : Standorte mit *W. columbiana*

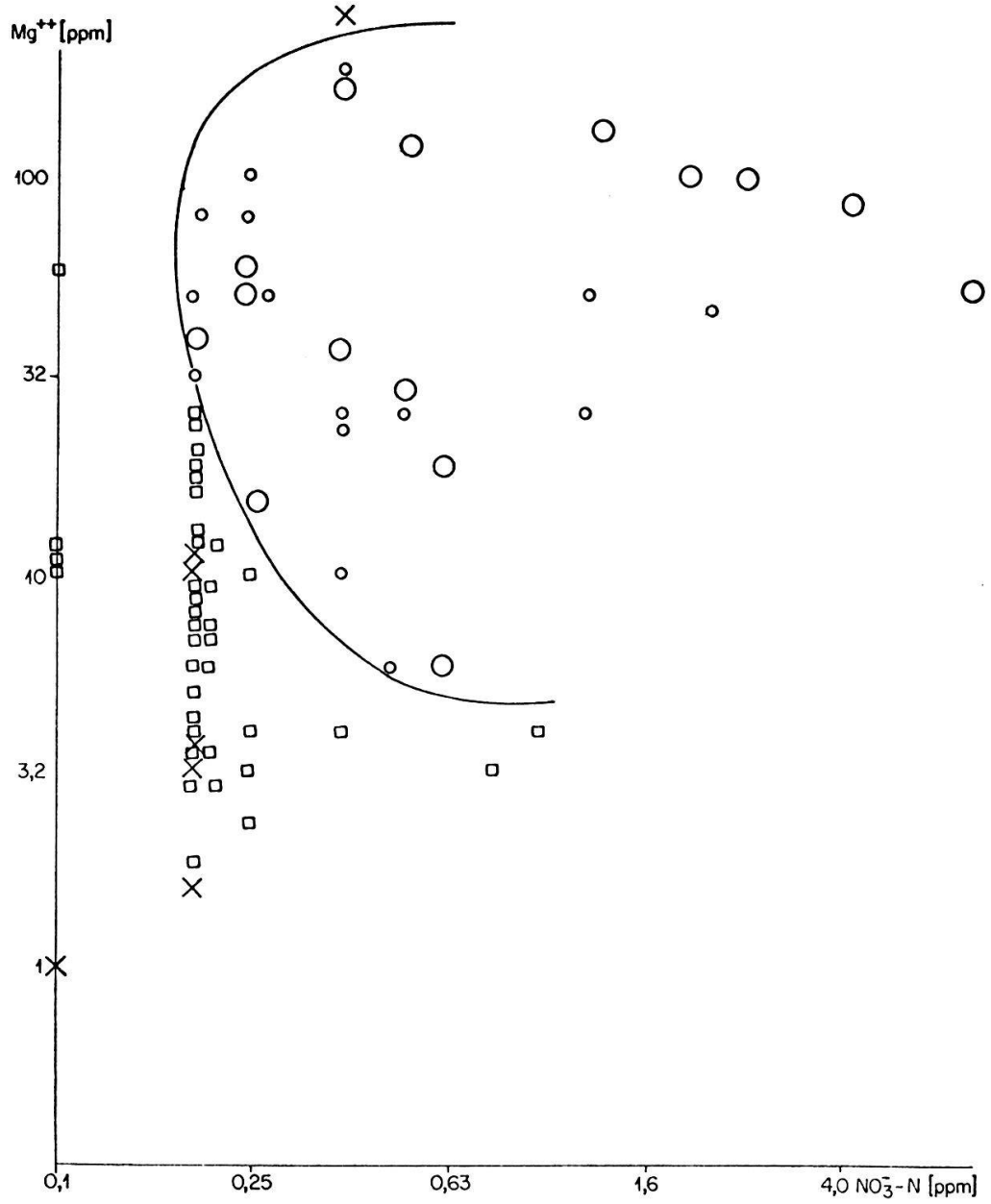
Gruppe 3 : Standorte ohne Lemnaceen

Gruppe 4 : restliche Standorte

Erwartungsgemäss lassen sich in diesem Fall Gruppe 2 und 4 relativ schlecht trennen. Die beste Trennbarkeit lässt sich in beiden Fällen durch log (NO_3-N) erzielen, gefolgt von log (Mg^{++}). Die beiden Faktoren sind auch annähernd unabhängig: r = - 0.089, df = 59 (df = Anzahl Freiheitsgrade). log (NO_3-N) korrelierte bereits in der Hauptkomponentenanalyse hoch mit dem ersten, log (Mg^{++}) hoch negativ mit dem zweiten Faktor. In Abb. 5 wurden sie daher zur direkten Ordination (Messwerte als Koordinaten) verwendet:

- Proben mit *L. gibba* treten nur bei hohen Mg^{++}- und meist hohen NO_3^- - Gehalten auf.
- Wasserproben ohne Lemnaceen befinden sich in der Region mit geringem NO_3^- - oder mit sehr hohem Mg^{++}- Gehalt.
- Alle "*L. gibba*-Standorte" ohne *L. gibba* (kleine Kreise in Abb. 5) liegen mit einer Ausnahme ausserhalb des geographischen (teilweise klimatisch bedingten) Vorkommens von *L. gibba*. Ein einziger Standort in Kalifornien ist jeweils im Winter trocken und kann deshalb von *L. gibba* nicht besiedelt werden.

Es können natürlich irgendwelche mit den am besten trennenden Messungen NO_3-N und Mg^{++} korrelierende Faktoren für diese Befunde mit verantwortlich sein. Daher werden hier noch die Korrelationen mit den restlichen der gemessenen Standortsfaktoren wiedergegeben:



○ Fundorte mit *L. gibba*. - *Sites with L. gibba*.
o "*L. gibba*-Standorte" ohne die Art. - "*L. gibba-habitats*" *without L. gibba*.
X Proben ohne *Lemnaceae*. - *Samples without Lemnaceae*.
□ Restliche Fundorte. - *Remaining sites*.

Abb. 5. Direkte Ordination der Lemnaceenfundorte

Fig. 5. Direct ordination of the Lemnaceae sites

	$\varkappa$	pH	Ca^{++}	Na^{+}	K^{+}	NH_4-N	PO_4-P
NO_3-N	-0.11	0.15	-0.09	0.00	-0.14	0.23	0.13
Mg^{++}	0.89	0.45	0.48	0.74	0.40	-0.34	-0.34

df = 59

NO_3-N ist demzufolge von allen andern Standortsfaktoren sehr unabhängig. Mg^{++} korreliert dagegen hoch mit $\varkappa$, Ca^{++} und Na^{+}. Alle diese Salzkonzentrationen hängen mit der Aridität des Fundortes zusammen.

4.2. *Artverbreitung bezüglich der einzelnen Standortsfaktoren*

In der Abbildung 6 sind die vorgefundenen ökologischen Bereiche für die verschiedenen Arten aufgezeichnet. Mit Ausnahme des pH-Wertes sind die Messdaten logarithmisch transformiert.

4.2.1. *pH - Werte*

Gesamtbereich: 6,4 - 10,4

Es scheint, dass zur Zeit der Exkursion im August und September die Gewässer der südwestlichen Staaten der USA die höchsten pH-Werte während des Jahres aufweisen. Das würde die relativ hohen gemessenen Werte (kein pH unter 6,4) erklären. Nach LANDOLT (1957) ist das mittlere pH der untersuchten kalifornischen Gewässer im September um 1,4 höher als im März (September 6,6; März 5,2). Die niedrigsten pH-Werte wurden damals in der Sierra Nevada gemessen (pH abwärts bis 3,5), von der auf unserer Exkursion keine Proben gesammelt wurden.

Unsere Messungen (1973) sind in Tabelle 2 mit Messungen aus der Literatur verglichen.

Tab. 2. pH-Bereiche der einzelnen Arten in Nordamerika. (In Klammern die Anzahl der berücksichtigten Messungen)
Table 2. Ranges of pH for the North American species. (The numbers of measurements taken into account are given in paranthesis)

Arten	HICKS 1932	LANDOLT 1957 und unveröff.	HARRISON und BEAL 1964	Messungen 1973
S.polyrrhiza	5.8-7.6(148)	5.2-6.8(11)	6.0-8.1(16)	6.6-10.4(21)
S. punctata				6.8- 7.3(2)
L.gibba		5.5-8.0(25)		7.4- 9.8(17)
L.minor	5.0-7.6(180)	5.0-7.5(7)		6.8- 7.7(9)
L.obscura			6.4-6.7(2)	6.6- 7.9(11)
L.turionifera		3.5-8.2(19)		7.1-10.4(21)
L.paucicostata		4.8-8.2(8)	4.5-7.2(33)	6.6- 9.4(4)
L.valdiviana	5.8-7.0(32)	5.0-7.4(26)		6.6- 9.1(14)
L.Torreyi			5.2-7.4(5)	6.6- 7.6(7)
L.trisulca	5.4-7.3(85)	7.2-8.2(3)		
W.borealis	6.1-7.6(41)			
W.brasiliensis			6.1-6.7(3)	6.8- 7.7(8)
W.columbiana	5.8-7.6(85)		6.5-6.7(2)	6.6- 9.8(12)
W.globosa		5.0-7.2(6)		6.8- 7.2(2)
W.floridana	5.0-6.4(22)		6.1-6.7(11)	6.9- 7.0(2)
W.gladiata				6.6- 7.4(6)
W.lingulata		5.2-7.4(41)		6.6- 7.7(14)

Dazu sind folgende Bemerkungen anzubringen: Unter *L. minor* bei HICKS (1932) ist wahrscheinlich auch *L. turionifera* eingeordnet. *W. globosa* wurde bei LANDOLT (1957) fälschlicherweise als *W. punctata* (= *W. borealis*) bezeichnet. Die Arbeit von HARRISON und BEAL (1964) erwähnt auch *S. oligorrhiza* (= *S. punctata*). Nach den Abbildungen in dieser Arbeit handelt es sich aber um *S. polyrrhiza*. Die in der gleichen Arbeit angeführte *L. gibba* kommt in North Carolina nicht vor. Die Angaben wurden deshalb zu *L. obscura* gestellt. Die Angaben für *L. valdiviana* wurden *L. Torreyi* zugeordnet, die in North Carolina verbreitet ist. Da die Unterscheidung zwischen *L. perpusilla* und *L. paucicostata* nirgends durchgeführt wurde, sind alle Angaben unter *L. paucicostata* eingeordnet worden.

Die verschiedenen pH-Messungen sind nicht ohne weiteres vergleichbar, weil sie zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt wurden. Die Messungen von HICKS (1932) erfolgten über das Winterhalbjahr vom Oktober bis Juni, jene von LANDOLT (1957) über das ganze Jahr, unsere von 1973 im August und

September. Bei HARRISON und BEAL (1964) stehen keine Angaben über die Jahreszeit.

