

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 67 (1957)

Artikel: Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen
Autor: Landolt, Elias
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-47100>

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: 28.12.2025

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

Physiologische und ökologische Untersuchungen an Lemnaceen

Von *Elias Landolt*

(Institut für spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule
in Zürich
Carnegie Institution of Washington, Stanford, California)

Eingegangen am 15. Juni 1957

Inhalt	Seite
I. Einleitung	272
A. Problem	272
B. Material	273
C. Messungen	283
D. Kulturbedingungen	291
II. Allgemeine physiologische Untersuchungen	296
A. Allgemeines über das Wachstum	296
B. Der Einfluß des Substrates	298
C. Der Einfluß des Lichtes	304
D. Der Einfluß der Temperatur	308
E. Heterotrophes Wachstum	313
F. Blühen	316
G. Turionenbildung	317
III. Vergleichende physiologische Untersuchungen	318
A. Wachstum bei verschiedenen Konzentrationen der Nährlösung	318
B. Wachstum bei verschiedenen Lichtintensitäten	320
C. Wachstum bei verschiedenen Temperaturen	325
D. Heterotrophes Wachstum	345
E. Blühen	347
IV. Ökologische Untersuchungen	350
A. Geographische Verbreitung der Lemnaceen in Kalifornien	350
B. Ökologische Feldbeobachtungen in Kalifornien	361
C. Überwinterungsversuch in Zürich	372
V. Vergleich der physiologischen und ökologischen Ergebnisse	375
A. Charakterisierung der einzelnen Arten und Rassen	375
B. Ausbreitung und Vermehrung der Lemnaceen	387
C. Rassen- und Artbildung bei Lemnaceen	396
Verdankungen	401
Zusammenfassung	402
Summary	405
Literaturverzeichnis	407
	271

I. Einleitung

A. Problem

Durch zahlreiche Arbeiten, zum Beispiel *Turesson* (1922), *Clausen*, *Keck* und *Hiesey* (1948; in dieser Arbeit ist auch auf frühere Literatur verwiesen), ist bekannt geworden, daß weit verbreitete Arten eine Reihe von Biotypen ausbilden. Biotypen sind eine erste Stufe in der Differenzierung von neuen Arten. Die Untersuchung solcher Biotypen (besonders wenn diese sich ökologisch unterscheiden) ist deshalb eine wichtige Voraussetzung für das Verständnis von Artbildungsvorgängen. Uns bekannte Studien über Biotypen befassen sich meist mit deren morphologischer Charakterisierung und ökologischen Ansprüchen. In experimentellen Untersuchungen werden die einzelnen Typen unter verschiedene klimatische oder edaphische Umweltsbedingungen gestellt. Anhand von Messungen morphologischer Merkmale (z. B. Größe, Stengelzahl, Behaarung) und Angaben über die Vitalität, das Wachstum und den Blühbeginn der einzelnen Typen können große Unterschiede festgestellt und die Eignung der betreffenden Pflanze für einen Standort geprüft werden. Über die isolierte Wirkung einzelner Faktoren auf ökologische Rassen wissen wir allerdings noch nicht viel. Um die Bildung von ökologischen Rassen zu verstehen, muß man aber die Reaktion auf die Einwirkung eines Faktorenkomplexes in die einzelnen Teile zerlegen können. Für derartige Untersuchungen bei Blütenpflanzen braucht man ausgedehnte und gut eingerichtete Laboratorien, um alle oder wenigstens den größten Teil der Außenfaktoren unter Kontrolle zu bringen. *Hiesey* (1953 *a* und *b*) konnte bei *Poa* und *Achillea* zeigen, daß verschiedene ökologische Rassen sich unter bestimmten Temperatur- und Lichtbedingungen im Wachstum und in der Blühwilligkeit verschieden verhalten. Es stellte sich heraus, daß die verschiedenen Reaktionen zum Teil mit dem Klima des ursprünglichen Standortes in Beziehung standen.

Die vorliegende Arbeit wurde unternommen, um zu prüfen, ob dies auch bei andern Pflanzen verschiedener Herkunft der Fall ist. Ziel der Arbeit war also, festzustellen, ob und in welchem Maße innerhalb einer Art physiologische Rassen gebildet werden und wie weit die physiologischen Eigenschaften mit den Klimafaktoren des ursprünglichen Standortes in Beziehung stehen.

Zur Untersuchung wurde die Familie der Lemnaceen gewählt, die folgende Vorteile bietet:

1. Die einzelnen Arten der Lemnaceen haben eine große, zum Teil weltweite Verbreitung und wachsen in fast allen klimatischen Zonen der Erde (sie fehlen nur in den arktischen Gebieten). Es

besteht somit die Möglichkeit einer weitgehenden Differenzierung der einzelnen Arten in klimatische Rassen.

2. Die Lemnaceen bilden Klone. Für die Untersuchungen unter den verschiedenen Bedingungen können deshalb Pflanzen mit dem gleichen Erbgut verwendet werden.
3. Die Lemnaceen können auf kleinstem Raume (in Erlenmeyerkolben und Reagenzröhrchen) und mikroorganismenfrei kultiviert werden. Das erspart große und umständliche Einrichtungen. Das Nährsubstrat kann kontrolliert und fremde biologische Einflüsse können ausgeschaltet werden.

Einige Nachteile dürfen nicht übersehen werden:

1. Die morphologische Differenzierung ist bei derart reduzierten Formen sehr gering. Allfällige biologische Rassen können deshalb kaum an morphologischen Merkmalen erkannt werden.
2. In den ökologischen Ansprüchen sind Lemnaceen sehr spezialisiert (Wasserpflanzen, die nur an der Wasseroberfläche leben). Nur wenige andere Blütenpflanzen leben ähnlich. Es ist deshalb fraglich, ob die Untersuchungsergebnisse auch auf andere Pflanzen angewendet werden können.
3. Die Lemnaceen vermehren sich fast nur vegetativ. Ein Vergleich mit sexuellen Pflanzen ist deshalb nur mit Vorsicht möglich.

In die vorliegende Arbeit sind alle mir zugänglichen Lemnaceenarten einbezogen worden. Die Arbeit gliedert sich in vier Teile: Im allgemeinen physiologischen Teil werden die bis heute bekannten physiologischen Eigenschaften der Lemnaceen dargestellt; im vergleichenden physiologischen Teil wird das Verhalten der verschiedenen Stämme und Arten miteinander verglichen; im ökologischen Teil werden der Standort und das ökologische Verhalten von kalifornischen Lemnaceen näher analysiert; der letzte Teil faßt die Ergebnisse zusammen und vergleicht die ökologischen und physiologischen Beobachtungen.

B. Material

1. Allgemeine Charakterisierung der Lemnaceen

Die Familie der Lemnaceen ist eine isoliert stehende Gruppe der Monokotyledonen, deren systematische Stellung nicht ganz klar ist. Die meisten Autoren stellen sie zu den Spadicifloren, in die Nähe der Araceen (in neuester Zeit z. B. Brooks, 1940, und Maheshwari, 1956); es gibt aber Autoren, die sie in die *Helobiae* einreihen (z. B. Lawalrée, 1945). Im Rahmen dieser Arbeit darauf näher einzutreten würde zu weit führen. Tatsache ist, daß die Arten dieser Familie extrem reduziert sind, sowohl was die vegetativen als auch was die

sexuellen Organe betrifft. Die Gattung *Wolffia* umfaßt die kleinsten und am einfachsten organisierten Arten aller Blütenpflanzen. Im extremen Fall besteht eine *Wolffia* nur aus einem wenig differenzierten Zellhaufen von der Größe eines halben Millimeters oder weniger. Die selten auftretenden sexuellen Organe bestehen hier für jedes Glied nur aus einem Gynaeceum mit einer Samenanlage und einer einzigen nur zweifächerigen Anthere. Ob diese Organe zusammen als eine Blüte oder als ein zweiblütiger Blütenstand anzusehen sind, ist nicht entschieden. Sogar die bedeutend weniger reduzierte *Lemna* wurde bis zur Entdeckung der Blüten durch Vallisneri im Jahre 1710 oft als ein erstes Stadium in der Entwicklung der Brunnenkresse (*Nasturtium officinale* R. Br.) angesehen (nach Marie-Victorin, 1931).

Lemnaceen blühen im allgemeinen nicht häufig. Noch viel seltener werden Früchte ausgebildet. Regelmäßig Früchte tragen nur *Lemna gibba* und *L. perpusilla* und auch nur an bestimmten Orten. Die Lemnaceen vermehren sich meistens asexuell durch Sprossung, indem jedes Glied eine Anzahl Tochterglieder bildet (Abbildung 2). Das blattartige Glied einer Lemnacee, das als Blatt (Goebel, 1921), als Sproß (Engelmaier, 1868) oder als zusammengesetzt aus Blatt und Sproß (Engler, 1889; Arber, 1919, u. a. m.) gedeutet werden kann, bildet die neuen Glieder (F_1) am hinteren Ende, je nach Gattung entweder abwechselungsweise rechts und links (*Spirodela*, *Lemna*) oder mehr oder weniger in der Mitte (*Wolffia*, *Wolffiella*). Diese Glieder bilden ihrerseits bald nach dem Erscheinen neue Tochterglieder (F_2) auf die gleiche Weise. So entstehen ganze Gruppen von 2 bis 50 Gliedern, die sich, wenn sie eine bestimmte Größe erreicht haben, in kleinere Gruppen auflösen. Auf diese Art können die Lemnaceen unter günstigen Umständen innert kurzer Zeit kleinere Gewässer (Gräben, Kanäle, Teiche, Tümpel usw.) mit einer grünen Schicht überdecken. Die Glieder liegen dabei oft in mehreren Lagen übereinander.

Die Gattungen werden am einfachsten nach der Anzahl der vorhandenen Wurzeln unterschieden:

mehrere Wurzeln pro Glied	<i>Spirodela</i> (Abbildung 1)
eine Wurzel pro Glied	<i>Lemna</i> (Abbildung 2)
keine Wurzeln: Glieder dünn und flach . .	<i>Wolffiella</i> (Abbildung 3)
Glieder dick und rundlich	<i>Wolffia</i> (Abbildung 4)

Von den 25 bis 30 Arten der Familie, von denen Amerika die größte Zahl (zirka 15 bis 20) beherbergt, kultivierte ich 13.

2. Übersicht über die verwendeten Stämme

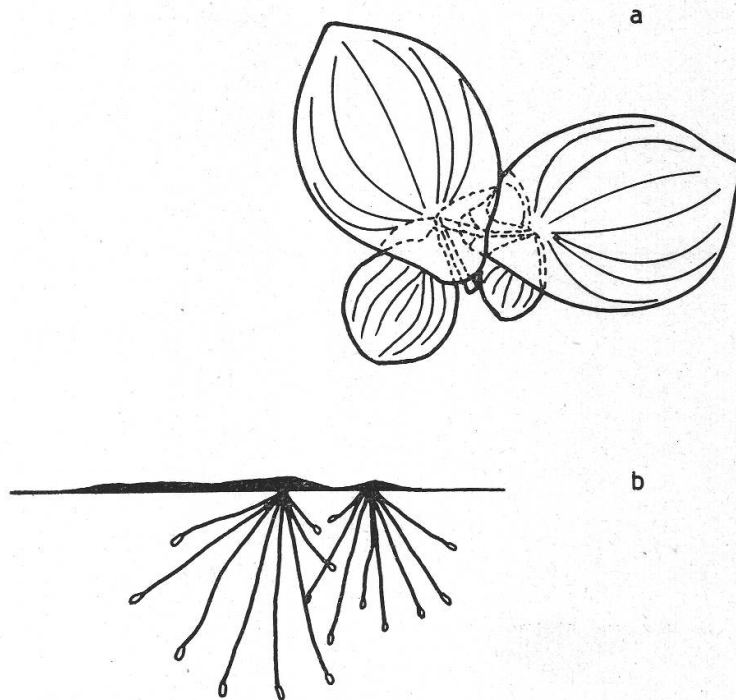
Im folgenden werden die untersuchten Artengruppen aufgezählt. Morphologische Angaben sind im Kapitel V, A, zu finden. Für eine aus-

Spirodela

Abbildung 1

Spirodela (*Sp. polyrrhiza*)

- a) Ansicht von oben;
b) Ansicht von der Seite; Glieder auf der Wasseroberfläche schwimmend
(Vergr. 5mal)



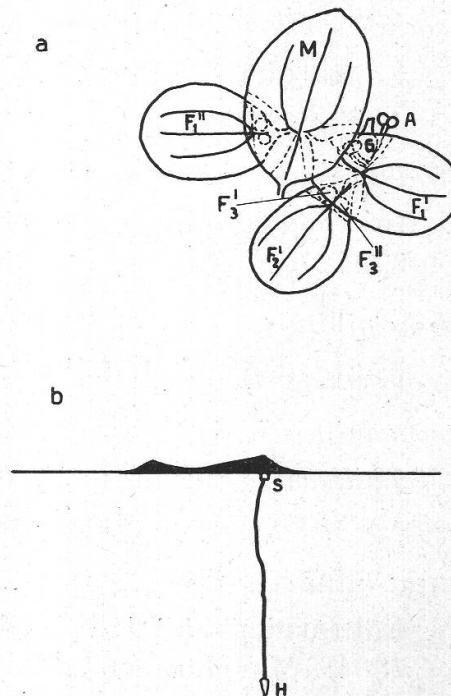
Lemna

Abbildung 2

Lemna (*L. minor* I)

- a) Ansicht von oben;
b) Ansicht von der Seite; Glieder auf der Wasseroberfläche schwimmend

M = Mutterglied
F₁' und F₁'' = 1. und 2. Tochterglied von M
F₂' = 1. Tochterglied von F₁'
F₃' und F₃'' = 1. und 2. Tochterglied von F₂'
G = Gynaeceum
A = Anthere
S = Wurzelscheide
H = Wurzelhaube
(Vergr. 5mal)



Wolffiella

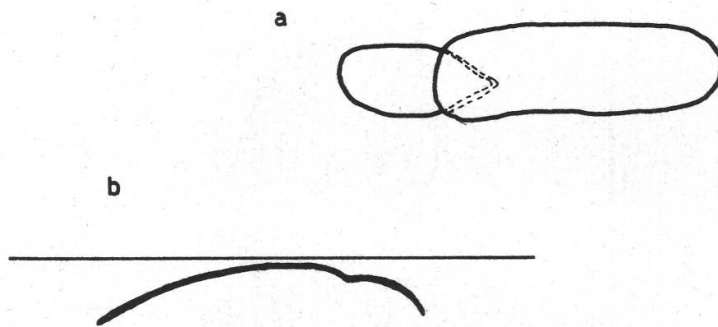


Abbildung 3
Wolffiella (*W. lingulata*)
a) Ansicht von oben;
b) Ansicht von der Seite;
Glieder unter der Wasseroberfläche schwimmend
(Vergr. 5mal)

Wolffia

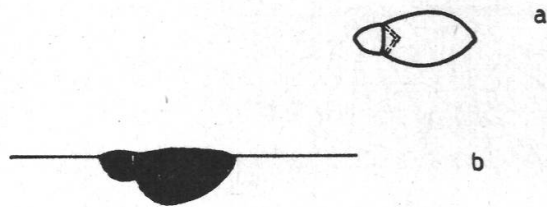


Abbildung 4
Wolffia (*Wolffia punctata*)
a) Ansicht von oben; b) Ansicht von der Seite;
Glieder an der Wasseroberfläche schwimmend (Vergr. 10mal)

fürliche morphologische Charakterisierung der einzelnen Arten muß auf die Literatur verwiesen werden (z. B. Hegelmair, 1868; Thompson, 1898; Ludwig, 1934). Unter den Artnamen sind die Herkunftsländer und die Nummern der Stämme angeführt.

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleiden

Kalifornien: 6592, 6593, 6613; Oregon: 6731; Louisiana: 7003; New Jersey: 6581; Schweiz: 6627, 6628; Italien: 7010

Spirodela oligorrhiza (Kurz) Hglm.

In Amerika eingeschleppte Stämme unbekannter Herkunft: 6631, 6725

Lemna gibba L.

Kalifornien: 6566, 6583, 6585, 6729, 6745, 6751; Italien: 6861, 7007

Lemna minor L. I

Kalifornien: 6601, 6619, 6627; Oregon: 6734; Washington: 6736, Montana: 6573; Manitoba: 6853

Lemna minor L. II

Kalifornien: 6591; Washington: 6568, 6569, 6570; Louisiana: 7004; Maryland: 6728; New Jersey: 6580; Pennsylvania: 6742, 6852; Dänemark: 6579; Schweiz: 6578, 6625, 7011; Italien 7008

Lemna perpusilla Torr. (inkl. *L. paucicostata* Hgln.)

Kalifornien: 6609, 6612, 6746, 6748; Texas: 7001; South Carolina: 7006

Lemna cyclostasa (Ell.) Chev. (inkl. *L. minima* Phil.)

Kalifornien: 6584, 6589, 6597, 6599, 6600, 6711, 6726, 6744, 6747; Washington: 6737; Nebraska: 6752; Louisiana: 7002; Florida: 7005; Guatemala: 6717

Lemna trisulca L.

Kalifornien: 6601; Nebraska: 6722; Westdeutschland: 7013; Schweiz: 6624

Wolffia arrhiza (L.) Hgln.

Niederlande: 6862; Westdeutschland: 7014

Wolffia columbiana Karst.

Nebraska: 6722

Wolffia punctata Grisebach

Kalifornien: 6592, 6724

Wolffiella floridana (J. D. Smith) Thompson

Texas: 7000

Wolffiella lingulata Hgln.

Kalifornien: 6748

3. Herkunft der einzelnen Stämme

Die Herkunft und der Standort der verwendeten Stämme sind in Tabelle 1 zusammengefaßt. Die klimatischen Daten (Januar- und Juli-mitteltemperatur der dem Fundort am nächsten gelegenen Station) sind dem Handbuch für Klimatologie, Band II (Ward, Brooks und Connor, 1938) entnommen. Die Fundorte der amerikanischen Stämme außerhalb Kaliforniens sind in Abbildung 5 aufgezeichnet, diejenigen kalifornischer Stämme in Abbildungen 45 bis 52 (nach Arten geordnet). Zahlreiche Stämme erhielt ich durch die Mitarbeit folgender Herren, denen hier bestens gedankt sei: Dr. J. Clausen, Dr. Wm. M. Hiesey, H. Milner, Dr. M. A. Nobs, O. Norwell (alle Stanford), Prof. Dr. G. L. Stebbins (Davis), Dr. F. Haxo (La Jolla), Prof. Dr. K. C. Hamner (Los Angeles), Dr. W. Kiener (Lincoln), Prof. Dr. P. Grun (State College, Pa.), Prof. Dr. H. A. Wahl (State College, Pa.), Prof. Dr. R. Tüxen (Stolzenau), Prof. Dr. W. Koch (Zürich), Dr. E. Sulger-Büel (Zürich).

Die Namen der Sammler sind in Klammern hinter dem Artnamen beigegefügt. L. = Landolt, H. N. M. L. = Hiesey, Nobs, Milner und Landolt.

Tabelle 1
Herkunft der verwendeten Stämme

Stamm	Art (Sammler)	Fundort, Standort und Klima
6566	<i>Lemna gibba</i> (Stebbins)	Kalifornien, S.L. Obispo Co., 2 km südl. Pismo beach, an der Straße nach Oceano. Süßwasserlagune zwischen Sanddünen. S.L. Obispo: Januar 10,7°, Juli 17,7°.
6568	<i>Lemna minor</i> II (Nobs)	Washington, Skagit Co., 3 km südl. Mt. Vernon, am Highway 99. Drainagekanal, im Schatten von <i>Scirpus</i> und <i>Typha</i> . Seattle: Januar 4,4°, Juli 17,7°.
6569	<i>Lemna minor</i> II (Nobs)	Washington, Lincoln Co., Wilbur. Kanal unterhalb einer Kläranlage. Spokane: Januar —2,7°, Juli 20,9°.
6570	<i>Lemna minor</i> II (Nobs)	Washington, Lincoln Co., 20 km westl. Davenport, am Highway 2. Vulkanische Senke, zwischen <i>Typha</i> und <i>Scirpus</i> . Spokane: Januar —2,7°, Juli 20,9°.
6573	<i>Lemna minor</i> I (Hiesey)	Montana, Lincoln Co., 3 km östl. der Grenze gegen Idaho, am Highway 2. Waldsumpf. Kalispell: Januar —6,3°, Juli 17,8°.
6578	<i>Lemna minor</i> II (L.)	Schweiz, Kt. Zürich, Katzenssee, Graben zwischen den beiden Seen. Stagnierendes Wasser, im Schatten von Weiden. Zürich: Januar —1,4°, Juli 18,4°.
6579	<i>Lemna minor</i> II (Clausen)	Dänemark, Kopenhagen. Parkweiher. Kopenhagen: Januar 0,1°, Juli 16,0°.
6580	<i>Lemna minor</i> II (L.)	New Jersey, Mill Pond bei Harrington. Am Ausfluß des Sees angeschwemmt. New York: Januar —0,8°, Juli 22,8°.
6581	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.)	Wie 6580.
6583	<i>Lemna gibba</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, San Mateo Co., 3 km östl. San Gregorio. Kleiner Bach unterhalb eines Stalles. San Francisco: Januar 9,6°, September 16,8°.
6584 6585	<i>Lemna cyclostasa</i> <i>Lemna gibba</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Alameda Co., oberes Ende des Niles Canyon an der Straßenkreuzung Sunol-Pleasanton. Langsam fließender Bach mit <i>Scirpus</i> , <i>Sparganium</i> , <i>Typha</i> , <i>Oenanthe</i> usw. <i>L. cyclostasa</i> im Schatten dieser Pflanzen und unter der Brücke, <i>L. gibba</i> auf den offenen Flächen. San José: Januar 8,7°, Juli 19,1°.

Stamm	Art (Sammler)	Fundort, Standort und Klima
6589	<i>Lemna cyclostasa</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, San Joaquin Co., 15 km östl. Stockton am Highway 4. Stagnierendes Wasser in einem Kanal neben einem Gehöft, zum Teil von Weiden beschattet, mit <i>Jussiaea</i> , <i>Typha</i> , <i>L. gibba</i> , <i>L. minor</i> I, <i>L. perpusilla</i> , <i>Wolffiella lingulata</i> . Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6591	<i>Lemna minor</i> II (H. N. M. L.)	Kalifornien, San Joaquin Co., ca. 10 km nördl. Escalon an der Verbindungsstraße zum Highway 4. Langsam fließendes Wasser in einem Graben neben einem Stall, zum Teil von <i>Typha</i> beschattet. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6592	<i>Spirodela polyrrhiza</i> <i>Wolffia punctata</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Stanislaus Co., Knights Ferry. Großer Teich, zum Teil beschattet von <i>Typha</i> , <i>Salix</i> und <i>Populus</i> , mit <i>Lemna cyclostasa</i> und <i>L. perpusilla</i> . <i>Wolffia</i> vor allem in beschatteten Seitenbuchten. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6593	<i>Spirodela polyrrhiza</i> H. N. M. L.)	Kalifornien, Tuolumne Co., 1,5 km südöstl. Chinese Camp, am oberen Ende des Shawmet Grade, ca. 350 m. Kleiner Quelltümpel, ganz von Weiden beschattet. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4.
6597	<i>Lemna cyclostasa</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Mono Co., nördl. Bridgeport am Highway 395, 2200 m. Kleine Gräben, seichte Bäche mit <i>Scirpus</i> , <i>Carex</i> und <i>Nasturtium</i> . Bridgeport: Januar ca. —5°, Juli ca. 16°.
6599 6600	<i>Lemna cyclostasa</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Mono Co., Fales Hot Springs, ca. 2200 m. Im Schatten von <i>Carex</i> und <i>Typha</i> . Warme Quelläche. 6599: ca. 35° warmes Wasser; 6600: ca. 20° warmes Wasser. Bridgeport: Januar ca. —5°, Juli ca. 16°.
6601	<i>Lemna minor</i> I <i>Lemna trisulca</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Mono Co., westl. der Brücke des Highway 108 über den West Walker River, 2050 m. Teich mit <i>Typha</i> , <i>Carex</i> usw. Bridgeport: Januar ca. —5°, Juli ca. 16°.
6609	<i>Lemna perpusilla</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Fresno Co., Mendota Pool Künstlich aufgestautes Wasser am Zusammenfluß des San Joaquin River und des King River, zwischen <i>Typha</i> , <i>Scirpus</i> und <i>Sagittaria</i> . Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.

Stamm	Art (Sammler)	Fundort, Standort und Klima
6612 6613	<i>Lemna perpusilla</i> <i>Spirodela polyrrhiza</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Fresno Co. Centerville am Highway 180 bei Radiostation KBIF. Sumpf, im Schatten von <i>Typha</i> , mit <i>L. cyclostasa</i> und <i>Wolffiella lingulata</i> . Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6619	<i>Lemna minor</i> I (H. N. M. L.)	Kalifornien, Madera Co., 28 km nordöstl. Firebaugh an der Straße nach Averill Ranch. Bewässerungskanal, unbeschattet. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6624 6625 6627	<i>Lemna trisulca</i> <i>Lemna minor</i> II <i>Spirodela polyrrhiza</i> (Koch)	Schweiz, Kt. Schaffhausen, Egelsee und Espi. Weiher, am Rande Schilf. Zürich: Januar —1,4°, Juli 17,8°.
6628	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (Koch)	Schweiz, Kt. St. Gallen, Speck-Staad am Bodensee. Zürich: Januar —1,4°, Juli 17,8°.
6631	<i>Spirodela oligorrhiza</i> (Nobs)	Kalifornien, Life Science Building in Berkeley, Universitätsteich. Eingeschleppte Pflanzen unbekannter Herkunft.
6711	<i>Lemna cyclostasa</i> (Hiesey)	Kalifornien, San Mateo Co., 5 km südl. der Skyline an der Straße nach La Honda. Kleiner Teich neben einem Stall, zum Teil von Weiden beschattet, bis über 1 cm dick mit <i>Lemna</i> bedeckt. San Francisco: Januar 9,6°, September 16,8°.
6717	<i>Lemna cyclostasa</i> (Norvell)	Guatemala, Dept. Chimaltenango, Chocoyos, an der Straße von Chimaltenango nach Sololà, 2100 m. Quezaltenango: Januar 11,0°, Mai 16,9°.
6722	<i>Lemna trisulca</i> <i>Wolffia columbiana</i> (Kiener)	Nebraska, Sherman Co., Loup River bei Loup City, 650 m. Sumpf längs des Flusses. North Plate: Januar —5,3°, Juli 22,8°.
6724	<i>Wolffia punctata</i> (H. N. M. L.)	Kalifornien, Fresno Co., 500 m südwestl. der Brücke des Highway 41 über den San Joaquin River. Langgezogener Teich im Schatten von Weiden, im Winter von <i>Azolla</i> bedeckt, mit <i>Lemna gibba</i> , <i>L. minor</i> II, <i>L. cyclostasa</i> . Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6725	<i>Spirodela oligorrhiza</i> (Hamner)	Harvard University, Herkunft unbekannt.
6726	<i>Lemna cyclostasa</i> (L.)	Kalifornien, Kern Co., 1 km östl. Onyx am Walker-Paß, 1350 m. Kleiner Bach, im Schatten von Weiden, mit <i>Nasturtium</i> , <i>Azolla</i> . Independence: Januar 3,3°, Juli 25,3°.