Für die einzelnen Arten ergeben sich keine grossen Unterschiede in den pH-Ansprüchen. In Gewässern mit pH 9 wurden in der vorliegenden Untersuchung noch die folgenden Arten beobachtet: *Spirodela polyrrhiza, Lemna gibba, L. turionifera, L. valdiviana, Wolffia columbiana.* Gewässer mit pH über 9,5 enthielten im allgemeinen keine Lemnaceen mehr, oder dann zeigten diese bereits Schädigungen. *L. gibba* ist ausgesprochen häufig bei hohem pH anzutreffen. Tiefe pH-Werte wurden auf unserer Exkursion nie angetroffen. Aus Tab. 2 ist ersichtlich, dass einzig *L. turionifera* bei pH tiefer als 4,5 beobachtet worden ist. Da in den untersuchten Gebieten Gewässer mit niederem pH selten sind, lässt sich über die untere pH-Grenze von Lemnaceen kaum etwas aussagen.

HICKS (1932) führte Experimente mit 3 verschiedenen Nährlösungen ("Clark", "Knop" und "Grone und Shive") durch, die er auf pH-Werte zwischen 1 und 10 pufferte. Er konnte so Grenzwerte für seine Arten herauslesen, bei denen die Pflanzen gerade nicht mehr leben konnten. Seine Ergebnisse bei verschiedenen Lösungen waren identisch und sind in Tab. 3 dargestellt.

Tab. 3. pH-Wachstumsgrenzwerte nach HICKS (1932)
Table 3. pH-growth limits according to HICKS (1932)

	S.pol.	*L.min.**	*L.val.*	*L.tri.*	*W.bor.*	*W.col.*	*W.flo.*
oberer Grenzwert	8,5	8,0	8,0	8,0	9,0	9,0-10,0	7,0
unterer Grenzwert	5,0	4,0	5,0	5,0	5,5	5,5	4,5

* bezieht sich eventuell teilweise oder ganz auf *L. turionifera.*

In eigenen Kulturversuchen in Hutners Nährlösung (1/10 verdünnt) wurde ebenfalls versucht, die pH-Wachstumsgrenzwerte festzustellen. Die Pflanzen wurden bei 25°C, 16-Stundentag, 30'000 Lux gezogen. Anstelle von NO_3^{--} wurde die äquivalente Menge NH_4^+ angeboten. Durch den Verbrauch von NH_4^+ - und die entsprechende Ausscheidung von H^+-Ionen wird die Nährlösung zunehmend sauer, bis die Glieder absterben. Das pH der Endlösung wurde gemessen

(Tab. 4). Die Variation zwischen Parallelkulturen des gleichen Stammes betrug höchstens 0,2 pH-Einheiten. Zwischen den verschiedenen Stämmen und zwischen den Arten zeigen sich etwas grössere Unterschiede.

Tab. 4. Untere pH-Wachstumsgrenzwerte von amerikanischen Lemnaceen.
Table 4. pH-growth limits for American *Lemnaceae*.

	S.pol.	*L.gib.*	*L.min.*	*L.obs.*	*L.tur.*	*L.pau.*	*L.val.*	*W.lin.*
Grenzwert	3,7	3,9	3,3	3,4	3,4	3,3	3,2	3,5
Standard-abweichung		0,3	0,1	0,1	0,1			
Anzahl Stämme	1	19	16	8	15	1	1	1

Aus den Grenzwertuntersuchungen der Tab. 4 kann gefolgert werden, dass *L. gibba* und eventuell auch *S. polyrrhiza* etwas weniger tiefe pH-Werte ertragen können als die anderen untersuchten Arten. Das entspricht auch den Verhältnissen in der Natur, wo *L. gibba* nie in Gewässern mit pH unter 5,5 angetroffen wurde. Die meisten anderen Arten wuchsen dagegen noch bei etwas tieferem pH.

Die abweichenden Befunde von HICKS (1932) haben möglicherweise ihre Ursache darin, dass seine Nährlösungen keine Chelate enthielten und deshalb bei tieferem pH einzelne Mineralstoffe der Pflanze nicht mehr in löslicher Form anbieten konnten. In der Natur übernehmen wahrscheinlich Humusstoffe teilweise die Funktion von Chelaten. Das würde erklären, warum in der Natur einzelne Lemnaceen-Arten noch ausserhalb der von HICKS gemessenen Grenzen vorkommen können. HARRISON und BEAL (1964) stellten fest, dass in den von ihnen untersuchten Gewässern mit Lemnaceen immer organische Stoffe (0,09 - 0,9 %) vorhanden waren. Die Untersuchungen von HICKS unterscheiden sich zudem von unseren dadurch, dass er eine längere zeitliche Einwirkung der Lösungen mit verschiedenem pH auf die Pflanze prüfte, während sich bei uns das pH der Lösung innerhalb weniger Tage bis zum Absterben der Pflanzen verringerte. Auch MC LAY (1976) hat für die von ihm experimentell untersuchten Arten (*S. punctata, L. minor*) bedeutend tiefere und höhere Grenzwerte herausgefunden als HICKS (unterer pH-Wert 3 - 4, oberer pH-Wert 10,5).

4.2.2. *Elektrische Leitfähigkeit ($\varkappa$)*

Gemessener Gesamtbereich ($\varkappa$): 55 - 4400 (10-6 $\Omega^{-1}cm^{-1}$)

Die spezifische Leitfähigkeit, die unter anderem ein Ausdruck der Ionenkonzentration ist, dürfte für die Mehrzahl der Gewässer des Südwestens der USA im September am höchsten sein. In Kalifornien wurden 1954 in tieferen Lagen im Mai meist 5 - 10mal geringere Leitfähigkeiten gemessen als im September (LANDOLT, nicht publiziert). Die höchsten Werte der Gewässer mit Lemnaceen betrugen damals $\varkappa$ = 6000, die niedersten ebenfalls 55. Gewässer mit Leitfähigkeiten $\varkappa$ < 100 enthielten nur Lemnaceen, wenn das Wasser floss. In den Niederlanden fanden DE LANGE und SEGAL (1968) Lemnaceen in Gewässern zwischen $\varkappa$ = 10 und 6600.

Im allgemeinen zeigte jede Art eine relativ grosse Toleranz gegenüber verschiedenen Gewässerkonzentrationen. Immerhin wurden einzelne Unterschiede beobachtet. So wachsen offenbar *S. punctata, L. minor, L. Torreyi, W. brasiliensis, W. gladiata* und *W. floridana* vor allem in Gewässern mit geringeren Konzentrationen. Von diesen Arten wurden keine Proben in Gewässern mit $\varkappa$ > 750 gefunden. Umgekehrt konnte *L. gibba* nie in Gewässern mit $\varkappa$ < 200 beobachtet werden.

4.2.3. *Na^+-Gehalt (Salinität)*

Gemessener Gesamtbereich: 4,2 - 1000 mg Na^+/l (entspricht einer NaCl-Konzentration von 0,01 bis 2,5 o/oo)

Der Na^+-Gehalt der Gewässer ist besonders in Na-Konzentrationen über 70 mg/l sehr eng mit der elektrischen Leitfähigkeit korreliert (vgl. z.B. DE LANGE 1972 dargestellt an der Korrelation mit dem Cl^--Gehalt). Entsprechend ertragen die gleichen Arten sowohl hohe Na^+-Konzentrationen wie hohe Leitfähigkeiten (besonders *L. gibba, L. obscura, S. polyrrhiza*). Alle Arten wachsen auch in Lösungen mit geringem Na^+-Gehalt. Der geringste Gehalt an Na^+, bei dem noch Lemnaceen wuchsen, betrug 7 mg/l; in 2 Gewässern mit 4,2 und 5,5 mg/l Na^+ waren keine Lemnaceen zu finden; die 3 Gewässer mit dem niedrigsten Gehalt an Na^+, die noch Lemnaceen führten (7,0 mg/l; 8,5 mg/l; 9,0 mg/l), waren fliessend. Da der geringe Na^+-Gehalt mit niederem K^+-

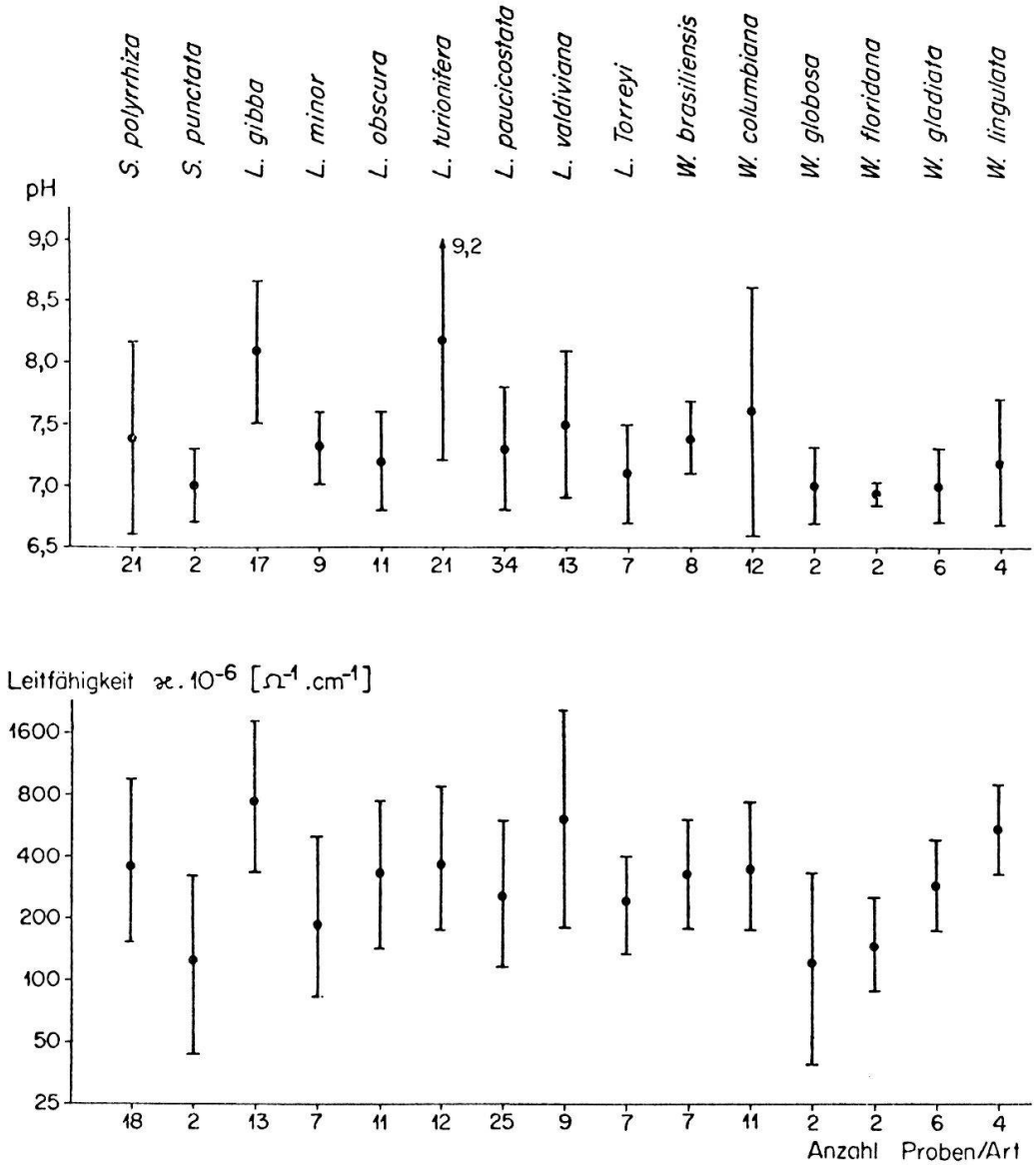
Abb. 6. Chemische Analysen von Gewässern, in denen Lemnaceen gefunden wurden.

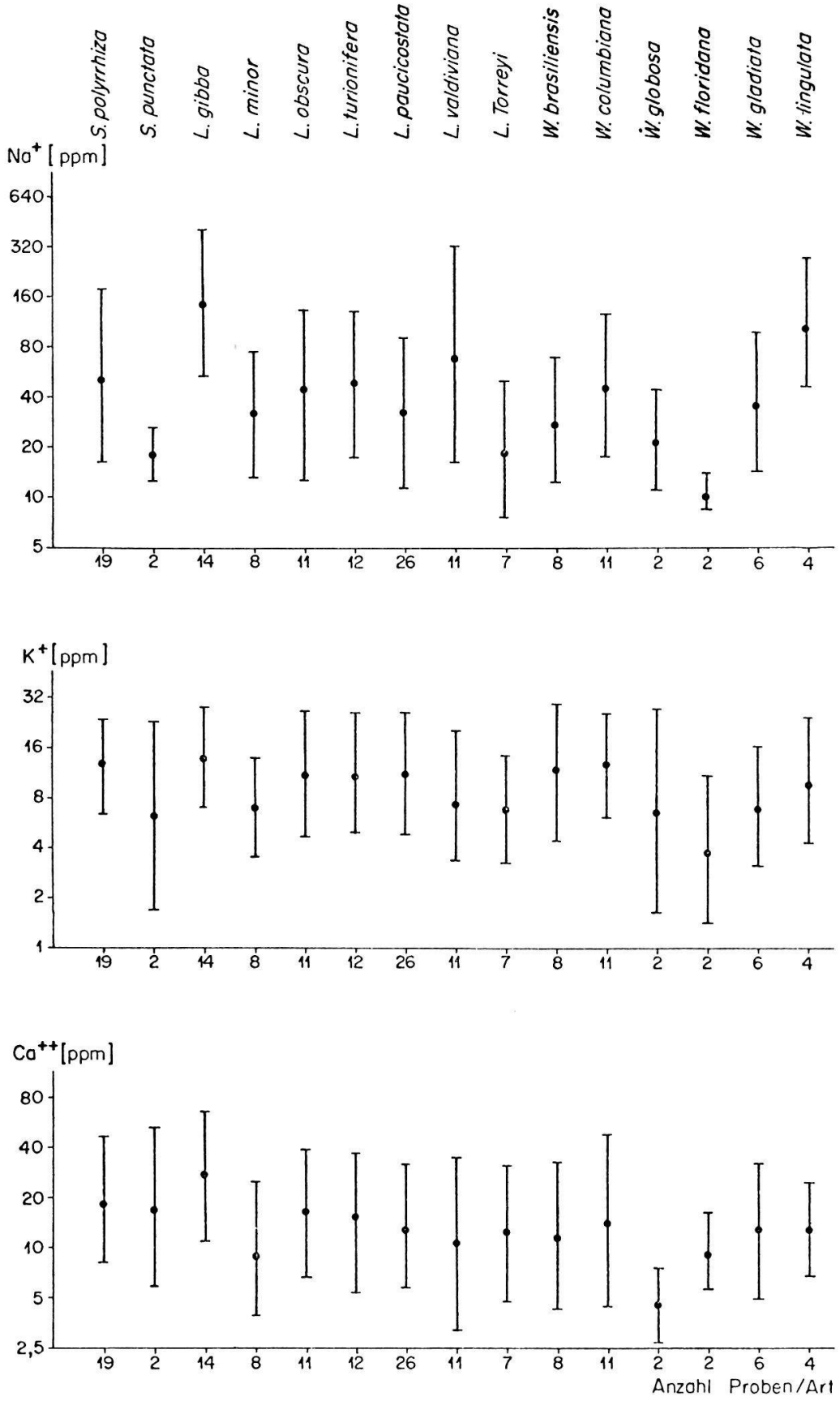
Fig. 6. Chemical measurements of water samples from Lemnaceae sites.