Stamm	Art (Sammler)	Fundort, Standort und Klima
6727	<i>Lemna minor</i> I (L.)	Kalifornien, Kern Co., 45 km südöstl. Bakersfield am Highway 178. Langsam fließender Bach in sumpfigem Gebiet, mit <i>Lemna gibba</i> , unbeschattet. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6728	<i>Lemna minor</i> II (Haxo)	Maryland, Baltimore, Campus der John Hopkins University. Teich. Baltimore: Januar 0,8°, Juli 24,8°.
6729	<i>Lemna gibba</i> (L.)	Kalifornien, Merced Co., 6 km nordöstl. Los Banos an der Miller Road. Kleiner Teich, der vom Mai bis August ausgetrocknet ist. Die Pflanzen fruchten im Mai. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6731	<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.)	Oregon, Tahkenitch Lake. Seeufer, mit <i>Ceratophyllum</i> , <i>Elodea</i> , <i>Nuphar</i> , <i>Comarum</i> , <i>Lemna minor</i> II. Portland: Januar 3,8°, Juli 19,0°.
6734	<i>Lemna minor</i> I (L.)	Oregon, Umatilla, 2 km westl. Cold Spring Junction des Highway 730. Quellbächlein, weiter unten austrocknend, mit <i>Spirodela polyrrhiza</i> . Walla Walla: Januar 0,3°, Juli 23,2°.
6736	<i>Lemna minor</i> I (L.)	Washington, Columbia Co., Dayton, Lewis and Clark Trail State Park. Schmutziger, kleiner Teich mit <i>Typha</i> und <i>Callitriche</i> . Walla Walla: Januar 0,3°, Juli 23,2°.
6737	<i>Lemna cyclostasa</i> (L.)	Washington, Asotin Co., 8 km westl. Clarkston. Langsam fließender Bach mit <i>Potamogeton</i> . Walla Walla: Januar 0,3°, Juli 23,2°.
6742	<i>Lemna minor</i> II (Grun)	Pennsylvania: Bellefonte, Spring Creek bei Fisherman's Paradise, 300 m. Langsam fließender Forellenbach. Harrisburg: Januar — 1,8°, Juli 23,5°.
6744	<i>Lemna cyclostasa</i> (L.)	Kalifornien, Tuolumne Co., Shawmets Grade, 2 km südöstl. Chinese Camp am Highway 120, 350 m. Berieselter Schlamm neben der Straße, von Cyperaceen beschattet. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6745	<i>Lemna gibba</i> (L.)	Kalifornien, Tuolumne Co., 1 km nordwestl. Jacksonville. Kleiner, offener Teich, im Juli austrocknend. <i>Lemna gibba</i> dann fruchtend. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.

Stamm	Art (Sammler)	Fundort, Standort und Klima
6746	<i>Lemna perpusilla</i> (L.)	Kalifornien, Merced Co., Plainsburg, Mariposa Creek. Langsam fließender Bach. Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6747	<i>Lemna cyclostasa</i> (L.)	Kalifornien, Mariposa Co., 1,5 km nordöstl. Cathai, 450 m. Langsam fließender, beschatteter Bach, mit <i>Nasturtium</i> , <i>Azolla</i> . Fresno: Januar 7,7°, Juli 27,4°.
6748	<i>Lemna perpusilla</i> <i>Wolffiella lingulata</i> (L.)	Kalifornien, Santa Cruz Co., Watsonville, Westufer des Lake Tynan. Seeufer, im Schatten von <i>Polygonum</i> , <i>Scirpus</i> , mit <i>Hydrocotyle</i> , <i>Lemna cyclostasa</i> , <i>Spirodela polyrrhiza</i> . San Francisco: Januar 9,6°, September 16,8°. S.L. Obispo: Januar 10,7°, Juli 17,7°.
6751	<i>Lemna gibba</i> (L.)	Kalifornien, Monterey Co., 3 km südl. Watsonville am Highway 1. Offener Graben mit <i>Sparganium</i> , <i>Azolla</i> , <i>Lemna minor</i> . S.L. Obispo: Januar 10,7°, Juli 17,7°.
6752	<i>Lemna cyclostasa</i> (= <i>L. paludicola</i> Kie- ner) (Kiener)	Nebraska, Garden Co., Blue Creek nördl. Oshkosh, 1100 m. Quellsumpf. North Plate: Januar — 5,3°, Juli 22,8°.
6852	<i>Lemna minor</i> II (Wahl)	Pennsylvania, Sullivan Co., 6 km nordwestl. Dushore, Murphy's Pond. Sumpfgebiet, mit <i>Potamogeton</i> , <i>Riccia</i> . Harrisburg: Januar — 1,8°, Juli 23,5°.
6853	<i>Lemna minor</i> I (Löve)	Kanada, Manitoba, Delta am südl. Ende des Lake Manitoba. Tümpel, mit <i>Lemna trisulca</i> , salzhaltige Gebiete. Winnipeg: Januar — 19,2°, Juli 19,3°.
6861	<i>Lemna gibba</i> (Sulger-Büel)	Italien, Provinz Lucca, Lago di Massaciuccoli nördl. Pisa. Mit <i>Lemna trisulca</i> und <i>Spirodela polyrrhiza</i> . Pisa: Januar 6,0°, Juli 23,5°.
6862	<i>Wolffia arrhiza</i> <i>Spirodela polyrrhiza</i> (Koch)	Niederlande. Utrecht: Januar 1,2°, Juli 17,2°.
7000	<i>Wolffiella floridana</i>	Texas, Universitätsteich in Austin. Austin: Januar 10,6°, Juli 28,8°.
7001	<i>Lemna perpusilla</i> (L.)	Texas, 7 km westl. Liberty, ca. 60 km östl. Houston. Waldteich, ohne andere Blütenpflanzen. Houston: Januar 11,5°, Juli 28,7°.

Stamm	Art (Sammler)	Fundort, Standort und Klima
7002 7003	<i>Lemna cyclostasa</i> <i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.)	Louisiana, ca. 100 km südwestl. New Orleans, 6 km östl. Morgan City am Highway 90. Breiter Wassergraben, zum Teil beschattet, mit <i>Azolla</i> . New Orleans: Januar 12,0°, Juli 27,4°.
7004	<i>Lemna minor</i> II (L.)	Louisiana, ca. 30 km südl. der Grenze gegen Mississippi am Highway 90. Offener Sumpf, mit <i>Hydrocotyle</i> , <i>Jussiaea</i> , <i>Eichornia</i> , <i>Wolffiella gladiata</i> . New Orleans: Januar 12,0°, Juli 27,4°.
7005	<i>Lemna cyclostasa</i> (L.)	Florida, Wakulla Co., Panacea, südl. Crawfordville. Teich, von <i>Typha</i> und <i>Scirpus</i> beschattet. Apalachicola: Januar 12,0°, Juli 27,4°.
7006	<i>Lemna perpusilla</i> (L.)	South Carolina, zwischen Sumter und Summerton, am Highway 15. Waldteich, mit <i>Callitriche</i> . Charleston: Januar 9,7°, Juli 26,9°.
7007 7008 7010	<i>Lemna gibba</i> <i>Lemna minor</i> II <i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.)	Italien, Poebene zwischen Novara und Vercelli, ca. 500 m südwestl. der Station Ponzana. Reisfeld. Mailand: Januar 0,2°, Juli 23,8°.
7011	<i>Lemna minor</i> II (L.)	Schweiz, Pruntrut, Etangs de Bonfol. Schilfufer von Teichen, mit <i>Spirodela polyrrhiza</i> . Zürich: Januar —1,4°, Juli 18,4°.
7013 7014	<i>Lemna trisulca</i> <i>Wolffia arrhiza</i> (Tüxen)	Deutschland, Hannoversches Wendland, Elbetal, zwischen Dannenberg und Penkefitz. Teich. Hannover: Januar 0,4°, Juli 17,3°.

C. Messungen

1. Messung der Wachstumsgeschwindigkeit

a) Charakteristik des Wachstums

Die Zahl der Lemnaceenglieder in einer Kultur nimmt normalerweise mit der Zeit exponentiell zu (ähnlich wie bei Bakterien, einzelligen Algen und Hefen) und folgt der Gleichung

$$n_2 = n_1 \cdot e^{kt}$$

wobei n_2 und n_1 die End- bzw. Anfangszahl der Glieder, t die dazwischen liegende Zeitspanne und k eine Konstante ist. Durch Umformung der Gleichung erhalten wir den Wert der Konstanten

$$k = \frac{\ln \cdot n_2 - \ln \cdot n_1}{t}$$

Die Konstante k ist also gleich der Differenz der natürlichen Logarithmen von End- und Anfangszahl der Glieder, dividiert durch die Zeitspanne (in unserem Fall gemessen in Tagen). Der Logarithmus der Gliederzahl nimmt linear zu mit der Zeit (Abbildung 6). In unseren Untersuchungen wird aus praktischen Gründen statt dem natürlichen (\ln), der dekadische Logarithmus (\log) verwendet und mit 1000 multipliziert. Unsere Konstante K (im folgenden als Wachstumsrate bezeichnet) wird dann:

$$K = k \cdot 0,43 \cdot 1000$$

Die Gliederzahl nimmt nur unter folgenden Bedingungen exponentiell zu:

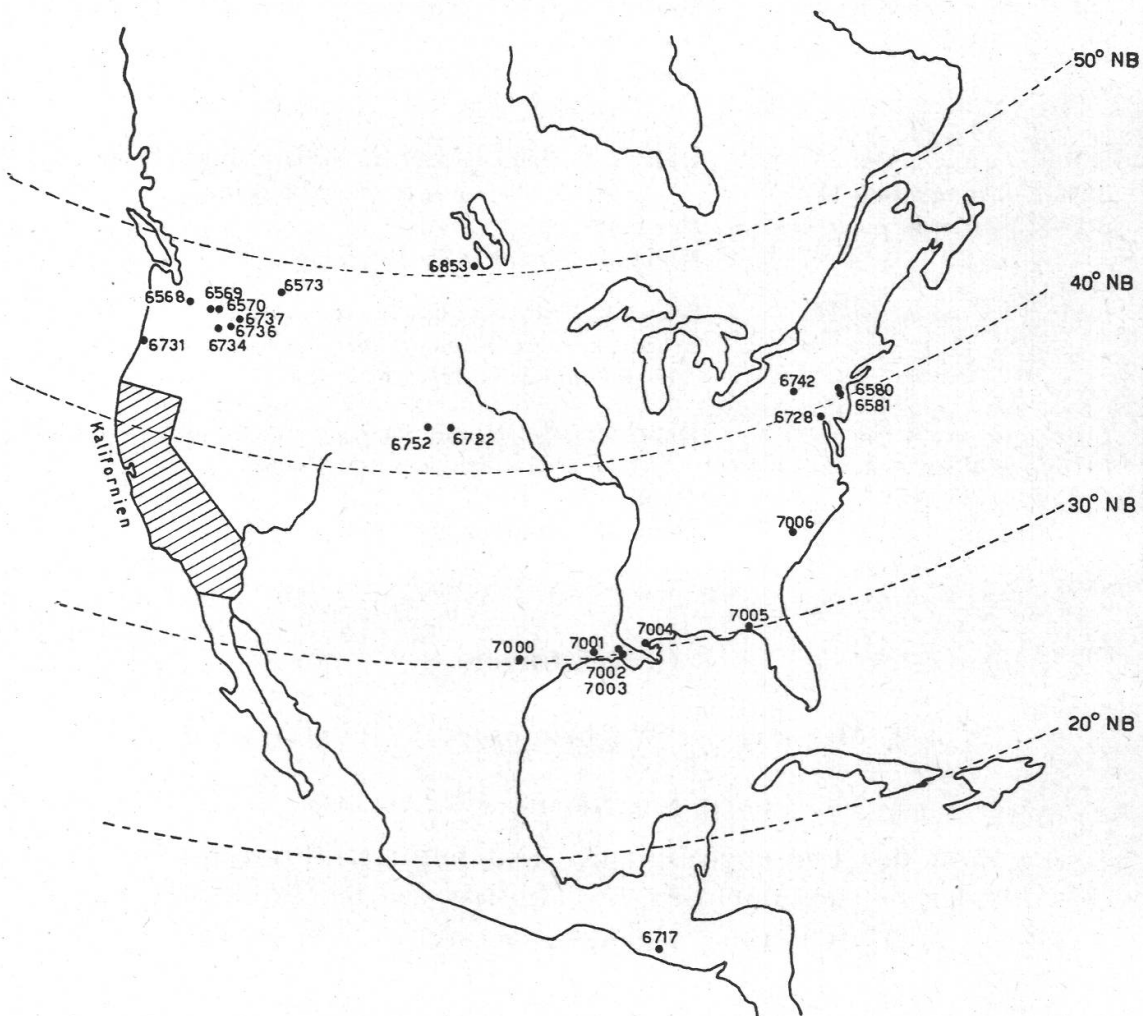


Abbildung 5

Die Fundorte der amerikanischen Stämme der untersuchten Lemnaceen. Die Fundorte der kalifornischen Stämme sind in den Abbildungen 46 bis 53 dargestellt

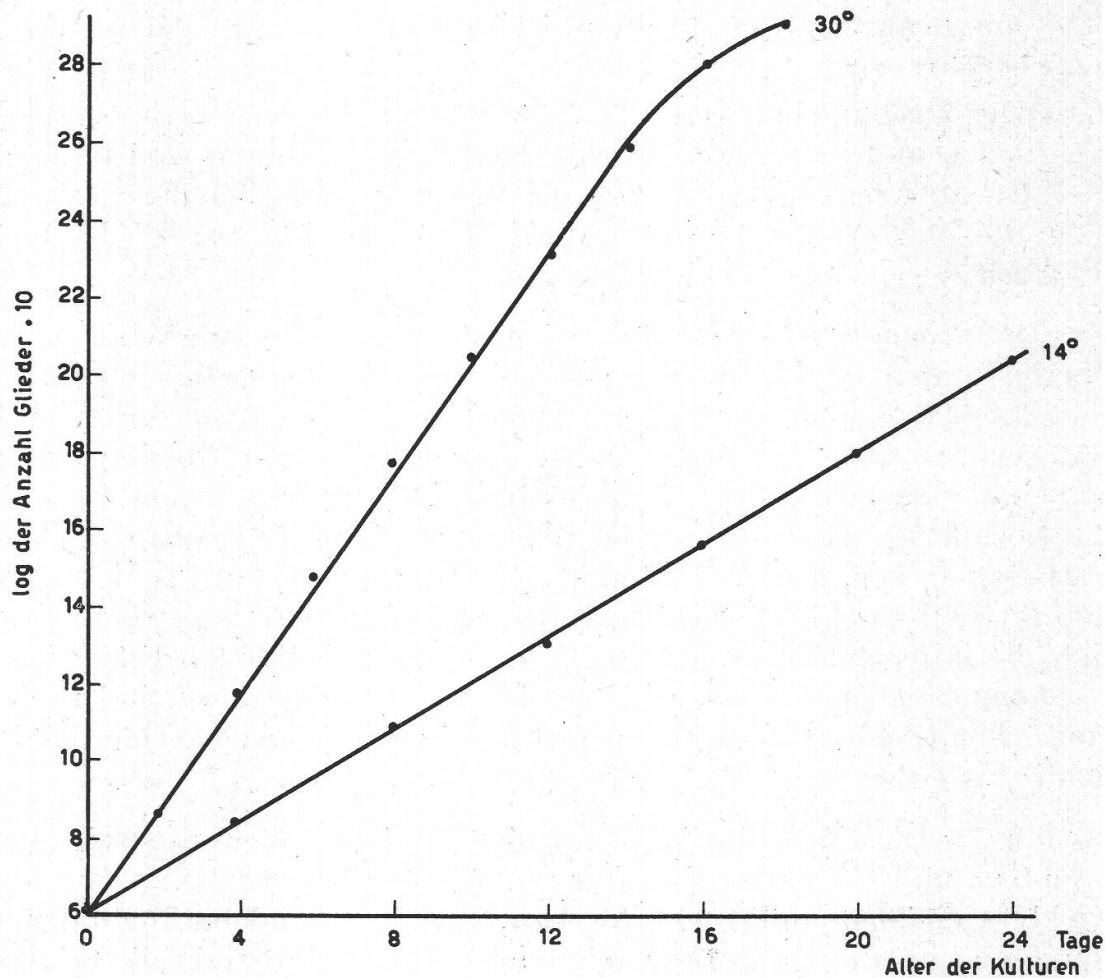


Abbildung 6

Der Logarithmus der Anzahl Glieder von *Lemna minor* I (Stamm 6573) während 24 Tagen. Die Kulturen wurden bei 14° und 30° unter einer 16stündigen Belichtung von 2500 Lux und in Nährlösung mit 1 % Zucker gehalten. Bei hohen Gliederzahlen ist die Kurve nicht mehr linear

1. Die äußeren Faktoren müssen während der Meßperiode konstant sein.
2. Neue Glieder müssen in regelmäßigen Abständen gebildet werden.
3. Während der Meßperiode dürfen keine Glieder absterben.

Da diese Bedingungen in unseren Versuchen nicht erfüllt sind, unterliegt das Wachstum gewissen Schwankungen:

Zu 1: Die äußeren Faktoren lassen sich nicht restlos kontrollieren. Von den zahlreichen unsicheren Faktoren, auf die wir im Kapitel über Kulturbedingungen teilweise zurückkommen, seien nur zwei erwähnt:

- a) Die Zusammensetzung der Nährlösung ändert sich während der Versuchszeit. Damit man die Nährlösung nicht ständig erneuern muß, sucht man eine Lösung, deren Wirksamkeit durch Verände-

rungen in der Konzentration der einzelnen Salze möglichst wenig berührt wird.

- b) Die Zusammensetzung der Luft und die Höhe des Luftdruckes sowie andere meteorologische Faktoren sind nicht konstant. Es ist gut möglich, daß darum die Pflanzen unregelmäßig wachsen. Die Wachstumsraten sollten deshalb während langer Wachstumszeiten gemessen werden.

Zu 2: Neue Glieder werden nach Untersuchungen von W a n g e r m a n n und A s h b y (1951), A s h b y und W a n g e r m a n n (1951) und P i r s o n und G ö l l n e r (1954) an *Lemna minor* in unregelmäßigen Abständen gebildet. Die Geschwindigkeit der Gliederproduktion eines einzelnen Muttergliedes nimmt mit fortschreitendem Alter ab. Die Anzahl der gebildeten neuen Glieder pro Mutterglied ist für einen bestimmten Stamm und bestimmte Bedingungen (Licht, Temperatur) charakteristisch. Eigene Beobachtungen ergaben, daß es gewisse Arten gibt, die unregelmäßiger wachsen als andere. So nimmt beispielsweise bei *Lemna cyclostasa* die Gliederzahl oft schubweise zu, indem bei sämtlichen Gliedern einer Kultur fast gleichzeitig je zwei Tochterglieder sichtbar werden.

Zu 3: Die individuelle Lebensdauer eines Gliedes wurde von A s h b y und W a n g e r m a n n (1951) und von P i r s o n und G ö l l n e r (1954) untersucht. Sie hängt vom verwendeten Stamm und von der Temperatur ab. Mit zunehmender Temperatur sinkt die Lebensdauer.

Zur Messung der Wachstumsrate sollte eine Kultur aus mindestens 15 bis 20 und aus nicht mehr als 200 Gliedern bestehen. Bei Gliederzahlen unter 15 werden die Unregelmäßigkeiten im Wachstum so groß, daß ein Vergleich von Wachstumsraten sinnlos wird. Steigt die Gliederzahl über 200, so werden die Zählungen zu langwierig, und es besteht die Gefahr, daß die Nährlösung erschöpft und das Wachstum dadurch gehemmt wird.

b) Streuung der Messungen

Damit wir Resultate miteinander vergleichen können, muß die Streuung bekannt sein. Von einer vollständigen statistischen Bearbeitung des Materials versprochen wir uns keine neuen Ergebnisse. Die Variabilität einzelner Resultate und die ungefähre Größe der gesicherten Unterschiede wird deshalb nur an wenigen Beispielen gezeigt.

1. Streuung von Parallelversuchen

Als Beispiel diene ein Wachstumsversuch von *Spirodela polyrrhiza* (6613), kultiviert in Hutners Nährlösung mit 1 % Zucker bei 25° C und 18stündiger Belichtung von 1000 Lux (Tabelle 2).

Tabelle 2
Streuung der Wachstumsraten von acht Parallelversuchen

Parallelversuche	1	2	3	4	5	6	7	8
Gliederzahl am 9.3.54	20	20	26	16	24	25	12	19
Gliederzahl am 13.3.54 . . .	90	89	113	77	100	102	42	74
Wachstumsrate K	163	161	160	171	155	153	136	158
Mittel: 156	Streuung $s^2 = 113$					$s = 10,6$		

Die mittlere Abweichung s beträgt hier etwa 7 % des Mittelwertes. Es fällt auf, daß gerade die Kulturen, die noch am wenigsten Glieder zählen, am weitesten vom Durchschnitt entfernt sind. Bei kleinen Gliederzahlen wirkt sich die Unregelmäßigkeit in der Neubildung von Tochtergliedern am meisten aus. Nimmt man diese beiden Kulturen (4 und 7) aus der Versuchsreihe weg, so wird $s^2 = 32$ und die durchschnittliche Abweichung $s = 5,7$ oder zirka 4 % des Mittelwertes.

2. Streuung von Wiederholungen

Die Wachstumsraten von *Spirodela polyrrhiza* (6613) wurden unter den bereits erwähnten Bedingungen zu verschiedenen Zeitpunkten gemessen (Tabelle 3). Die mittlere Abweichung beträgt knapp 4 % des Mittelwertes.

Tabelle 3
Streuung von sechs Wiederholungen
(Mittel aus vier Replikaten)

Datum	27.2.-3.3.54	9.3.-13.3.54	25.3.-29.3.54	10.5.-14.5.54	24.6.-28.6.54	18.2.-22.2.55	Mittel
K	153	156	152	144	152	146	151
$s^2 = 26$	$s = 5,1$						

3. Streuung in Abhängigkeit von der Dauer der einzelnen Messungen

Bei *Lemna gibba* (6745) wurden die folgenden Werte für K erhalten (Hutners Nährlösung mit 1 % Zucker bei 20° C und einer 16stündigen Lichtperiode von 2500 Lux) (Tabellen 4 und 5). Die mittlere Abweichung s_z von Parallelversuchen wird kleiner mit der Zunahme der Meßspanne zwischen zwei Messungen. Für zweitägige Messungen beträgt sie 5 bis 20 % des Mittelwertes, für viertägige Messungen 4 bis 6 % und für zehntägige Messungen nur noch 2 % des Mittelwertes der Wachstumsraten. Bei kleineren Wachstumsraten muß der Zuwachs während einer entsprechend größeren Zeitspanne gemessen werden, damit die mittlere Abweichung nicht prozentual größer wird. Das erwähnte Beispiel zeigt auch, daß sich die mittlere Abweichung s_t der

Mittelwerte der vier Parallelversuche gegenüber derjenigen der Einzelwerte etwas verkleinert hat. Für Einzelwerte macht sie 12 bis 18 % aus, für die Mittelwerte etwa 8 %. Eine Verlängerung der Zeitspanne reduziert diesen Prozentsatz noch, beträgt er doch im ersten Beispiel mit *Spirodela polyrrhiza* bei viertägiger Periode noch knapp 4 %. Die Prüfung von zwei weiteren Beispielen ergab ebenfalls bei viertägigen Perioden eine mittlere Abweichung von 3 bzw. 5 %.

Tabelle 4
Streuung von vier Parallelversuchen bei fünf Meßspannen von zwei Tagen

Datum	3.-7.2.	5.-9.2.	7.-11.2.	9.-13.2.
1.....	110	120	133	113
2.....	126	122	120	123
3.....	109	129	133	113
4.....	111	129	122	112
Mittel der 4 Kulturen.....	114	125	127	115
s_z	8	5	7	5

Tabelle 5
Streuung von vier Parallelversuchen bei Meßspannen von vier Tagen

Datum	3.-5.2.	5.-7.2.	7.-9.2.	9.-11.2.	11.-13.2.	Mittel für 10 Tage	s_t
1.....	120	99	141	126	99	117	18
2.....	111	141	100	119	127	120	16
3.....	104	114	144	121	104	117	17
4.....	96	125	132	111	112	115	14
Mittel der 4 Kulturen..	108	120	129	119	110	117	8,6
s_z	10	28	20	6	12	2	

Für unsere Untersuchungen wurden die Wachstumsraten in vier, seltener drei Wiederholungen während mindestens drei Zeitspannen gemessen. Nur für einige sehr rasch wachsende Kulturen bei 9000 Lux konnten nur zwei Zeitspannen geprüft werden. Je nach Wachstumsraten umfaßten die Meßspannen:

- zwei- bis dreitägige Perioden für K über 160
- viertägige Perioden für K zwischen 160 und 80
- und mindestens achttägige Perioden für K unter 80.

Stark abweichende Resultate wurden stets ausgeschieden (Hemmungen sind gewöhnlich durch nichtsichtbare Infektionen bedingt). Messungen, bei denen die drei hintereinander liegenden Meßresultate sukzessive zu- oder abnehmen, wurden wiederholt.

c) Gesicherte Unterschiede

Unter den oben genannten Voraussetzungen beträgt die mittlere Abweichung der Mittelwerte nicht mehr als 5 %. Dieser Prozentsatz hält sich im üblichen Rahmen der mittleren Abweichungen bei Resultaten aus biologischen Versuchen.

Zum Vergleich der Resultate von verschiedenen Stämmen ist festzustellen, welche Unterschiede gesichert sind. Nach L i n d e r (1953) berechnet sich der zu 95 % gesicherte Unterschied zwischen zwei Resultaten \bar{x}_1 und \bar{x}_2 bei ungefähr gleichen Streuungen gemäß folgender Formel:

$$\bar{x}_2 - \bar{x}_1 = t_{0,05} \cdot s \cdot \sqrt{\frac{2}{N}},$$

wobei s die mittlere Abweichung der beiden Resultate und N die Anzahl der Meßperioden bedeutet. Die Sicherheitsgrenze $t_{0,05}$ kann in einer Tabelle nachgeschlagen werden. Sie beträgt in unserem Falle für $N = 3$ (2 Freiheitsgrade) 4,3. Setzen wir als Beispiel für $\bar{x}_1 = 100$, so wird bei $s = 5$ (die mittlere Abweichung beträgt höchstens 5 %):

$$\bar{x}_2 - \bar{x}_1 = 4,3 \cdot 5 \cdot \sqrt{\frac{2}{3}} = 17,2.$$

Unterschiede, die größer als 15 bis 20 % (im vorliegenden Fall 17,2 %) der Wachstumsraten sind, kann man als gesichert betrachten.

In folgenden Fällen ist der gesicherte Unterschied möglicherweise etwas größer als 20 %:

1. *Lemna cyclostasa* und *L. trisulca* zeigen etwas größere Streuungen. Der sichtbare Gliederzuwachs geht schubweise vor sich, wobei oft gleichzeitig fast alle Glieder zwei neue hervorbringen können.
2. Bei extremen Temperaturen zeigen die Pflanzen größere Unregelmäßigkeiten im Wachstum. Liegt die Temperatur nahe der Wachstumsgrenze, so variieren die Werte sehr stark und sind für Vergleiche nur mit Vorsicht zu gebrauchen.