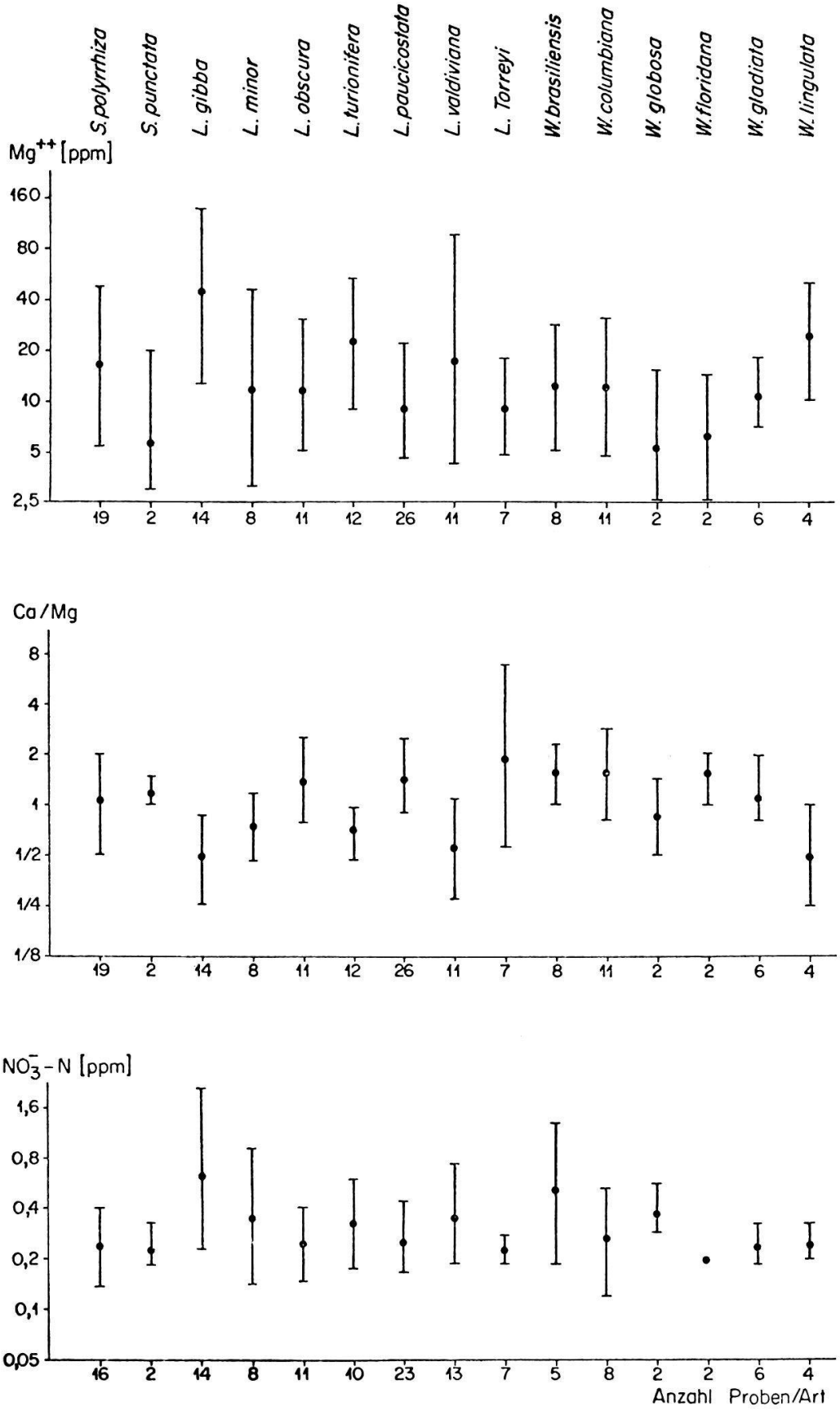
● Mittelwerte
means

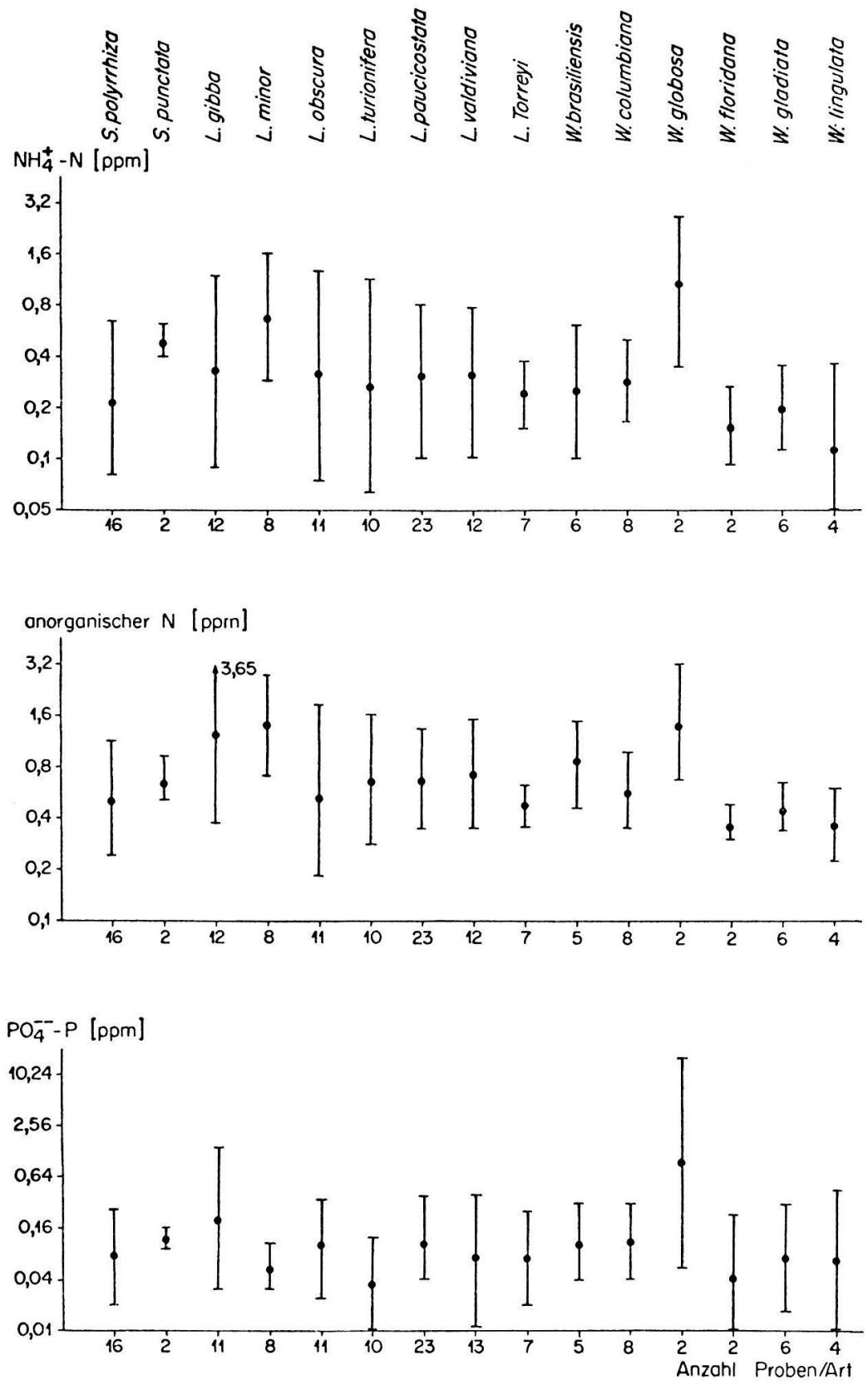
I Standardabweichung
standard deviation

N Anzahl Proben pro Art
number of samples per species




S. polyrrhiza
S. punctata
L. gibba
L. minor
L. obscura
L. turionifera
L. paucicostata
L. valdiviana
L. Torreyi
W. brasiliensis
W. columbiana
W. globosa
W. floridana
W. gladiata
W. tingulata
Na+ [ppm]
640
320
160
80
40
20
10
5
19 2 14 8 11 12 26 11 7 8 11 2 2 6 4
K+ [ppm]
32
16
8
4
2
1
19 2 14 8 11 12 26 11 7 8 11 2 2 6 4
Ca++ [ppm]
80
40
20
10
5
2,5
19 2 14 8 11 12 26 11 7 8 11 2 2 6 4
Anzahl Proben/Art


S. polyrrhiza
S. punctata
L. gibba
L. minor
L. obscura
L. turionifera
L. paucicostata
L. valdiviana
L. Torreyi
W. brasiliensis
W. columbiana
W. globosa
W. floridana
W. gladiata
W. lingulata
Mg++ [ppm]
160
80
40
20
10
5
2,5
19 2 14 8 11 12 26 11 7 8 11 2 2 6 4
Ca/Mg
8
4
2
1
1/2
1/4
1/8
19 2 14 8 11 12 26 11 7 8 11 2 2 6 4
NO3- - N [ppm]
1,6
0,8
0,4
0,2
0,1
0,05
16 2 14 8 11 10 23 13 7 5 8 2 2 6 4
Anzahl Proben/Art


S. polyrrhiza
S. punctata
L. gibba
L. minor
L. obscura
L. turionifera
L. paucicostata
L. valdiviana
L. Torreyi
W. brasiliensis
W. columbiana
W. globosa
W. floridana
W. gladiata
W. lingulata
NH4+ -N [ppm]
3,2
1,6
0,8
0,4
0,2
0,1
0,05
16 2 12 8 11 10 23 12 7 6 8 2 2 6 4
anorganischer N [ppm]
3,2
3,65
1,6
0,8
0,4
0,2
0,1
16 2 12 8 11 10 23 12 7 5 8 2 2 6 4
PO4--P [ppm]
10,24
2,56
0,64
0,16
0,04
0,01
16 2 11 8 11 10 23 13 7 5 8 2 2 6 4
Anzahl Proben/Art

oder Mg^{++}-Gehalt gekoppelt war, ist nicht sicher, ob der niedere Na^{+}-Gehalt für das Fehlen von Lemnaceen verantwortlich ist. Salinitätsangaben über Gewässer mit Lemnaceen liegen verschiedene vor, allerdings als Cl^{-}-Gehalt gemessen. LUTHER (1951) fand in Finnland *L. minor* und *L. trisulca* vereinzelt in Gewässern mit Salinitäten bis zu 4 o/oo und konnte auch für kurze Zeit *Lemna* in Gewässern mit bis zu 6 o/oo beobachten. HARRISON und BEAL (1964) notierten Lemnaceen in North Carolina nur in 50 Gewässern mit einem Salzgehalt zwischen 0,0002 - 1,3 o/oo Lemnaceen innerhalb 748 untersuchter Gewässer mit einem Salzgehalt von 0 - 45 o/oo. DE LANGE und SEGAL (1968) zitierten als obere Grenze von *L. gibba* führenden Gewässern 4,7 o/oo Salzgehalt. HALLER et al (1964) untersuchten in Florida die Wirkung der NaCl-Konzentration auf das Wachstum von *L. minor* (wahrscheinlich handelt es sich um die dort viel häufigere *L. obscura*). Sie stellten fest, dass die *Lemna* in Salzkonzentrationen zwischen 0,83 und 3,33 o/oo besser wuchs als in Salzkonzentrationen von 0,17 o/oo, wie sie am natürlichen Standort vorhanden sind. Erst ab einer Konzentration von 6,66 o/oo nahm ihre Wachstumsgeschwindigkeit ab, und eine Konzentration von 16,65 o/oo wirkte toxisch. Diese Resultate würden bedeuten, dass in der Natur der grösste Teil der *Lemna* führenden Gewässer in bezug auf NaCl-Gehalt suboptimal wären. Es ist allerdings nicht einzusehen, warum dann Lemnaceen nicht häufiger in Gewässern mit hoher Salzkonzentration anzutreffen sind, falls eine relativ hohe NaCl-Konzentration einen günstigen Einfluss ausüben sollte. Da die Untersuchungen von HALLER et al (1974) nur während 4 Wochen und mit Meerwasser durchgeführt wurden, sind auch andere Erklärungen für die Wachstumssteigerung möglich (z.B. nur kurzzeitiger Effekt, Zuführung anderer Nährstoffe, die vorher im Minimum vorhanden waren). Auch STRAUSS (1976) hat bei *L. minor* einen positiven Effekt von NaCl bis zu einer Konzentration von 0,3 o/oo und gutes Wachstum bis 3,5 o/oo festgestellt.

4.2.4. *K^{+}-Gehalt*

Gemessener Gesamtbereich: 1,6 - 53 mg/l

Gewässer mit einem K^{+}-Gehalt unter 2 mg/l enthalten nur noch Lemnaceen, wenn sie fliessen. Verschiedene Arten (*S. polyrrhiza, L. gibba, L. turionifera, L. obscura*) wurden in Gewässern mit einem K^{+}-Gehalt unter 3 mg/l

nicht mehr angetroffen. Umgekehrt wuchsen *L. Torreyi*, *W. gladiata* und *W. floridana* nur in Gewässern mit weniger als 15 mg K^+/l.

4.2.5. *Ca^{++}- und Mg^{++}-Gehalt*

Gemessene Gesamtbereiche: 1,0 - 145 mg/l (Ca^{++})
0,7 - 230 mg/l (Mg^{++})

Ca^{++}- und Mg^{++}-Gehalt sind zwar schwach miteinander korreliert (0,48). Das Verhältnis Ca^{++}/Mg^{++} kann trotzdem zwischen 8 und 0,15 variieren. Auffällig ist der hohe Mg^{++}-Gehalt vieler Gewässer und der meist relativ geringe Ca^{++}-Gehalt. In den Niederlanden ist beispielsweise der mittlere Ca^{++}-Gehalt der von DE LANGE (1972) gemessenen Gewässer (100 mg/l) etwa 4 mal höher, der Mg^{++}-Gehalt (18 mg/l) nur 1/2 so hoch. Gut wachsende Lemnaceen wurden nur in Gewässern mit mehr als 3 mg Ca^{++}/l und mehr als 3 mg Mg^{++}/l angetroffen. In 3 Gewässern mit 2,3 bis 3 mg Ca^{++}/l, und mit 2,3 bis 3,3 mg/Mg^{++}/l wuchsen noch Lemnaceen im fliessenden Wasser. In einem anderen fliessenden Gewässer mit 1,0 mg Ca^{++}/l und 0,7 mg Mg^{++}/l waren noch Lemnaceen vorhanden, aber in sehr schlechtem Zustand. 4 Gewässer mit einem Ca^{++}-Gehalt zwischen 0,8 und 4,8 mg/l und einem Mg^{++}-Gehalt zwischen 1,0 und 3,9 mg/l enthielten keine Lemnaceen. Es scheint, dass in Gewässern mit niedrigem Ca^{++}- und Mg^{++}-Gehalt Lemnaceen nicht gedeihen können. Auf der anderen Seite scheinen zumindest einzelne Arten auch sehr hohe Konzentrationen ertragen zu können. DE LANGE (1972) erwähnt Lemnaceen führende Gewässer mit über 200 mg Ca^{++}/l. Die höchsten Werte für Mg^{++} liegen in den entsprechenden Gewässern der Niederlande nur bei etwa 50 mg/l. In Amerika wurden Gewässer bis zu 145 mg Mg^{++}/l von Lemnaceen besiedelt. Ein einziges Gewässer mit höheren Konzentrationen (230 mg/l) enthielt keine Lemnaceen. Da dieses Gewässer sonst keine extremen Standortsfaktoren aufweist, ist möglicherweise diese hohe Konzentration für die dort in der Gegend vorkommenden Lemnaceen (*L. turionifera*, *L. trisulca*) ein begrenzender Faktor. Die einzelnen Arten unterscheiden sich besonders in ihrem Vorkommen in Gewässern mit verschiedenem Mg^{++}-Gehalt, während der Ca^{++}-Gehalt etwas weniger deutlich die Verteilung der Arten beeinflusst. In Gewässern mit über 100 mg Ca^{++}/l wuchsen nur noch *S. polyrrhiza* und *L. gibba*, in solchen mit über 100 mg Mg^{++}/l nur *L. gibba* und *L. valdiviana*. *L. minor*, *W. brasiliensis* und *W. lingulata* wurden nur in Gewässern mit einem Ca^{++}-Gehalt von weniger als 25 mg/l aufgefun-

den. In Europa ist allerdings *L. minor* auch bei höheren Konzentrationen anzutreffen. *L. Torreyi, W. brasiliensis* und *W. gladiata* wuchsen nur in Gewässern mit einem Mg^{++}-Gehalt unter 30 mg/l. Gewässer mit weniger als 5 mg/l Ca^{++} oder Mg^{++} wurden nur noch von den folgenden Arten besiedelt: *S. punctata, L. minor, L. obscura, L. paucicostata, L. valdiviana, L. Torreyi, W. globosa, W. floridana*. Auch im Ca^{++}/Mg^{++}-Verhältnis der besiedelten Gewässer zeigen sich einige Unterschiede zwischen den Arten. So wachsen in Gewässern mit mehr als 3 mal so viel Mg^{++} wie Ca^{++} nur noch *L. gibba, L. valdiviana* und *W. lingulata*. Gewässer mit mehr Ca^{++} als Mg^{++} werden von diesen Arten im allgemeinen nur selten besiedelt. Das mag allerdings zumindest für *L. gibba* eher an den geringen Mg^{++}-Mengen als an deren Verhältnis zum Ca^{++}-Gehalt liegen. In den Niederlanden ist *L. gibba* ebenfalls vorwiegend an Gewässer mit hohem Mg^{++}-Gehalt gebunden, die Ca^{++}-Mengen können dort aber bis zum 10-fachen der Mg^{++} -Mengen betragen.