2. Flächenmessung

In wenigen Fällen wurden auch die Flächen von Lemnaceen-Gliedern gemessen. Zur Flächenmessung werden die 50 größten Glieder (bei *Spirodela polyrrhiza* nur 20) der zu untersuchenden Pflanzen herauspräpariert. Die Glieder breitet man in einer Petrischale aus. In teilweiser Abänderung einer Methode von A s h b y (1935) wird von unten gleichmäßig blaues Licht (blau zur Verstärkung des Kontrastes) durch die Schale geschickt und von oben her ein photographisches Kleinbild aufgenommen. Als Film wurde Kodak Mikrofile verwendet und sehr

hart entwickelt (mit Kodak-Entwickler D₁₁ für 10 Minuten). Die Glieder sollen auf dem Negativ ganz durchsichtig, der Untergrund möglichst schwarz werden. Durch die Negative wird dann Licht auf eine Selenzelle geschickt und die Stromerzeugung der durchfallenden Strahlen in einem Amperemeter gemessen. Zur Eichung des Amperemeters werden Photographien von kleinen Scheibchen bekannter Größe aus Karton verwendet. Der Strom nimmt in unserem Fall ziemlich genau linear mit der Flächengröße zu. Die Streuung innerhalb einer Serie von Kulturen ist klein. Indessen wird die Streuung zwischen Messungen an Pflanzen, die zu verschiedenen Zeiten kultiviert wurden, bedeutend größer. Offenbar müssen die Kulturen sehr lange unter den gleichen Bedingungen wachsen, bis die Fläche der Glieder konstant wird. Da jeweils keine so lange Zeit zur Verfügung stand, wurde auf umfassendere Flächenmessungen verzichtet.

3. Gewichtsmessung

Für die Messung des Gewichtes wurden 50 der größten Glieder herausgelesen, in einem Vakuumofen bei 50° C während 4 Stunden getrocknet und eine halbe Stunde im Exsiccator gelassen. Ähnlich wie bei den Flächenmessungen ist die Streuung innerhalb einer Serie sehr klein. Zwischen den zu verschiedenen Zeiten durchgeführten Serien wird sie aber bedeutend größer. Auch Gewichtsmessungen wurden deshalb nur für ganz wenige Stämme vorgenommen.

D. Kulturbedingungen

1. Aufbewahrung der Stammkulturen

Die Stämme wurden in keimfreie Kulturen übergeführt. Zur «Sterilisierung» der Stämme taucht man je ein Glied für eine halbe bis eine Minute in eine Lösung von 0,05 % NaOCl (10fach verdünntes Javellewasser, Chlorex oder Purex), spült es in keimfreiem Brunnenwasser und überführt es in eine flüssige, zuckerhaltige Nährlösung (1 % Sukrose + Hutners Nährlösung). Je nach Art überdauerten 0 bis 50 % der so behandelten Sprosse die Prozedur und blieben keimfrei. Arten, die untergetaucht leben oder sehr dünne Glieder besitzen, starben bei der Behandlung ab oder blieben infiziert. Besonders die beiden *Wolffiella*-Arten konnten erst nach zahlreichen Versuchen gegen den Schluß unserer Untersuchungen keimfrei gewonnen werden.

Gegenwärtig werden zirka 100 verschiedene Stämme in Zürich und Stanford in Reagenzröhrchen auf Nähragar keimfrei gehalten. Von diesen finden in den vorliegenden Untersuchungen etwa 60 Verwendung. Die Stammkulturen müssen etwa drei- bis viermal im Jahr auf frischen Nähragar überimpft werden.

2. Nährlösung

Für alle Untersuchungen wurde eine Nährlösung nach H u t n e r (1953) verwendet:

1. K_2HPO_4	40,0 mg
2. $Ca(NO_3)_2 \cdot H_2O$	20,0 mg
3. $MgSO_4 \cdot 7H_2O$	50,0 mg
4. NH_4NO_3	20,0 mg
5. $FeSO_4 \cdot 7H_2O$	2,5 mg
6. $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	6,5 mg
7. $MnSO_4 \cdot H_2O$	1,5 mg
8. H_3BO_3	1,5 mg
9. $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$	2,5 mg
10. $CuSO_4 \cdot 5H_2O$	0,4 mg
11. $CoSO_4 \cdot 7H_2O$	0,1 mg
12. Natriumsalz der Äthylendiamintetraessigsäure (Komplexon III, Versen)	50,0 mg
H_2O dest.	100 ml

Die Salze 1, 2, 4 und 5 werden einzeln in 1000fach konzentrierten Stammlösungen aufbewahrt, Magnesiumsulfat und Komplexon in 500 facher und alle Spurenelemente gemeinsam in 100facher. Das pH der Lösung wurde auf zirka 5,5 bis 6,0 gehalten. Die Wirksamkeit der Nährlösung wird durch kleinere pH-Schwankungen und Änderungen der Konzentration einzelner Elemente nicht stark beeinflusst. Andere Nährlösungen (z. B. nach H o a g l a n d) ermöglichen ein ähnlich gutes Wachstum, doch sind sie mehr pH-empfindlich. Auch erschöpft sich die Nährlösung schneller. Charakteristisch für die Nährlösung nach H u t n e r ist der hohe Gehalt an Spurenelementen und die Zugabe des Komplexons, das der Pflanze auch bei relativ hohem pH durch Chelatbildung die Aufnahme von Spurenelementen und Eisen ermöglicht. Anfänglich wurde für unsere Untersuchungen die unverdünnte Nährlösung nach H u t n e r verwendet. Später stellte sich heraus, daß für einzelne Bedingungen (speziell für kontinuierliches, intensives Licht) die Konzentration zu hoch ist. Deshalb wurde die Lösung auf einen Drittel verdünnt.

3. Temperatur

In Stanford wurden die Kulturen zur Untersuchung in vier kleine Kabinen (90 cm lang, 60 cm breit, 30 cm hoch) gebracht, deren obere Fläche aus Fensterglas bestand, um das gewünschte Licht einzulassen. Im Innern hielt ein Ventilator die Luft in ständiger Bewegung, und ein Thermostat kontrollierte die Temperatur. Für tiefe Temperaturen konnten zwei Kabinen in einem Kühlschrank placiert werden.

In Pasadena wurden die Kunstlichträume des Earhart Laboratory benützt. Dieses Laboratorium ist von W e n t (1950) genau beschrieben worden.

In Zürich wurde das Wachstum im Dunkeln und bei niederen Lichtintensitäten ebenfalls in Räumen mit konstanten Temperaturen untersucht. Für hohe Lichtintensitäten wurden die Kulturen in einen Wassertrog eingesenkt, dessen Temperatur auch thermostatisch reguliert werden konnte.

An allen Orten konnte die Temperatur auf mindestens $\pm 0,5^\circ \text{C}$ konstant gehalten werden.

4. Licht

In Stanford und Pasadena stammte das verwendete Licht von General-Electric-«daylight white fluorescent»-Röhren von 15 bzw. 30 Watt.

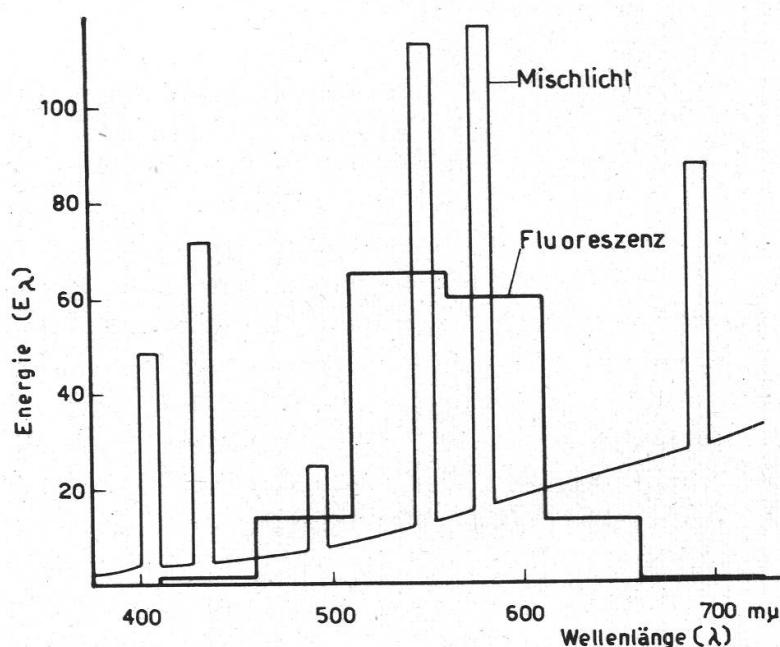


Abbildung 7
Spektralverteilung der Tageslicht-Fluoreszenzröhren von Philips und von Osram-Mischlicht-Hochdrucklampen (HWA 500) (nach freundlichst zur Verfügung gestellten Angaben der Firmen). Die Kurven umschließen gleiche Flächen zwischen 400 und 700 $\text{m}\mu$

Die Intensitäten wurden mit einem General-Electric-Photometer (Selenzelle) innerhalb des Erlenmeyerkolbens gemessen. Durch Flaschenwände und Wattezapfen wird ungefähr 20 % des einfallenden Lichtes aufgehalten. Die in Zürich verwendeten Tageslicht-Fluoreszenzröhren von Philips (25 Watt) besitzen eine ähnliche Spektralverteilung wie die Röhren der General Electric. Diese Spektralverteilung ist in Abbildung 7 dargestellt. Für höhere Lichtintensitäten wurden Osram-Mischlicht-Hochdrucklampen (HWA 500) benützt. Die Birnen wurden an der Innenseite eines zu einem tunnelartigen Reflektor umgebauten Aluminiumblechs (80 cm hoch, 150 cm lang, 90 cm breit) befestigt und strahlten ziemlich gleichmäßiges Licht auf die Oberfläche des thermo-

statisch kontrollierten Wasserbades, in das die Erlenmeyerkolben mit den Kulturen eingesenkt wurden. Die mit einer Selenzelle (Schiffmann-Luxmeter) gemessene Intensität betrug innerhalb des Erlenmeyerkolbens

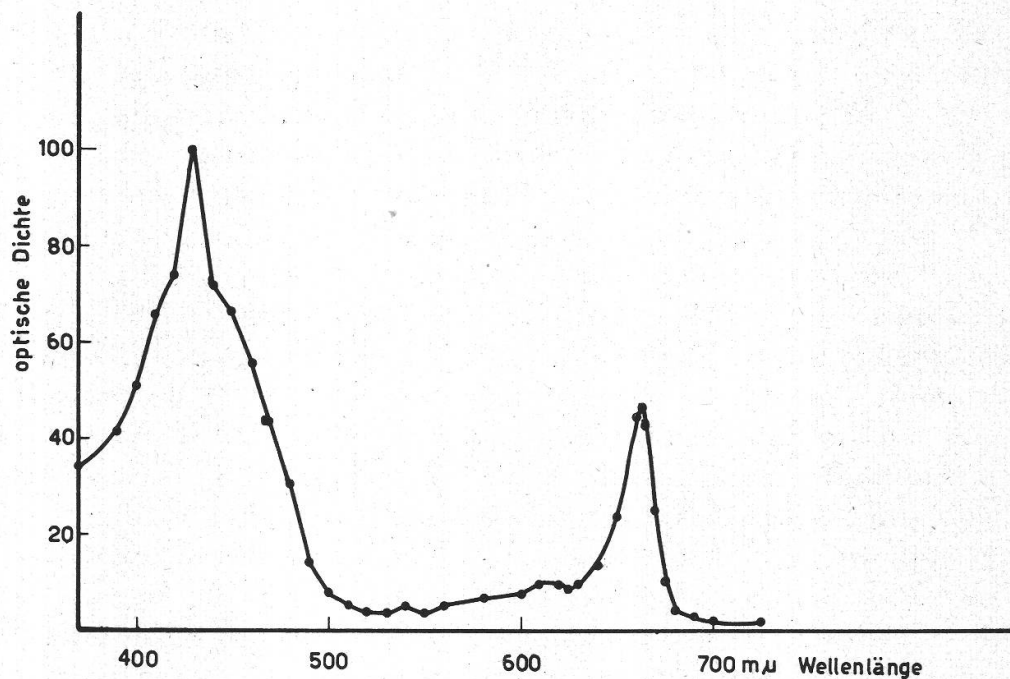


Abbildung 8
Spektrale Absorption der Pigmente von *Wolffiella lingulata*

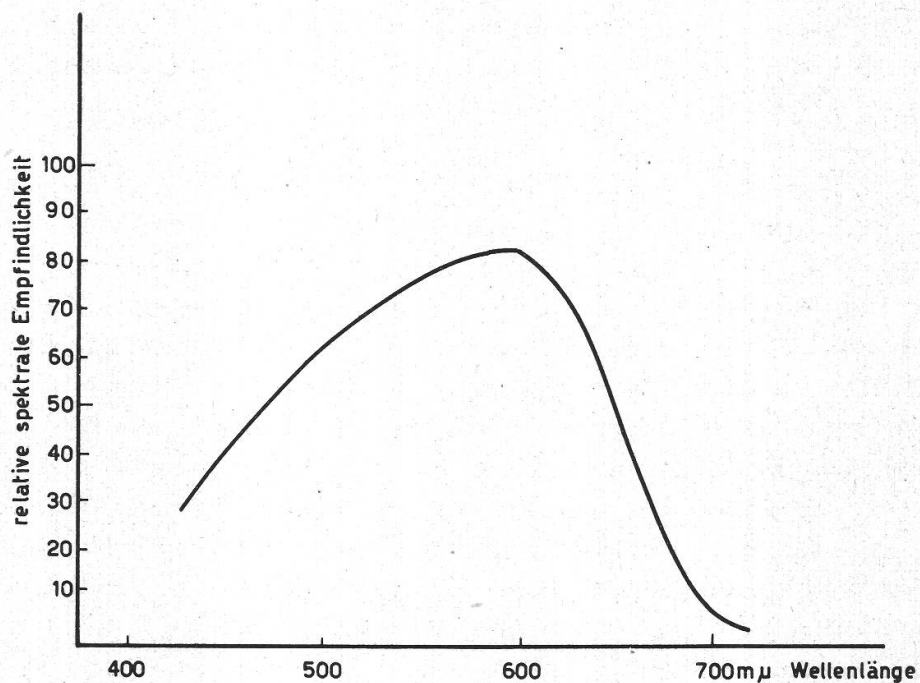


Abbildung 9
Relative spektrale Empfindlichkeit der Selenzelle
(nach B. Lange aus Sewig, 1938)

9000 Lux. Die spektrale Verteilung des Lichtes ist aber bei den Mischlichtlampen eine ganz andere als bei den verwendeten Fluoreszenzröhren (Abbildung 7). Zum Vergleich sei hier die spektrale Absorption der Pigmente von *Wolffiella lingulata* (*Spirodela polyrrhiza* verhält sich ganz ähnlich) angeführt (Abbildung 8). Die Pigmente wurden nach Anleitung von Herrn Dr. J. H. Smith, Stanford, mit Methylalkohol ausgezogen, in Äther übergeführt und mit einem Beckman-Spektrometer gemessen. Das Licht von Mischlichtlampen wird prozentual etwas mehr absorbiert als dasjenige von Fluoreszenzröhren. Ob das Licht von der in Abbildung 8 dargestellten spektralen Verteilung von der Pflanze auch am besten ausgenützt werden kann, ist eine andere Frage.

Die Selenzelle, mit der die Intensitäten gemessen werden, ist nicht für alle Wellenlängen gleich empfindlich (Abbildung 9). Bei 450 und 650 m μ mißt die Selenzelle nur noch ungefähr 50 % der tatsächlich vorhandenen Lichtintensität, und außerhalb dieser Wellenlängen fällt die Empfindlichkeit sehr rasch gegen Null. Über 95 % unseres Fluoreszenzlichtes liegt zwischen 450 und 650 m μ . Bei der HWA-Lampe sind es aber nur knapp 60 %. Für die HWA-Lampen müßte man deshalb etwa 30 % zur gemessenen Intensität zurechnen, um die von der Selenzelle nicht erfaßten langen und kurzen Lichtwellen zu berücksichtigen. Ein Vergleich von Intensitäten verschiedenartiger Lampen ist deshalb recht schwierig. Resultate von Versuchen mit verschiedenen Lichtquellen dürfen deshalb nur mit Vorsicht verglichen werden. In unserer Arbeit sind immer die mit den Selenzellen gemessenen Lichtintensitäten in Lux angegeben (ohne irgendwelche Korrekturen).

Die Abweichungen von einer angegebenen Lichtintensität betrugen höchstens 10 %, meist weniger als 5 %.

5. Vorbedingungen

Die Bedingungen, unter denen die Kulturen vor den Wachstumsmessungen gehalten worden sind, wirken noch lange nach. Das Wachstum der Lemnaceen setzt sich zusammen aus der Neuanlage von Gliedern und aus deren Flächenwachstum. Wenn die Glieder sichtbar werden und man sie zählen kann, haben sie bereits ein Flächenwachstum von mehreren Tagen hinter sich. Bis sich also die neuen Bedingungen voll auswirken können, muß zuerst das Erscheinen der neu gebildeten Glieder abgewartet werden. Das nimmt je nach der Wachstumsgeschwindigkeit eine bis drei Wochen in Anspruch. Abbildung 10 zeigt, daß unter neuen Bedingungen mehrere Tage verstreichen, bis das Wachstum konstant wird. So wird zum Beispiel bei Kulturen, die von 20° C nach 30° C übergeführt worden sind, die Wachstumsrate zuerst größer, bedingt durch das rasche Flächenwachstum der bereits vorhandenen Gliederanlagen. Später sinkt die Wachstumsrate, weil die Bildung von neuen Gliederanlagen begrenzt ist. Noch nachhaltigeren Einfluß haben

die Nährstoffverhältnisse. Pflanzen aus alten Kulturen, in denen Nährstoffmangel herrscht, brauchen oft mehrere Wochen, bis sie wieder regelmäßig wachsen. Ob die Lichtperiode, unter der die Pflanzen vor dem Versuch gehalten wurden, auch eine Rolle spielt, konnte nicht festgestellt werden. Untergetauchte Arten zeigen, ähnlich wie Bakterien und Hefen, in den ersten Tagen nach einem Nährlösungswechsel eine zu kleine Wachstumsrate.

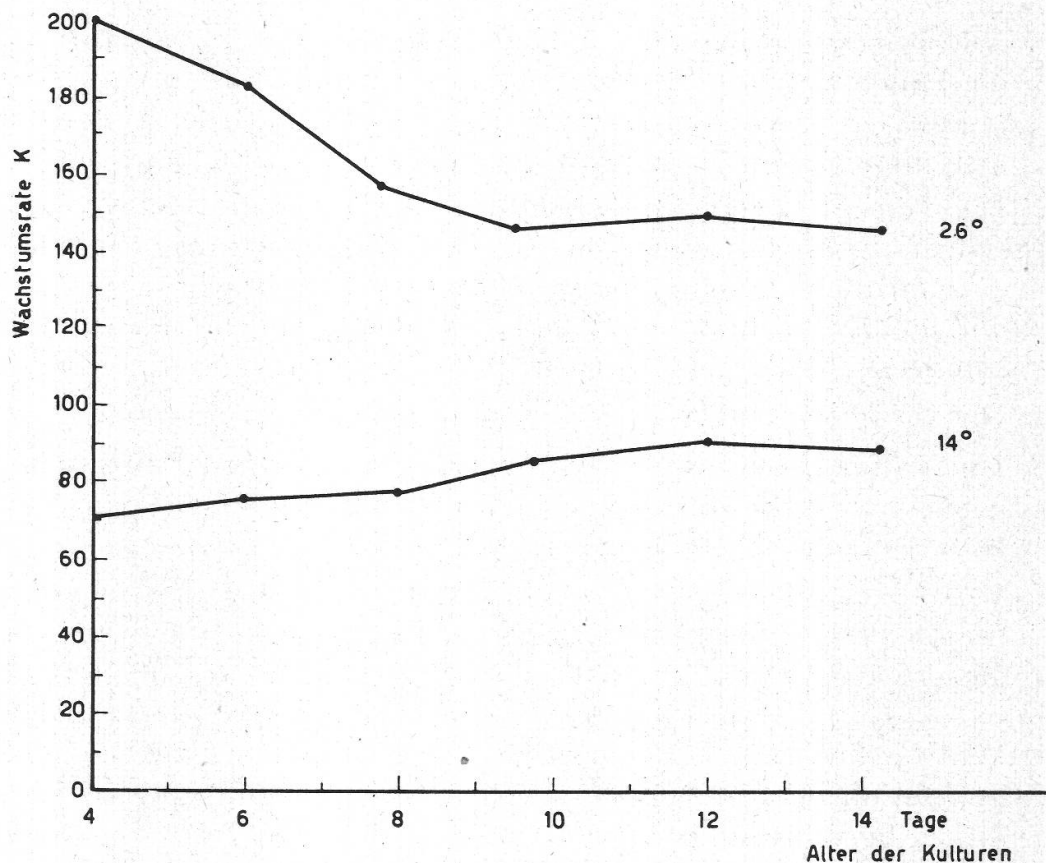


Abbildung 10

Schwankungen in der Wachstumsrate bei neuen Kulturen. Das Wachstum wird hier erst nach 10 Tagen konstant. Die Kulturen von *Lemna gibba* (Stamm 6745) wurden bei 20° und einer 16stündigen Belichtung von 2500 Lux in Nährlösung mit 1 % Zucker gehalten. Die Kurve zeigt die Wachstumsrate 4 Tage nach der Überführung von neuen Kulturen nach 26° bzw. 14°

Aus diesen Darlegungen ist ersichtlich, daß die Kulturen während längerer Zeit an die Versuchsbedingungen angewöhnt werden müssen, um ein regelmäßiges Wachstum zu ergeben. Im allgemeinen ließ ich die Gliederzahl auf das Zehn- bis Zwanzigfache anwachsen und brachte darauf je eine Gruppe von 3 Gliedern in neue Nährlösungen. Waren die neuen Kulturen wieder etwa auf 15 bis 20 Glieder angewachsen, so konnte mit dem Zählen begonnen werden. Dies bedingte zum Teil recht lange Angewöhnungszeiten, die bei tieferen Temperaturen im Dunkeln oft mehrere Monate betrug.

II. Allgemeine physiologische Untersuchungen

Nachfolgend werden allgemeine physiologische Eigenschaften der Lemnaceen erläutert. Sie sind aus der Literatur entnommen und durch eigene Untersuchungen ergänzt worden. Ein Vergleich der Ergebnisse aus der Literatur und aus eigenen Arbeiten ist aus den folgenden Gründen schwierig:

1. Die Temperaturmessungen sind nicht gleich durchgeführt worden; manchmal ist die Wasser- und manchmal die Lufttemperatur reguliert worden. Bei starkem Licht kann aber der Unterschied zwischen Wasser- und Lufttemperatur bis zu 5° C betragen.
2. Die verschiedenen zur Belichtung verwendeten Lampen unterscheiden sich im Spektrum. Die Lichtintensitätsangaben können deshalb nicht miteinander verglichen werden. Auch der Einfallswinkel des Lichtes spielt eine gewisse Rolle für dessen Wirksamkeit.
3. Die verschiedenen Nährlösungen sind nicht gleichwertig.
4. Die Bedingungen, unter denen die Kulturen vor der Untersuchung gelebt haben, beeinflussen die Ergebnisse. Diese Vorbedingungen sind vielfach nicht angegeben.
5. Verschiedentlich wurde eine jahreszeitliche Periodizität im Wachstum der Lemnaceen für möglich gehalten (G o r h a m , 1941) oder als erwiesen erachtet (W h i t e , 1936 c; P i r s o n und G ö l l n e r , 1954). P i r s o n und G ö l l n e r stellten fest, daß das Wurzelwachstum von *Lemna minor* unter sonst gleichen Bedingungen im Juni doppelt so rasch ist wie im Dezember. Sie konnten diesen Periodismus nicht erklären. A s h b y und O x l e y (1935) haben keine periodischen Veränderungen im Wachstum beobachtet. Möglicherweise sind gewisse Bedingungen, die der Kontrolle entgehen, zu verschiedenen Jahreszeiten nicht identisch (z. B. Wetterlage, Zusammensetzung der Luft: giftige Abgase im Winter) und täuschen so einen Periodismus vor.

Bei den eigenen Untersuchungen waren gewisse Schwankungen in der Wachstumsgeschwindigkeit feststellbar; sie waren jedoch nicht groß und traten nicht periodisch auf.

A. Allgemeines über das Wachstum

Wie bereits dargelegt, nimmt das Wachstum der Lemnaceen unter günstigen Bedingungen exponentiell zu. Die logarithmischen Werte gruppieren sich also zu einer Geraden (Abbildung 6). Streng genommen ist die Kurve nur im mittleren Teil gerade. Am Anfang ist das Wachs-

tum unregelmäßig. Nach einer gewissen Zeit des regelmäßigen Wachstums beginnen die Kulturen zu stagnieren, wahrscheinlich weil gewisse Nährstoffe aufgebraucht sind oder sich die Häufung von Abbauprodukten hemmend auswirkt. Die Lebenszeit eines Gliedes hängt von den Kulturbedingungen ab (vor allem von der Temperatur). Nach W a n g e r m a n n und A s h b y (1951) vermindert die Erhöhung der Temperatur von 20° auf 30° die Lebenslänge eines Gliedes um die Hälfte. Die Glieder eines Klons von *Lemna minor*, der von P i r s o n und G ö l l n e r (1954) verwendet wurde, hatten eine Lebensdauer von 50 Tagen bei 20° und einer dauernden Belichtung von 700 Lux. Durchschnittlich bilden die Glieder während dieser Zeit 12 Tochterglieder. Die zuerst gebildeten Tochterglieder sind immer größer als die später gebildeten. Die ersten neuen Glieder eines kleineren Tochtergliedes wachsen wieder annähernd auf die ursprüngliche Gliedgröße aus. Je älter ein Glied, desto langsamer ist auch die Geschwindigkeit der Triebfolge. Gewisse Arten können Glieder mit angehäuften Kohlehydraten bilden, die zu Boden sinken. Diese Ruheknospen (Turionen) können dort viele Monate lebend, aber praktisch inaktiv, überdauern, bis günstige Bedingungen eintreten. Dann steigen sie an die Oberfläche und bilden wieder normale Glieder aus. Ausgelöst wird die Turionenbildung durch einen Überschuß an Kohlenhydraten.

Die neuen Glieder treten bei *Lemna* und *Spirodela* hinten durch seitliche Spalten aus dem Mutterglied heraus. Jeder Stamm besitzt eine bevorzugte Seite, auf der das erste Tochterglied erscheint (Abbildung 2). Die nachfolgenden Tochterglieder erscheinen nun abwechselungsweise auf jeder Seite. Die bevorzugte Seite bleibt in der Regel für einen Stamm die gleiche (H e g e l m a i e r, 1868; G o e b e l, 1921). Unter ungünstigen Bedingungen wird nur je ein Tochterglied ausgebildet, so daß Schraubeln entstehen können. Ich habe festgestellt, daß in seltenen Fällen die Bevorzugung einer Seite ändern kann. *Lemna cyclostasa* verhielt sich anders als die übrigen Arten von *Lemna* und *Spirodela*. Bei ihr kann die Seite des ersten Tochtergliedes mit jeder Generation wechseln. Oft erscheinen bei dieser Art je zwei neue Tochterglieder eines Muttergliedes auch gleichzeitig.