4.2.6. *Stickstoffgehalt*

Gemessener Gesamtbereich:	NO_3-Stickstoff	0,1 - 9,2 mg/l
	NH_4-Stickstoff	0,0 - 10,3 mg/l
	$N_{anorg.\ total}$	0,2 - 11,2 mg/l

Der organisch gebundene Stickstoff wurde nicht gemessen. Auch die Gewässer mit der geringsten Konzentration von N enthielten noch Lemnaceen, wobei allerdings nicht feststeht, ob nicht zu anderen Jahreszeiten mehr Stickstoff vorhanden ist. Die bei weitem höchsten Konzentrationen von 9,2 mg NO_3-N/l und 10,3 mg NH_4-N/l wurden je in einem Gewässer mit *L. gibba* bzw. mit *L. obscura* angetroffen. *L. gibba* war gelblich, klein und flach, *L. obscura* teilweise bereits abgestorben. Es scheint, dass ein Gehalt von etwa 10 mg N/l die obere Grenze darstellt, bis zu der ein Lemnaceen-Wachstum noch möglich ist.

Ob der Stickstoff in Form von NO_3^{--} oder NH_4^{+} vorliegt, scheint für die Besiedlung der Gewässer mit Lemnaceen keine Rolle zu spielen. Bei der Diskriminanzanalyse der verschiedenen Gruppierungen von Gewässerproben (Kapitel 4.1.) ist zwar der NO_3-Faktor als der am besten trennende herausgekommen, doch wurde der gesamte anorganische Stickstoff als Faktor nicht

getestet.

Die folgenden Arten sind vorwiegend in stickstoffreichen Gewässern anzutreffen und können vielleicht auch zum Teil als mässige Verschmutzungszeiger betrachtet werden: *L. gibba*, *L. minor* und *W. globosa*. In stickstoffreichen wie auch stickstoffarmen Gewässern kommen vor: *S. polyrrhiza*, *L. obscura*, *L. turionifera*, *L. paucicostata*, *L. valdiviana*, *W. brasiliensis*, *W. columbiana*. *L. Torreyi* und die 3 *Wolffiella*-Arten wurden nie in Gewässer gefunden, die mehr als 0,6 mg N/l enthielten. Sie können möglicherweise als Zeiger für unverschmutzte Gewässer angesehen werden.

4.2.7. *Phosphorgehalt*

Gemessener Gesamtbereich: PO_4-P 0,00 - 9,9 mg/l

Auch in Gewässern mit nicht mehr messbarem Phosphorgehalt treten noch Lemnaceen auf. Aehnlich wie für den Stickstoff muss allerdings berücksichtigt werden, dass der Gehalt an Phosphor im September am Ende der Vegetationsperiode wahrscheinlich sehr niedrig ist, während er anfangs des Sommers möglicherweise höher liegt. Die höchsten Konzentrationen von Phosphor wurden in Gewässern mit *L. gibba* (9,9 mg/l) und *W. globosa*, vermischt mit einzelnen Gliedern von *L. turionifera* (5,2 mg/l),beobachtet. Im allgemeinen zeigten sich aber keine grossen Unterschiede zwischen den Arten.

5. Oekologische und geographische Charakterisierung der in Nordamerika vorkommenden Arten

Aus den erhaltenen Resultaten und nach Angaben aus der Literatur soll versucht werden, die einzelnen Arten in Nordamerika (zwischen Mexiko und Alaska) ökologisch und geographisch zu charakterisieren. Wie bereits früher betont, reicht das Material nur in wenigen Fällen für eine statistisch einwandfreie Erfassung der Arten aus. Es kann deshalb hier lediglich auf die gemessene ökologische Variationsbreite und auf einige Besonderheiten

im Vorkommen hingewiesen werden.

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleiden (*Lemna polyrrhiza* L.)

Verbreitung: Ganze nördliche Halbkugel ohne arktische und subarktische Gebiete; auf der südlichen Halbkugel nur in Afrika, Indonesien und Nord-Australien.-In Nordamerika: südliches Kanada bis Mexiko.

Oekologisches Vorkommen: *S. polyrrhiza* hat eine ausserordentlich weite ökologische Amplitude, sowohl was das Klima als auch die chemische Zusammensetzung der Gewässer betrifft. Sie wächst ausser in sommerkühlen und feuchtheissen tropischen Gebieten fast überall. Auch in bezug auf Nährstoffverhältnisse ist sie innerhalb der Lemnaceen führenden Gewässer nur wenig eingeschränkt. Dies erklärt, warum sie mit fast allen Arten, ausser mit *L. gibba*, häufig zusammen auftritt. Ihr geringes gemeinsames Vorkommen mit *L. gibba* beruht einenteils auf der geographisch relativ beschränkten Verbreitung von *L. gibba* in Nordamerika, vor allem aber auf dessen Fehlen in Gewässern mit niederem oder mittleren Nährstoff-(vor allem Mg^{++}-) Gehalt. Dass *S. polyrrhiza* trotz ihrer ökologischen Vielseitigkeit nur selten allein wächst, hängt dagegen offenbar mit ihrer Wuchsform zusammen. Zwischen den grossen, meist rosettenartig zusammenhängenden Gliedern bleiben immer wieder Lücken, die besonders kleineren Lemnaceen Platz bieten.

S. punctata (G.F.W. Meyer) Thompson (*S. oligorrhiza* (Kurz) Hegelmaier)

Verbreitung: Südamerika, südliches Nordamerika, Nord- und Südafrika, Südwest- und Südostasien, Indonesien, Australien. - In Nordamerika: südöstliche Staaten der USA, Kalifornien.

Oekologisches Vorkommen: *S. punctata* verlangt,nach ihrer geographischen Verbreitung zu schliessen, subtropisch-tropisches Klima, meidet aber kontinentale Gebiete. Unsere beiden einzigen untersuchten Gewässer in denen sie vorkommt, zeigen in bezug auf pH, N und P mittlere Verhältnisse, in bezug auf Leitfähigkeit, K^{+}, Na^{+}, Ca^{++} und Mg^{++} niedere Werte. *S. punctata*

zeigt für diese beiden Vorkommen mit keiner anderen Art positive Korrelationen, tritt aber seltener als erwartet mit *L. gibba, L. minor* und *L. turionifera* zusammen auf. Teilweise sind klimatisch verschiedene Ansprüche die Ursache (warme Jahrestemperaturen); *L. gibba* wächst in Gewässern die mehr Ca^{++}- und Mg^{++}-Ionen enthalten. Zudem haben alle 4 Arten eine ähnliche Gliedform und konkurrenzieren sich deshalb sehr stark.

Lemna gibba L.

Verbreitung: Warm gemässigte Gebiete der ganzen Erde. - In Nordamerika: Mexiko, Kalifornien, westliches Arizona, westliches Nevada. Angaben aus den südöstlichen Staaten der USA (z.B. DAUBS 1965, HARRISON und BEAL 1964) beziehen sich auf *L. obscura*, jene aus mittleren und nördlichen Staaten der USA (z.B. DAUBS 1965) auf *L. turionifera*.

Oekologisches Vorkommen: *L. gibba* wächst nur in Gegenden mit milden Wintern und meidet tropisch warme Gebiete. Sie ist zudem nur in Gegenden anzutreffen, die während der Vegetationszeit geringe Niederschläge aufweisen, da offenbar in Gebieten mit viel Niederschlag die benötigten Salzkonzentrationen (vor allem Mg^{++}) in den Gewässern nicht erreicht werden (LANDOLT 1975). In bezug auf die chemische Zusammensetzung der untersuchten Gewässer, in denen sie vorkommt, hebt sie sich deutlich von allen übrigen Arten ab. Sie ist vor allem in Gewässern mit hoher Leitfähigkeit, hoher Na^{+}-, Ca^{++}-, Mg^{++}- und meist hoher Stickstoff-Konzentration anzutreffen. Besonders auffällig ist der hohe Mg^{++}-Gehalt der *L. gibba* führenden Gewässer. Als Folge der besonderen Nährstoffansprüche, die am ehesten in Gebieten mit mediterranem Klima befriedigt werden können, bestehen in bezug auf das gemeinsame Vorkommen mit anderen Arten vorwiegend negative Korrelationen (Tab. 1), so besonders zu *L. minor, L. obscura, L. paucicostata, L. trisulca, W. borealis* und *W. columbiana*. Positive Beziehungen zeigen sich in Nordamerika einzig zu *L. valdiviana* und *W. lingulata*, die beide besonders in bezug auf Mg^{++} hohe Konzentrationen ertragen können.

Lemna minor L.

Verbreitung: Eurasien, Nordamerika (in Südamerika unsicher), Afrika, Südaustralien, Neuseeland. - In Nordamerika: vor allem östliche Hälfte und längs der Westküste; fehlt weitgehend in Mexiko sowie in den Rocky Mountains, in Alaska, im nördlichen und kontinentalen Kanada.

Oekologisches Vorkommen: *L. minor* ist vorwiegend an kühl gemässigtes Klima gebunden, meidet aber Gegenden mit sehr kalten Wintern und mit geringen Niederschlägen (LANDOLT 1975). Sie dringt besonders in ozeanischen Gebieten sehr weit nach Norden vor (meist zusammen mit *L. trisulca*). Sie wächst vorwiegend in Gewässern mit geringen Konzentrationen von Na^{+}, Ca^{++} und Mg^{++}; dagegen sind die Stickstoffgehalte dieser Gewässer in der Regel eher hoch (keine Extremwerte). In Nordamerika ist *L. minor* mit folgenden Arten mehr als erwartet zusammen anzutreffen (Tab. 1): *L. trisulca*, *W. borealis* und *W. globosa*. Mit diesen Arten deckt sie sich teilweise mit ihren klimatischen Ansprüchen, mit der letzteren, die in wärmeren Gebieten vorkommt, auch in der Meidung von Gewässern mit hohen Na^{+}-, Ca^{++}- und Mg^{++}-Konzentrationen. Eine negative Korrelation liegt bezüglich des gemeinsamen Auftretens mit *L. gibba*, *L. turionifera*, *L. paucicostata*, *L. valdiviana* und *W. lingulata* vor. Neben klimatischen Gründen (andere Ansprüche als *L. obscura*, *L. paucicostata*, *W. lingulata*) ist es das Meiden von Gewässern mit hoher Salzkonzentration, das sie besonders von *L. gibba* und *L. valdiviana* unterscheidet. Bei *L. turionifera*, die auch Gebiete mit kontinentalem Klima besiedeln kann, ebenso bei *L. gibba* und *L. obscura* spielt zudem die Konkurrenz eine grosse Rolle, da alle erwähnten Arten ungefähr die gleiche Gliedform aufweisen. Dass die Art in 41 % aller untersuchten Fälle allein vorkommt, deutet darauf hin, dass sie sehr konkurrenzfähig ist und bezüglich der klimatischen Faktoren auch an Orten noch gedeihen kann, wo nur noch wenige Arten anzutreffen sind (z.B. in sommerkühlen Gebieten).