Lemnaceen können recht hohe Wachstumsraten erlangen. Die höchsten beobachtete ich bei *Lemna perpusilla*. Unter optimalen Bedingungen (kontinuierliche Belichtung von 9000 Lux, 30°, in zuckerhaltiger Nährlösung) verdoppelt sich ein Glied im Durchschnitt in 25 Stunden ($K = 290$). Diese Wachstumsrate ist, verglichen mit derjenigen von Mikroorganismen, nicht imponierend, für Blütenpflanzen ist sie aber bemerkenswert. Das Bakterium *Escherichia coli* verdoppelt sich im günstigsten Falle in 20 Minuten, die Hefe *Willia anomala* in 1½ Stunden und die Grünalge *Chlorella* in 3½ Stunden (nach M y e r s in B u r l e w, 1953).

Über den möglichen gewichtsmäßigen Ertrag von *Spirodela polyrrhiza* in künstlicher Nährlösung, aber unter sonst natürlichen Bedingungen, orientiert ein Versuch, der im Oktober 1954 durchgeführt wurde. Ich kultivierte die Pflanzen in einem großen Glasbecken, in das CO₂-haltige (5 %) Luft zugeführt wurde. Die Nährlösung wechselte ich alle zwei Tage. Durch eine fließende Wasserschicht wurden die Kulturen vor zu starker Sonnenbestrahlung geschützt. Aus der Kultur konnten durchschnittlich täglich 7,5 g *Spirodela*-Glieder (Trockengewicht) pro m² Flüssigkeitsoberfläche entnommen werden, etwa zehnmal weniger als der günstigste Ertrag bei *Chlorella* (B u r l e w , 1953).

B. Der Einfluß des Substrates auf das Wachstum

1. Kalium, Calcium, Rubidium, Cäsium und Natrium

White (1936 a, 1938, 1939, 1940) untersuchte die Wirkung von Kaliummangel bei *Lemna minor*. Zu kleine Kaliummengen äußern sich in einer Verminderung der Wachstumsrate, der Assimilationsrate, der Wurzellänge und der Gliedfläche, während das Gewicht des Gliedes ziemlich konstant bleibt. Bierhuizen (1954) konnte diese Ergebnisse im wesentlichen bestätigen. Er wies nach, daß die Atmung in kaliumfreien Kulturen erhöht ist. Während der Untersuchungen (bis 18 Tage) konnte er Kalium durch Rubidium ersetzen, ohne daß Wachstums- und Assimilationsraten wesentlich reduziert wurden. Dagegen verringerte sich die Fläche und die Wurzellänge. Cäsium setzt sofort die Wachstumsgeschwindigkeit herab, und Natrium kann nur für kurze Zeit an die Stelle von Kalium treten. Pirson und Seidel (1950) untersuchten den Einfluß von Kalium und Calcium auf die Ausbildung der Wurzel. Sowohl Kalium- wie Calciummangel verlangsamten das Wurzelwachstum, verkleinern die Zelllänge, verkürzen die Plasmolysezeit und steigern die Atmungsrate. Der osmotische Wert wird durch Kaliummangel erniedrigt, durch Calciummangel erhöht. Für die Ausbildung der größten Gliedfläche braucht es mehr Kalium in der Lösung als für die größte Wachstumsrate.

2. Eisen

Bei Eisenmangel werden die Lemnaceen-Pflanzen chlorotisch. Die optimale Konzentration des Eisens in der Nährlösung hängt stark von der Zusammensetzung und dem pH der Nährlösung ab. In Lösungen anorganischer Salze mit einem pH > 6 wird das Eisen teilweise in unlösliche Eisensalze übergeführt, wodurch dessen Aufnahme für die Pflanze erschwert wird (S i e l i n g , 1937). Viele Autoren machten die Beobachtung, daß das Eisen in organischer Form von der Pflanze besser aufgenommen werden kann (z. B. F l y , 1935). D e u b e r (1926) ver-

wendete bei Lemnaceen mit Erfolg Ferrocyanid, Sieling (1937) Eisenhumat, Bitcover und Sieling (1951) Eisencitrat, Gorham (1945) Eisentartrat, zum Teil auch in Nährlösungen mit $pH > 6$. Auch als Chelat des Komplexons (EDTA, Versen) und verwandter Verbindungen kann das Eisen gut aufgenommen werden (Hutner et al., 1950; Hutner, 1953).

3. Spurenelemente

Für Lemnaceen sind die folgenden Elemente als unentbehrlich erkannt worden: Mangan (Hopkins, 1931; McHargue und Colfue, 1932; Saeger, 1933, an fünf verschiedenen Lemnaceen; Steinberg, 1941 und 1946), Bor (Steinberg, 1941; Thimann und Edmondson, 1949), Molybdän (Steinberg, 1941), Zink (Thimann und Edmondson, 1949). Die Notwendigkeit anderer Elemente, wie Kupfer (Saeger, 1937; Steinberg, 1946; Thimann und Edmondson, 1949), konnte nicht eindeutig nachgewiesen werden. Nach neueren Untersuchungen von Thimann und Edmondson (1950) ist es indessen wahrscheinlich, daß Kupfer in Form eines kupferhaltigen Enzyms an der Anthocyanbildung beteiligt ist.

4. pH

Der oft beobachtete Einfluß einer pH-Veränderung auf das Wachstum der Pflanzen ist zu einem großen Teil auf die verschiedene Löslichkeit der Schwermetallsalze zurückzuführen. Mit organischen Säuren kann der pH-Einfluß herabgesetzt werden. Wo keine organischen Säuren der Lösung beigelegt werden, liegt das Wachstumsoptimum bei relativ tiefem pH (z.B. 4,8 für *Spirodela polyrrhiza* bei Clark, 1926). Niederstes pH, bei dem *Sp. polyrrhiza* noch wächst, ist nach Yoshimura (1950) 3,8. Auch Steinberg (1941) konnte *Lemna minor* noch bei pH 3,85 wachsen lassen. Doch hängt die pH-Toleranz gegen den sauren Bereich wohl auch von der Zusammensetzung der Nährlösung ab. Hicks (1932 b) gibt eine ganze Reihe von Daten über artverschiedene pH-Toleranzen von Lemnaceen-Arten. Nach ihm soll beispielsweise *Sp. polyrrhiza* bereits bei pH 5 und weniger nicht mehr wachsen können. Er fand kleinere pH-Toleranzen, als sie in der Literatur angegeben oder bei eigenen Untersuchungen beobachtet worden sind. Da Hicks verschiedene Nährlösungen mit dem gleichen Resultat verwendete, darunter auch diejenige von Clark, müssen diese Unterschiede durch verschiedene Rassen (?) oder durch andere äußere Einflüsse (Konkurrenz von Bakterien und Algen usw.) bedingt sein.

5. Stickstoff und Phosphor

Lemna-Pflanzen sind befähigt, den Stickstoff in Form von Nitrat, Ammoniumsalzen, Harnstoff oder verschiedenen Aminosäuren aufzunehmen. Nach Bitcover und Sieling (1951) ist bei *Spirodela polyrrhiza* Nitrat in hohen Konzentrationen wirkungsvoller als Harnstoff oder Ammoniumsalz, in niederen zeigt indessen letzteres die beste Wirkung. Guanidin kann nicht als Stickstoffquelle benützt werden.

In der Dunkelheit sind viele Pflanzen nicht mehr befähigt, Nitrat oder Ammonium als Stickstoffquelle zu verwerten. Gorham (1950) wies nach, daß *Lemna minor* Aminosäuren und Hefenextrakt zum Wachstum in völliger Dunkelheit braucht. Für andere Arten können aber anorganische Stickstoffquellen genügen.

Stickstoffmangel vermindert die Wachstums- und Atmungsrate, die Gliedfläche und den Chlorophyllgehalt und erhöht das Trockengewicht pro Fläche und die Assimilationsrate (White, 1936 b, 1937 a und b; White und Tempelmann, 1937). Hohe Stickstoffkonzentrationen verkleinern ebenfalls die Fläche. Der Chlorophyllgehalt wird reduziert, und die Wurzeln bleiben kurz. Phosphormangel vermindert nach Lindemann (1951) unter sonst optimalen Bedingungen die Assimilationsrate. Bei Zugabe von Phosphat steigt die Assimilationsrate sofort an. Daraus wird ein direkter Einfluß des Phosphates auf chemische Prozesse bei der Assimilation abgeleitet. Nach Pirson und Göllner (1953) äußern sich Stickstoff- und Phosphormangel bei Wurzeln von *Lemna minor* sehr ähnlich: größeres Streckungswachstum der Zellen, längere Plasmolysezeit und geringere Atmung. Die Wirkung des Stickstoff- und Phosphormangels ist derjenigen des Kaliummangels weitgehend entgegengerichtet.

6. Organische Stoffe

In den ersten beiden Jahrzehnten unseres Jahrhunderts haben sich verschiedene Physiologen darum gestritten, ob Lemnaceen zum Wachstum organische Nahrungsquellen nötig haben. So hat unter anderen Bottomley (1912, 1914, 1917, 1920 a und b) an *Lemna minor* und *L. major* (= *Spirodela polyrrhiza*) gezeigt, daß ohne Zugabe organischer Stoffe zu Detmer-Moor-Lösung oder Knop-Lösung kein normales Wachstum möglich ist. Saeger (1925), Wolfe (1926) und Clark (1926) konnten aber *Lemna* in einer von organischen Stoffen freien Nährlösung kultivieren, wobei indessen Saeger, der Knop-Lösung in zehnfacher Verdünnung verwendete, darauf hinweist, daß organische Stoffe das Wachstum stimulieren. Auch andere Autoren haben eine stimulierende Wirkung von organischen Stoffen festgestellt.

Nach der möglichen Wirkungsweise können wir die stimulierenden organischen Stoffe in drei Gruppen einteilen:

- a) Überträger von Eisen und Spurenelementen
- b) Wachstoffsstoffe und Vitamine
- c) Kohlenstoffquellen.

a) Überträger von Eisen und Spurenelementen

Metalle, die schwerlösliche Salze bilden (z. B. Fe, Mn, Zn), werden bei hohem pH von der Pflanze oft nicht mehr genügend aufgenommen; die Pflanzen werden chlorotisch. Diesem Mangel kann abgeholfen werden mit organischen Substanzen, die das Metall in Lösung zu halten vermögen. In manchen Nährlösungen ist deshalb Wein- oder Zitronensäure enthalten. Neuerdings werden mit Erfolg Komplexe (EDTA, Versen) verwendet. Zum Teil dürfte die Wachstumssteigerung von Pflanzen bei Zugabe von Boden- oder Torfextrakten (B o t t o m l e y , 1920; C l a r k , 1926; O l s e n , 1930; S i e l i n g , 1937) darauf zurückzuführen sein, daß die Ausfällung von Schwermetallen und Kalk verhindert wird.

b) Vitamine und Wachstoffsstoffe

Lemnaceen, die in genügend starkem Licht wachsen, brauchen normalerweise keine Vitamine. Die Vitamine A, B₁ und C wurden in *Spirodela*-Pflanzen durch C l a r k , T h o m a s und F r a h m (1938) nachgewiesen. *Lemna minor* braucht nach G o r h a m (1950) im Dunkeln neben einer Kohlenhydratquelle und Aminosäuren Hefenextrakt (wahrscheinlich gewisse Vitamine aus dem B-Komplex).

Viele Wachstoffsstoffe und Hormone wurden an Lemnaceen getestet, und dabei wurden Wachstumsstimulationen festgestellt. S a e g e r (1933) förderte das Wachstum von Manganmangelkulturen mit Hefen- und verschiedenen Laubblattextrakten. Die Zugabe folgender organischer Stoffe bewirkte in anderen Untersuchungen eine Stimulation: Torfextrakt (B o t t o m l e y , 1920), Luzerne-, Boden- und Mistextrakt (C l a r k , 1926), Extrakt aus Torf, Humus und frischem Pferdemist (A s h b y , 1929), Rindsleberextrakt, Auxin, Phenyllessigsäure und Phenylpropionsäure (F r a h m , 1938, und C l a r k und F r a h m , 1940). Die letzteren Autoren beobachteten neben der Wachstumsstimulation eine Verminderung des Wurzelwachstums, des Chlorophyllgehaltes und der Gliedfläche. β -Indolylessigsäure stimuliert nach den gleichen Autoren das Wachstum nur wenig. B l a c k m a n n und R o b e r t s o n (1954) erhielten eine kleine Wachstumssteigerung mit Indolylessigsäure, ebenso G o r h a m (1941). G o r h a m konnte das Wachstum von *Lemna* auch stimulieren durch Indolylbuttersäure, Naphthalinessigsäure, Torf-, Kuhmist- und Pferdemistextrakt. Nach W a n g e r m a n n und L a c e y (1953) vergrößert Adenin die Zellen, und Trijodobenzoesäure (TIBA) gibt den behandelten Gliedern ein viel ausgeprägteres Gefäßsystem. Benzimidazol verhindert nach H i l l m a n n (1955) das Wurzelwachs-

tum und vergrößert die Gliedfläche. Die Literatur hinsichtlich Fragen des Einflusses von Wuchsstoffen auf Lemnaceen ist sehr unübersichtlich, und die verschiedenen Ergebnisse sind nicht immer vergleichbar, da die Kulturbedingungen verschieden sind. Zum Teil sind die Stimulationen der hier angeführten organischen Stoffe ihren Fähigkeiten zuzuschreiben, lösliche Schwermetallsalze zu bilden, namentlich dort, wo das Eisen noch als Chlorid oder Sulfat der Kulturlösung beigelegt wird. Die Wachstumssteigerungen durch Wuchsstoffe sind im allgemeinen nicht sehr groß. Bei Blackmann und Robertson ist zum Beispiel die Wachstumszunahme in Nährlösungen mit Indolyllessigsäure nur wenig über der statistisch gesicherten Grenze. Bei Gorham ist die Differenz ebenfalls sehr klein. Nach Hutner et al. (1950) wird *Spirodela oligorrhiza* nicht stimuliert durch Mist- oder Torfextrakte, wenn sie in einer ausgeglichenen Nährlösung wächst. Ähnliches meldete Wolfe (1926) von *Lemna minor*.