Lemna obscura (Austin) Daubs

Verbreitung: Nur in den südöstlichen Staaten der USA (selten nordwärts und wahrscheinlich nur verschleppt bis Illinois und New York, west-

wärts bis Texas). Angaben aus Kalifornien (z.B. DAUBS 1965) beziehen sich auf *L. turionifera*.

Oekologisches Vorkommen: *L. obscura* ist an warme Gegenden mit milden Wintern und relativ niederschlagsreichen Sommern gebunden. Auffallend ist die Toleranz gegen hohe Stickstoffkonzentrationen, sie wächst allerdings auch in Gewässern mit sehr wenig Stickstoff. Mit den folgenden Arten tritt sie häufiger als erwartet zusammen auf (Tab. 1): *S. polyrrhiza, W. columbiana, W. floridana, W. gladiata*. Diese 4 Arten trifft man im gesamten Klimabereich von *L. obscura* ; sie werden im allgemeinen durch die Konkurrenz anderer Arten auf Standorte mit zeitweise geringen Nährstoffkonzentrationen verdrängt, wo *L. obscura* auch noch wachsen kann. Eine negative Korrelation besteht mit *L. minor, L. turionifera* und *L. gibba*, von denen sie geographisch weitgehend getrennt ist. Da diese 3 Arten eine ähnliche Gliedform besitzen wie *L. obscura* dürften sie sich gegenseitig durch die intensive Konkurrenz fast ausschliessen.

Lemna turionifera Landolt

Verbreitung: Nordamerika und Ostasien. - In Nordamerika: über weite Gebiete von Mexiko bis Alaska verbreitet, ohne arktische Zonen; im Osten eher selten; im Süden vorwiegend in den Gebirgen.

Oekologisches Vorkommen: *L. turionifera* bewohnt vor allem Gebiete mit kontinentalem Klima und kann im Unterschied zu *L. gibba* und *L. minor* auch Gegenden mit sehr tiefen Wintertemperaturen besiedeln. Neben *L. trisulca* stösst sie in Nordamerika am weitesten nach Norden und am höchsten in die Gebirge vor (bis gegen 3000 m). Sie hat für die meisten ökologischen Faktoren eine sehr weite Toleranz. Besonders eindrücklich ist der grosse pH-Bereich, der von 3,5 - 9,5 reicht. Im allgemeinen ist in den von *L. turionifera* bewohnten Gewässern gegenüber dem Ca^{++}- ein relativ hoher Mg^{++}-Gehalt vorhanden. Im Unterschied zu der sich in dieser Hinsicht ähnlich verhaltenden *L. gibba* trifft man *L. turionifera* auch noch in Gewässern mit sehr geringen Salzkonzentrationen. Mehr als erwartet wächst die Art nur mit *S. polyrrhiza* und *L. trisulca* zusammen, mit denen sie über weite Gebiete im

nördlichen und nordwestlichen Teil von Nordamerika allein vorkommt. Eine negative Korrelation ergibt sich mit *L. minor*, *L. obscura*, *L. paucicostata* und *W. columbiana*. Bei den ersten 3 dieser Arten sind es vorwiegend Konkurrenzgründe, die die Arten sich gegenseitig ausschliessen lassen, wobei jede einen klimatischen Schwerpunkt hat. *L. paucicostata* ist zudem häufig in Gewässern anzutreffen, die austrocknen und in denen *L. turionifera* nicht überleben kann. *W. columbiana* wächst ganz im klimatischen Bereich von *L. minor* und *L. obscura* und ist deshalb selten mit *L. turionifera* zusammen anzutreffen.

Lemna paucicostata Hegelmaier (incl. *L. trinervis* (Austin) Small)

Verbreitung: Tropische und subtropische Gebiete der ganzen Erde. - In Nordamerika: Mexiko, südliche Staaten der USA.

Oekologisches Vorkommen: *L. paucicostata* ist an warme Gewässer gebunden. Sie erträgt als einzige uns bekannte Art in Nordamerika regelmässiges Austrocknen der bewohnten Gewässer, das sie im Fruchtzustand überdauert. Sie kann deshalb auch zeitweise trockene Standorte wie Reisfelder, Viehtümpel, Fischteiche usw. besiedeln. Im übrigen wächst *L. paucicostata* vorwiegend auf mittleren Standorten und meidet sehr nährstoffarme und salzreiche Gewässer. Mit keiner einzigen anderen Art kommt sie häufiger als erwartet zusammen vor (Tab. 1), mit *L. gibba*, *L. minor*, *L. turionifera*, *L. trisulca* und *W. borealis* zeigt sie dagegen negative Korrelationen. Dies hängt zum Teil damit zusammen, dass sie kühle Gebiete meidet. Daneben scheint sie gegenüber Arten mit ähnlicher Gliedform in der Konkurrenz zu unterliegen. Das Vermögen, als einzige Art in austrocknenden Gewässern zu gedeihen, äussert sich darin, dass *L. paucicostata* in 44 % der Fundorte allein wächst.

Lemna perpusilla Torrey

Verbreitung: Nur in den östlichen Staaten der USA (von Illinois und New York südwärts bis Missouri und North Carolina).

Oekologisches Vorkommen: *L. perpusilla* wurde auf unseren Exkursionen nicht angetroffen. Da die Art bis heute im sterilen Zustand kaum von *L. paucicostata* zu unterscheiden ist, konnte sie auch im gemeinsamen Vorkommen mit anderen Arten nicht berücksichtigt werden. Die Art scheint selten zu sein; wie weit sie sich ökologisch von *L. paucicostata* unterscheidet, muss noch abgeklärt werden.

Lemna valdiviana Phil., (incl. *L. minima* Phil., *L. cyclostasa* Ell. ex Thompson)

Verbreitung: Nord-, Mittel- und Südamerika, Westindien; in Westeuropa und Japan eingeschleppt. - In Nordamerika vereinzelt nordwärts bis Washington.

Oekologisches Vorkommen: Klimatisch ist *L. valdiviana* von den tropischen bis zu den gemässigten Gebieten verbreitet, meidet aber sehr winterkalte und sommerkühle Gebiete. Für die meisten gemessenen Faktoren hat die Art eine sehr weite Toleranz. Sie wächst in Gewässern mit niederen wie auch hohen Salzkonzentrationen. Da bei der Auswertung der Angaben über das gemeinsame Vorkommen von Lemnaceen *L. Torreyi* noch nicht von *L. valdiviana* unterschieden wurde, sind jene Ergebnisse nicht ohne weiteres auf die hier enger gefasste *L. valdiviana* anwendbar (Tab. 1). Sicher bleibt die positive Korrelation mit *L. gibba* und *W. globosa*, weil diese Arten nicht im Verbreitungsgebiet von *L. Torreyi* vorkommen. Mit beiden hat sie gemeinsam das Vermögen in Gewässern mit hohen Stickstoffkonzentrationen zu gedeihen, mit *L. gibba* auch das häufige Auftreten in Gewässern mit relativ hohem Mg^{++}-Gehalt. Eindeutig für *L. valdiviana* ist ebenfalls die negative Korrelation mit *L. minor*, *L. trisulca*, *W. borealis* und *W. columbiana*. Teilweise ist dies durch unterschiedliche klimatische Ansprüche, vielleicht auch durch verschiedene Toleranz gegenüber dem Mg^{++}-Gehalt bedingt.

Lemna Torreyi Austin

Verbreitung: Nord- und Südamerika. - In Nordamerika nur im Südosten.

Oekologisches Vorkommen: Klimatisch ist die Art an warme, wintermilde Gegenden mit hohen Niederschlägen während der Vegetationszeit gebunden. Im Unterschied zu *L. valdiviana* besiedelt sie fast ausschliesslich nährstoffarme Standorte. *L. Torreyi* ist konkurrenzschwach und kommt fast nie allein vor. Besonders enge Beziehungen zeigt sie zu *W. floridana* und *W. gladiata*, ebenso wächst sie häufig mit *S. polyrrhiza* und *L. obscura* zusammen.

Lemna trisulca L.

Verbreitung: Eurasien, Afrika, Nordamerika, Indonesien, Südostaustralien. - In Nordamerika: über weite Gebiete verbreitet, ohne arktische und subarktische Gebiete, im Süden nur in den Gebirgen.

Oekologisches Vorkommen: *L. trisulca* meidet vor allem warme Gewässer. Sie wächst mit den folgenden Arten mehr als erwartet zusammen: *S. polyrrhiza, L. minor, L. turionifera, W. borealis, W. columbiana*. Alle Arten überschneiden sich in ihren klimatischen Ansprüchen. Sonst ist ihnen nur gemeinsam, dass sie häufig in Gewässern mit mittleren Nährstoffkonzentrationen vorkommen. Die negative Korrelation mit *S. punctata* und *L. paucicostata* ist durch die verschiedenen klimatischen Ansprüche bedingt, jene mit *L. gibba* und *L. valdiviana* vielleicht teilweise durch das Meiden von Gewässern mit hohem Mg^{++}-Gehalt durch *L. trisulca*.

Wolffia brasiliensis Weddel (*W. punctata* Griseb. non auct. amer., *W. papulifera* Thompson)

Verbreitung: Nord-, Mittel- und Südamerika. - In Nordamerika: südliche Staaten, Mexiko (nordwärts vereinzelt bis Kansas, Illinois und Maryland).

Oekologisches Vorkommen: *W. brasiliensis* wächst nur in warmen, wintermilden Gegenden. Sie gedeiht vorwiegend in Gewässern mit geringen bis mittleren Salzkonzentrationen, aber eher hohem Stickstoffgehalt. Sie scheint konkurrenzschwach zu sein und wurde nie unvermischt mit anderen Lemnaceen

angetroffen. Sie wächst mehr als erwartet mit *S. polyrrhiza* und *W. columbiana* zusammen, beides Arten, die das Verbreitungsgebiet von *W. brasiliensis* in Nordamerika ganz umfassen und ebenfalls mehrheitlich gemischt vorkommen.

Wolffia borealis (Engelm.) stat. nov. (*W. brasiliensis* var. *borealis* Engelmann ex Hegelmaier 1968 p. 127, *W. punctata* auct. amer. non Griseb.)

Verbreitung: Nur in den nordöstlichen Staaten der USA (Michigan, Wisconsin, Illinois, Iowa, Indiana, Ohio, New York) und im anschliessenden Kanada (Ontario); isoliert in Oregon (ob ursprünglich?).

Oekologisches Vorkommen: Die Art wächst in mässig sommerwarmem, relativ wintermildem Klima. Sie ist kaum allein anzutreffen. Positive Korrelationen im Vorkommen ergeben sich zu *S. polyrrhiza, L. minor, L. trisulca* und *W. columbiana*, mit teilweise ähnlichen Ansprüchen an das Klima und an Salzkonzentrationen (vorzugsweise gering bis mittel). Weniger als erwartet gedeiht sie mit *L. paucicostata* zusammen, dies wohl vorwiegend aus klimatischen Ursachen.

Wolffia columbiana Karsten

Verbreitung: Nord-, Mittel- und Südamerika. - In Nordamerika nordwärts bis Nebraska, Wisconsin und Ontario; westlich der Rocky Mountains nur isoliert in Südkalifornien und Oregon.

Oekologisches Vorkommen: *W. columbiana* wächst vorzugsweise in wärmeren Gebieten mit wenig kalten Wintern. Sie bevorzugt Gewässer mit geringen bis mittleren Nährstoffverhältnissen und wächst wie alle *Wolffia*-Arten in Nordamerika sehr selten allein, sie kann sich dank ihres kleinen, teilweise submersen Wuchses oft anderen Lemnaceen beimischen. Entsprechend trifft man sie mit vielen Arten mehr als erwartet zusammen an: *S. polyrrhiza, L. obscura, L. trisulca, W. borealis, W. brasiliensis, W. gladiata*. Mit

L. turionifera und *L. valdiviana* zeigt sie negative Korrelationen. Für die erste Art scheinen vorwiegend klimatische Ursachen vorzuliegen, für die zweite Art ist möglicherweise das Meiden von Gewässern mit hohem Mg^{++}-Gehalt verantwortlich.

Wolffia globosa (Roxb.) den Hartog & van der Plas (*W. cylindracea* auct. non Hegelm.)

Verbreitung: Ostasien, Indonesien, Hawaii, Kalifornien. - In Nordamerika: nur in Kalifornien.

Oekologisches Vorkommen: Die Art gedeiht nur in warmen, wintermilden Gegenden. Sie wächst offenbar in Gewässern mit relativ geringen Nährsalzkonzentrationen, aber hohem Stickstoff- und Phosphorgehalt. Man trifft sie kaum je allein, sie kann sich wegen ihrer Kleinheit anderen Arten beimischen. In Kalifornien wächst sie vorwiegend am Fusse der Sierra Nevada, wo die von ihr besiedelten Gewässer das ganze Jahr mit Wasser aus den Bergen versorgt werden und deshalb nie hohe Leitfähigkeiten aufweisen. (LANDOLT 1957, wo die Art fälschlicherweise als *W. punctata* bezeichnet wird, und unveröffentlicht). Mit *L. minor* und *L. valdiviana* gedeiht sie mehr als erwartet zusammen. Beide Arten vermögen wie *W. globosa* geringe Salzkonzentrationen auszunützen und stellen eher höhere Ansprüche an den Stickstoffgehalt der Gewässer.

Wolffiella floridana (J.D. Smith) Thompson

Verbreitung: Oestliche Staaten der USA (nordwärts bis Illinois, Ohio und Massachusetts; isoliert im südlichen Washington).

Oekologisches Vorkommen: *W. floridana* wächst in mässig warmen, wintermilden Gegenden mit relativ hohen Sommerniederschlägen. Die beiden untersuchten Gewässer mit *W. floridana* sind nährstoffarm. Wie alle *Wolfiella*-Arten in Nordamerika wächst sie selten allein, da sie wegen ihrer submersen Lebensweise leicht überwachsen werden kann. Sie kommt häufiger als erwartet zusammen mit *S. polyrrhiza* und *W. gladiata* vor, wobei auch *W. gladiata* vor allem in nährstoffarmen Gewässern anzutreffen ist. Das stimmt mit eigenen

Kulturversuchen überein, wo *W. floridana* in 1/3 und 1/5 verdünnten Nährlösungen nach Hutner nicht gedeihen kann, dagegen sehr gut noch in 1/50 verdünnter Lösung, ähnlich wie *W. gladiata*, aber im Gegensatz zu vielen anderen Arten, die bei der konzentrierten Lösung gut, bei der stark verdünnten schlecht wachsen.

Wolffiella gladiata Hegelm.

Verbreitung: Nord- und Mittelamerika. - In Nordamerika: Mexiko, Texas, Louisiana und Florida.

Oekologisches Vorkommen: *W. gladiata* gedeiht in warmen, wintermilden Gebieten (wärmer als *W. floridana*). Sie wächst ähnlich wie *W. floridana* vorwiegend in Gewässern mit geringen Nährstoffkonzentrationen. Man trifft sie sehr selten allein an (ähnlich wie *W. floridana*). Mehr als erwartet kommt sie mit *S. polyrrhiza, L. obscura, L. Torreyi, W. columbiana* und *W. floridana* zusammen vor, alles Arten, die oft in Gewässern mit geringen Salzkonzentrationen wachsen.

Wolffiella lingulata Hegelm.

Verbreitung: Nord-, Mittel- und Südamerika. - In Nordamerika: Mexiko, Kalifornien und Louisiana.

Oekologisches Vorkommen: *W. lingulata* ist auf warme, wintermilde Gewässer beschränkt. Sie meidet im untersuchten Gebiet im Gegensatz zu den anderen beiden Wolffiellen Gewässer mit sehr niederer Leitfähigkeit, kommt aber auch in sehr hohen Salzkonzentrationen nicht vor. Die Gewässer aller 3 *Wolffiella*-Arten zeichnen sich durch einen sehr niederen Stickstoff- und Phosphor-Gehalt aus. Häufiger als erwartet wächst *W. lingulata* mit *S. polyrrhiza, L. gibba* und *L. valdiviana* zusammen. Mit allen 3 Arten hat sie die Fähigkeit gemeinsam, in relativ Mg^{++}-reichen Gewässern zu gedeihen. Mit *L. minor* zeigt sie eine negative Korrelation (Tab. 1), die teils klimatisch bedingt ist (*L. minor* wächst eher in kühleren Gewässern), teils dadurch, dass *L. minor* Gewässer mit relativ hohem Mg^{++}-Gehalt meidet.

6. Diskussion

Die kurze Dauer der Reise anlässlich der die hier untersuchten Proben gesammelt wurden, sowie deren geringe Zahl beschränken die Aussagekraft der Ergebnisse wie folgt:

1. Die einmalige Probeentnahme (Mitte August bis Mitte September) erlaubt nur eine Interpretation der momentan herrschenden Verhältnisse. Diese ändern aber, wie aus früheren Untersuchungen ersichtlich ist, meistens im Laufe des Jahres (LANDOLT 1957). Die Konzentration vieler Ionen (z.B. Ca^{++}, Mg^{++}, Na^{+}, Cl^{-}, SU_4^{--}) dürfte am Ende des Sommers am grössten sein, da dann die Verdunstung am grössten ist. Besonders in Kalifornien, wo auch die Sommerniederschläge äusserst gering sind, trifft dies zu (vgl. LANDOLT 1957); auch der pH-Wert ist dann am höchsten. Für den Phosphor- und Stickstoffgehalt dürften die Verhältnisse allerdings anders liegen, da diese Stoffe von den Pflanzen während der Vegetationszeit in grösseren Mengen gebraucht und von den Gewässern meist nur in geringen Mengen nachgeliefert werden. Dadurch werden Konzentrationserhöhungen durch Verdunstung von den Pflanzen selbst verhindert.

2. Für eine statistische Auswertung ist die Anzahl der Proben (60 mit 16 Arten) sehr gering. In Proben von *L. trisulca* wurde nur das pH gemessen. Weitere 3 Arten (*S. punctata, W. globosa, W. floridana*) wurden nur je zweimal gefunden. Ferner sind wohl auch zu wenig Gewässer, die keine Lemnaceen enthielten, in die Untersuchungen einbezogen worden, um die für eine Begrenzung des Lemnaceenwachstums entscheidenden Faktoren aufzufinden. Oft werden Teiche mit Herbiziden behandelt, was an Ort und Stelle nicht immer erkennbar ist. Ein Fehlen von Lemnaceen muss deshalb nicht unbedingt an zu hohen oder zu geringen Konzentrationen von bestimmten Nährstoffen liegen.

Obwohl die vorliegenden Ergebnisse lediglich Hinweise auf die Ursache für das Verbreitungsmuster der Lemnaceen geben und durch weitere Felduntersuchungen und Kulturversuche ergänzt werden müssen, zeigen sie doch

klar, dass die Verteilung der einzelnen Arten in verschiedenen Gewässern in Nordamerika mit den unterschiedlichen Standortsfaktoren zusammenhängt.

Die Verbreitung der einzelnen Arten ist einesteils durch das Klima bedingt: Es gibt Arten, die sehr warme Wassertemperaturen meiden (z.B. *L. trisulca, L. minor*), andere, die in kühleren Gewässern nicht mehr wachsen können (z.B. *L. paucicostata*). Für viele Arten sind kalte Temperaturen kritisch, sie können deshalb nur in wintermilden Gegenden überwintern (z.B. *W. gladiata, W. lingulata*), andere können selbst die kältesten Temperaturen aushalten (z.B. *L. turionifera, S. polyrrhiza*). Dieser klimatischen Verteilung überlagert sich das durch verschiedene Nährstoffansprüche und Toleranzen gegenüber hohen Ionen-Konzentrationen bedingte Muster. Stickstoff und Magnesium erscheinen nach den vorliegenden Untersuchungen als die wichtigsten Differenzierungsfaktoren. Einenteils bestehen unterschiedliche Toleranzen gegenüber hohen Konzentrationen. In Kulturversuchen konnte beobachtet werden, dass verschiedene Arten verschieden hohe Nährstoffkonzentrationen ertragen. So stirbt etwa *W. floridana* in 1/5 verdünnten Nährstofflösungen nach Hutner ab, während *L. gibba, L. minor* und viele andere Arten noch bei höheren Konzentrationen wachsen können. Anderseits sind nicht alle Arten in gleichem Masse fähig, Nährstoffe in geringen Konzentrationen noch erfolgreich auszunützen. *L. gibba* ist eine Art, die in Lösungen mit geringen Konzentrationen nicht mehr gedeihen kann. Sie ist deshalb in nährstoffarmen Gewässern nicht anzutreffen. Im Laufe des Jahres kann ein Gewässer seinen Nährstoffgehalt ändern, und entsprechend wird sich auch die Häufigkeit der Lemnaceen-Arten unterscheiden. Besonders *Wolffia*- und *Wolffiella*-Arten wachsen noch bei sehr geringen Konzentrationen und können dadurch zeitlich und örtlich eine ökologische Nische ausnützen, die ihnen die rasch wachsenden und konkurrenzkräftigen anderen Lemnaceen nicht streitig zu machen vermögen. Offenbar sind Toleranz und Ansprüche gegenüber Stickstoff und gegenüber Magnesium bei den verschiedenen Arten nicht gleichgerichtet, so dass sich hier noch mehr Differenzierungsmöglichkeiten ergeben. In Gewässern mit mittleren Verhältnissen, die für alle Lemnaceen günstig wären, entscheidet weitgehend die Konkurrenz über das Vorkommen. Die Konkurrenzkraft ist offenbar besonders stark bei den raschwachsenden Arten mit einer *L. minor*-ähnlichen Gliedform (*L. minor, L. obscura, L. turionifera, L. gibba, L. paucicostata, S. punctata*). Sie kann zum Verdrängen der einen Art genügen. So

schliessen sich etwa *L. gibba* und *L. obscura* geographisch gegenseitig aus, obwohl im gemeinsamen Verbreitungsgebiet beider Arten sicher Gewässer vorhanden sind, die für die fehlende Art gute Wachstumsmöglichkeiten bieten würden. In Kalifornien mit den magnesiumreichen Gewässern hat eindeutig *L. gibba* die besseren Lebensmöglichkeiten, in Louisiana mit den geringen mittleren Konzentrationen in den Gewässern dagegen *L. obscura*, die im übrigen auch ähnlich bauchige Glieder ausbilden kann wie *L. gibba*. Offenbar ist die Konkurrenzkraft der jeweils fehlenden Art zu gering, um sich genügend zu vermehren und über längere Zeit zu halten.

Unsere Untersuchungen zeigen, dass die Verbreitung einer Mehrzahl der Arten oft durch eine oder mehrere von drei gleichzeitig wirkenden Hauptursachen erklärt werden kann. Diese sind das Klima, die Wasserqualität und die Konkurrenz. Wie bereits an verschiedenen Stellen angedeutet, beeinflussen sich diese Faktoren aber gegenseitig: Hohe Salzkonzentrationen sind z.B. oft eine Folge erhöhter Evaporation in heissen, trockenen Sommern. Sodann hängt die Konkurrenzkraft einer Art weitgehend davon ab, ob sie unter für ihr Gedeihen optimalen Standortsverhältnissen wächst oder nicht. Den vielseitigen Beziehungen zwischen Standortsfaktoren und Konkurrenz wird deshalb in zukünftigen, längerfristigen Untersuchungen besondere Beachtung beizumessen sein.

Zusammenfassung

Im August und September 1973 wurden in den südwestlichen Staaten der USA über 60 Gewässerproben gesammelt, von denen die meisten Lemnaceen enthielten. Die folgenden Faktoren sind gemessen worden: pH, elektrische Leitfähigkeit, Na^{+}-, K^{+}-, Ca^{++}-, Mg^{++}-, NO_3-N-, NH_4-N-und PO_4-P-Konzentrationen. Die auf diese Weise erfassten Standorte wurden mit Hilfe einer Komponentenanalyse verglichen und durch schrittweise Diskriminanzanalysen zum Vorkommen der einzelnen Lemnaceen-Arten (insgesamt 15) in Beziehung gesetzt (Abb. 3 und 4). Daneben konnte aus insgesamt 324 Sammelproben von Lemnaceen das gemeinsame Vorkommen der Arten untersucht werden. Die Resultate dieser Analysen führen zu folgenden Schlüssen:

1. Neben dem Klima erscheinen in erster Linie die folgenden Eigenschaften der Gewässer für das unterschiedliche Auftreten von Lemnaceen wichtig:

   - Stickstoffgehalt (vor allem NO_3-N)
   - Magnesiumgehalt

2. Nach dem N-Gehalt der besiedelten Gewässer können wir Artengruppen mit folgenden Vorkommen unterscheiden:

   - vorwiegend in Gewässern mit hohem N-Gehalt: *L. gibba, L. minor, W. globosa*
   - in Gewässern mit geringem bis hohem N-Gehalt: *L. obscura*
   - vorwiegend in Gewässern mit geringem bis mittlerem N-Gehalt: *S. polyrrhiza, S. punctata, L. turionifera, L. paucicostata, L. valdiviana, W. brasiliensis, W. columbiana*
   - vorwiegend in Gewässern mit geringem N-Gehalt: *L. Torreyi, W. floridana, W. gladiata, W. lingulata*

3. Der Mg^{++}-Gehalt der besiedelten Gewässer erlaubt folgende Gruppierung:

   - vorwiegend in Gewässern mit hohem Mg^{++}-Gehalt: *L. gibba*
   - in Gewässern mit geringem bis hohem Mg^{++}-Gehalt: *L. valdiviana*
   - vorwiegend in Gewässern mit mittlerem Mg^{++}-Gehalt: *L. turionifera, W. lingulata*
   - vorwiegend in Gewässern mit geringem bis mittleren Mg^{++}-Gehalt: *S. polyrrhiza, L. minor, L. obscura, W. brasiliensis, W. columbiana*
   - vorwiegend in Gewässern mit geringem Mg^{++}-Gehalt: *S. punctata, L. paucicostata, L. Torreyi, W. globosa, W. floridana, W. gladiata*

4. Nach der Häufigkeit gemeinsamen Vorkommens kann man folgende Gruppen unterscheiden (Abb. 2):

   - *L. gibba, L. valdiviana, W. lingulata*
   - *L. trisulca, L. minor, W. borealis, W. columbiana, S. polyrrhiza*
   - *S. polyrrhiza, W. brasiliensis, W. columbiana*
   - *S. polyrrhiza, L. Torreyi, L. obscura, W. columbiana, W. floridana, W. gladiata*
   - *W. globosa, L. valdiviana*
   - *L. turionifera, L. trisulca*
   - *L. paucicostata*

   Diese Gruppierung kann teils klimatisch und teils mit den Mg^{++}- und N-Gehalten der besiedelten Gewässer erklärt werden.

5. Eine sehr grosse Rolle bei der Verteilung der Lemnaceen spielt die Konkurrenz. Besonders Arten mit gleichartigen Gliedern (z.B. *L. gibba, L. minor, L. obscura, L. turionifera, L. paucicostata, S. punctata*) treten in so starke Konkurrenz zueinander, dass sie sich teilweise ausschliessen können.

Abschliessend wird die Bedeutung des gleichzeitigen Zusammenwirkens der für die Verbreitung der Arten wichtigen Faktoren diskutiert.

Summary

Over 60 water samples were collected in the south western states of the USA from August to September 1973. Most waters investigated contained *Lemnaceae* species. The following factors have been measured: pH, electric conductivity, Na^{+}-, K^{+}-, Ca^{++}-, Mg^{++}-, NO_3-N-, NH_4-N- and PO_4-P-concentrations. The comparison of the resulting sites was performed using a principal component analysis. The relationship of their singularity to their *Lemna* species content was then tested by a stepwise discriminant analysis. Additionally, 324 samples of *Lemna* plants were investigated for the common appearance of the species. The results of these analyses lead to the following conclusions:

1. Beside the climate, the following properties of the water appear to be relevant in explaining the differencies in the distribution of the *Lemna* species:
   - nitrogen content (mainly NO_3-N)
   - magnesium content
2. Based on the nitrogen content of the water populated by the plants, the following groups of species may be distinguished:
   - mainly in water with high N content: *L. gibba, L. minor, W. globosa*
   - in the water with low to high N content: *L. obscura*
   - mainly in water with low or medium N content: *S. polyrrhiza, S. punctata, L. turionifera, L. paucicostata, L. valdiviana, W. brasiliensis, W. columbiana*
   - mainly in water with low N content: *L. Torreyi, W. floridana, W. gladiata, W. lingulata*
3. The Mg^{++} content of the populated waters indicates the following groups:
   - mainly in waters with high Mg^{++} content: *L. gibba*
   - mainly in waters with low to high Mg^{++} content: *L. valdiviana*
   - mainly in waters with medium Mg^{++} content: *L. turionifera, L. lingulata*
   - mainly in waters with low to medium Mg^{++} content: *S. polyrrhiza, L. minor, L. obscura, W. brasiliensis, W. columbiana*
   - mainly in waters with low Mg^{++} content: *S. punctata, L. paucicostata, L. Torreyi, W. globosa, W. floridana, W. gladiata*
4. According to the joined appearance, the species of the groups are as follows:
   - *L. gibba, L. valdiviana, W. lingulata*
   - *L. trisulca, L. minor, W. borealis, W. columbiana, S. polyrrhiza*
   - *S. polyrrhiza, W. brasiliensis, W. columbiana*

- *S. polyrrhiza, L. Torreyi, L. obscura, W. columbiana, W. floridana, W. gladiata*
- *W. globosa, L.valdiviana*
- *L. turionifera, L. trisulca*
- *L. paucicostata*

These groups may be explained partially by climatical factors, partially by the Mg^{++} and N contents of the populated waters.

5. Competition has great importance in explaining the distribution of the *Lemnaceae*.Especially species with equal shape (e.g. *L. gibba, L. obscura, L. turionifera, L. paucicostata, S. punctata*) may exclude each other due to their competitional interaction.

The relevance of the simultaneous cooperation of the factors pertaining to the distribution of the species is discussed finally.

Literatur

DAUBS, E.H., 1965: A monograph of *Lemnaceae*. Ill. Biol. Monogr. *34*, 118 S.

DE LANGE, L., 1972: An ecological study of ditch vegetation in the Netherlands. Thesis, University of Amsterdam, Amsterdam, 112 S.

-- und SEGAL, S., 1968: Over het onderscheid en de oecologie van *Lemna minor* en *Lemna gibba*. Gorteria *4*, 5 - 12.

HALLER, W. T., SUTTON, D. L. und BARLOWE, W. C., 1974: Effects of salinity on growth of several aquatic macrophytes. Ecology *55*, 891 - 894.

HARRISON, E. D. und BEAL, E. O., 1964: The *Lemnaceae* (duckweeds) of North Carolina. J. Elisha Mitchel Sci. Soc. *80*, 12 - 18.

HEGELMAIER, F., 1868. Die Lemnaceen. Eine monographische Untersuchung. Engelmann, Leipzig, 169 S.

HICKS, L. E., 1932: Ranges of pH tolerance of the *Lemnaceae*. Ohio J. Sci. *32*, 237 - 244.

LANDOLT, E., 1957: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. *67*, 271 - 410.

-- 1975: Morphological differentiation and geographical distribution of the *Lemna gibba-Lemna minor* group. Aquatic Botany *1*, 345 - 363.

LUTHER, H., 1951: Die Verbreitung höherer Wasserpflanzen im brackischen Wasser Finnlands. Acta Bot. Fenn. *50*, 180 - 187.

MC LAY, C. L., 1976: The effect of pH on the population growth of three species of duckweed: *Spirodela oligorrhiza, Lemna minor* and *Wolffia arrhiza*. Freshwater Biol. *6*, 125 - 136.

MüLLER-DOMBOIS, D. und ELLENBERG, H., 1974: Aims and methods of vegetation ecology. J. Wiley & Sons, New York, 547 S.

ORLOCI, L., 1973: Ordination by resemblance matrices. In: Wittaker R. H. (ed.), Handbook of vegetation science, *5*, 249 - 286.

SNEATH, P.H.A. und SOKAL, R. R., 1973: Numerical taxonomy. Freeman, San Francisco, 573 S.

STRAUSS, R., 1976: The effects of the different alkali salts on growth and mineral nutrition of *Lemna minor* L. Int. Rev. Ges. Hydrobiol. *61*, 673 - 676.

Adresse der Autoren: Prof. Dr. E. Landolt
Dr. O. Wildi

Geobotanisches Institut ETH
Stiftung Rübel
Zürichbergstr. 38

CH-8044 Zürich