Es ist nicht einzusehen, warum eine autotrophe Pflanze unter optimalen Bedingungen nicht selbst einen optimalen Wuchsstoffspiegel erzeugen sollte. Ich glaube deshalb nicht, daß eine Wuchsstoffzugabe zu einer optimalen Nährlösung unter optimalen Lichtbedingungen eine dauernd höhere Wachstumsrate hervorruft. Einzelne Vorgänge der Pflanze mögen durch Wuchsstoffzugaben für kürzere Zeit forciert werden, eine dauernde Stimulation dürfte aber nur dort möglich sein, wo die Kulturbedingungen nicht optimal sind.

c) Organische Kohlenstoffquellen

Lemnaceen vermögen auch organischen Kohlenstoff auszunützen. Hopkins erwähnte bereits 1931, daß Glucose die Gliedervermehrung bei Lemnaceen erhöhe. Steinberg (1941 und 1946) beobachtete das gleiche mit Glucose und Saccharose¹, ebenso Gorham (1945). Gorham zeigte auch, daß die optimale Ausnützung von Saccharose durch *Spirodela polyrrhiza* bei einer einprozentigen Lösung erreicht wird. Höhere Zuckerkonzentrationen verkleinern vor allem die Fläche der Glieder. Eigene Untersuchungen an *Spirodela polyrrhiza* stimmen mit denjenigen von Gorham überein (Abbildung 11). Die Zuckerzugabe wird allerdings nur ausgenützt, wenn die Lichtintensität suboptimal ist. Saccharose, Fructose und Glucose stimulieren auch die Pigmentbildung bei *Spirodela oligorrhiza* (Thimann und Edmondson, 1949, 1951).

Es ist nicht bekannt, ob auch andere organische Verbindungen den Lemnaceen als Kohlenstoffquelle dienen können.

¹ Saccharose (Sucrose, Rohrzucker) wird durch das Autoklavieren in Invertzucker übergeführt. Saccharose in unveränderter Form fördert nach Thimann et al. (1951) das Wachstum von *Spirodela oligorrhiza* nur wenig.

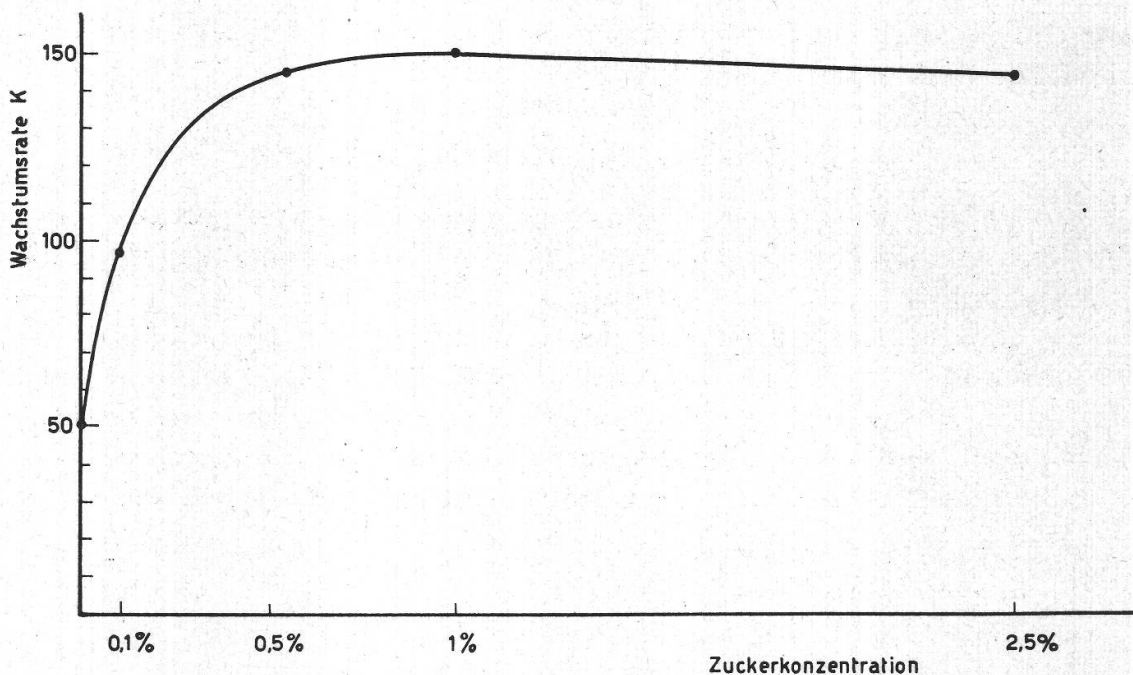


Abbildung 11

Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration. Versuch mit *Spirodela polyrrhiza* (Stamm 6593) bei 26° und 18stündiger Belichtung von 1000 Lux

7. Belüftung der Kulturen

Verschiedene Autoren belüften ihre Kulturen mit gewöhnlicher oder CO₂-haltiger Luft. Während Ashby und Oxley (1935) das Belüften als unwirksam bei allen Lichtintensitäten weglassen (sie verwenden offene, nicht keimfreie Kulturen), meldet Gorham (1945) eine beträchtliche Wachstumszunahme, wenn er den Kulturen CO₂-haltige (5 %) Luft zuführt. Die Kulturen von Gorham wachsen in Reagenzröhrchen bei 25° C und kontinuierlichem Licht von 3000 Lux. Die Wachstumssteigerung tritt sowohl in zuckerfreien wie in zuckerhaltigen Nährlösungen auf. Bei 1000 Lux wird das Wachstum nicht gefördert. Gorham's Wachstumsraten sind allerdings klein im Vergleich zu denjenigen anderer Autoren. Möglicherweise bleibt die Wachstumssteigerung bei der Verwendung von größeren Gefäßen aus. In eigenen Untersuchungen führte eine Zufuhr von gewöhnlicher Luft bei 30° C und 2500 Lux (16stündige Perioden) sowie bei 20° C und 6000 Lux (16stündige Perioden) zu keinen gesicherten Wachstumssteigerungen. Da die Regelmäßigkeit im Wachstum aber gerade bei durchlüfteten Kulturen nicht sehr groß war, konnten kleinere Unterschiede nicht erfaßt werden. Auch bei Gorham (1945) betrug die Erhöhung der Wachstumsrate *K*, die man aus seinen Angaben über den Zuwachs an Gliedern berechnen kann, nur 10 bis 15 %.

Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß auch in unseren Kulturen, besonders bei hohen Temperaturen und hoher Lichtintensität, eine Zu-

fuhr von CO₂-haltiger Luft noch eine gewisse, wenn auch kleine Wachstumsförderung erzielen könnte.

8. Konzentration der Nährlösung

Neben der Zusammensetzung zeigt auch die Konzentration der Nährlösung einen Einfluß auf das Wachstum (Abbildung 12). Wird die normale Nährlösung nach Hutner auf einen Drittel verdünnt, so ändert sich die Wachstumsrate der Lemnaceen nur wenig. Bei einer Verdünnung auf $\frac{1}{10}$ kann das Wachstum aber bereits verzögert werden und fällt bei noch stärkerer Verdünnung je nach Art mehr oder weniger rasch gegen Null. Wird die Konzentration auf das Fünffache erhöht, so stellen die Pflanzen das Wachstum völlig ein und sterben ab. Unter

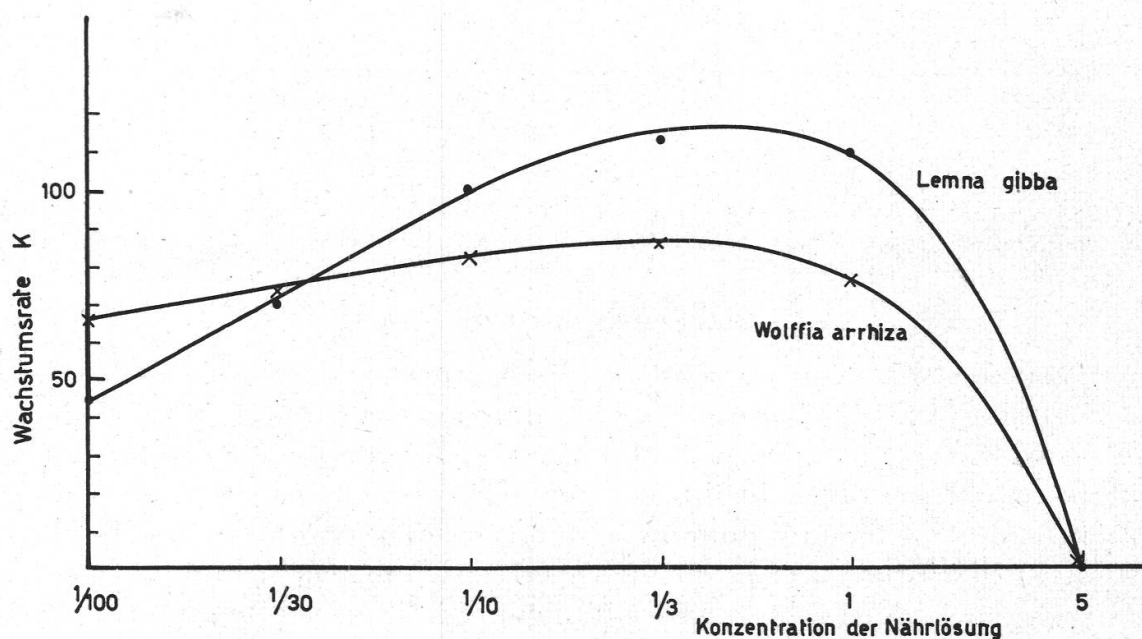


Abbildung 12

Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Konzentration der Nährlösung. Versuch mit *Lemna gibba* (Stamm 6566) und *Wolffia arrhiza* (Stamm 6862) bei 24° und kontinuierlicher Belichtung von 2000 Lux

gewissen Bedingungen (z. B. bei kontinuierlichem Licht von 9000 Lux und 24° oder tieferen Temperaturen) bewirkt auch die normale Lösung von Hutner Schädigungen an den Pflanzen.

C. Der Einfluß des Lichtes auf das Wachstum

Das Licht ist für jede autotroph lebende höhere Pflanze eine Notwendigkeit. Neben der Kohlenstoffassimilation sind verschiedene andere Prozesse lichtbedürftig oder -empfindlich. Nach W e n t (1954) besteht die Möglichkeit, daß das Licht u. a. die Bildung, die Zerstörung und den

Transport von Auxinen und anderen Wuchsstoffen beeinflusst. Daß das Licht einen günstigen Einfluß auf chlorophyllose Zellen von Blütenpflanzen ausüben kann, wurde zum Beispiel von De Capite (1955) an *Helianthus*-Gewebekulturen dargelegt. Thimann und Edmondson (1949) zeigten, daß für die Pigmentbildung bei *Spirodela oligorrhiza* Licht notwendig ist. Die Pigmentbildung ist proportional der Intensität und wird durch Saccharose und in geringerem Maße auch durch Fructose und durch Glucose stimuliert. Der Einfluß der Qualität, Intensität und der Dauer des Lichtes auf das Blühen ist allgemein bekannt. Nach den Befunden Kandellers (1955) sind für das Blühen der Lemnaceen wahrscheinlich zwei Pigmente entscheidend. Tiefrotes Licht fördert, hellrotes Licht hemmt das Blühen von *Lemna gibba*. Der Einfluß der Wellenlänge des Lichtes auf andere Lebensprozesse bei Lemnaceen wurde bis heute nicht untersucht. Die Absorptionskurve der Pigmente von *Wolffiella lingulata* ist in Abbildung 8 dargestellt.

1. Lichtintensität

Die Lichtintensität wirkt sich primär in der Höhe der Assimilationsrate aus. Mit der Zunahme der Lichtintensität bis zu einem Optimum steigt das Trockengewicht pro Fläche (Ashby und Oxley, 1935; White, 1936 c). Parallel dazu vergrößert sich die Wachstumsrate (Ashby und Oxley, 1935; White, 1936; Bierhuizen, 1954), die Wurzellänge (White, 1939), die Atmung pro Flächeneinheit (White und Tempelmann, 1937) und die Proteinmenge eines Gliedes (White, 1939). Abbildung 13 zeigt den fast linearen Anstieg des Trockengewichtes und den logarithmisch abnehmenden Anstieg der Wachstumsrate von *Lemna minor* mit zunehmender Lichtintensität (nach Ashby und Oxley, 1935). Eigene Untersuchungen über die Wachstumsrate bestätigen den ungefähren Verlauf der Kurve für alle untersuchten Arten. Da unsere Versuchsbedingungen für die verschiedenen Lichtintensitäten aber nicht genau die gleichen waren, wurde auf eine graphische Gegenüberstellung verzichtet. White (1936) erhielt für einzelne Rassen von *Lemna minor* andere Resultate als Ashby und Oxley. So sollen nach ihm die Wachstumsraten einzelner Stämme linear mit der Lichtintensität zunehmen. Seine Resultate zeigen jedoch so große jahreszeitliche Unterschiede, daß ein Vergleich unmöglich wird und die großen Rassenunterschiede fraglich werden.

Die Intensität, bei der die optimale Wachstumsrate erreicht wird, kann von Art zu Art und von Rasse zu Rasse verschieden sein. Die Wachstumsrate erreicht das Maximum zwischen 4000 und 15 000 Lux. Welche Höchstintensität noch ertragen werden kann, richtet sich wohl nach Species, Temperatur und Zusammensetzung und Konzentration der Nährlösung. White (1936 c) berichtet von Schädigungen bei

Lemna minor oberhalb 15 000 Lux (kontinuierliche Belichtung). In der Natur erreicht die Lichtintensität bedeutend höhere Werte als 15 000 Lux, doch nur während weniger Stunden im Tag. An stark besonnten Orten kann man auch in der Natur vergilbte Glieder beobachten, die vermutlich durch Sonnenlicht geschädigt worden sind. Vielleicht werden die Glieder aber nicht durch das Licht, sondern durch die Wärmestauung geschädigt.

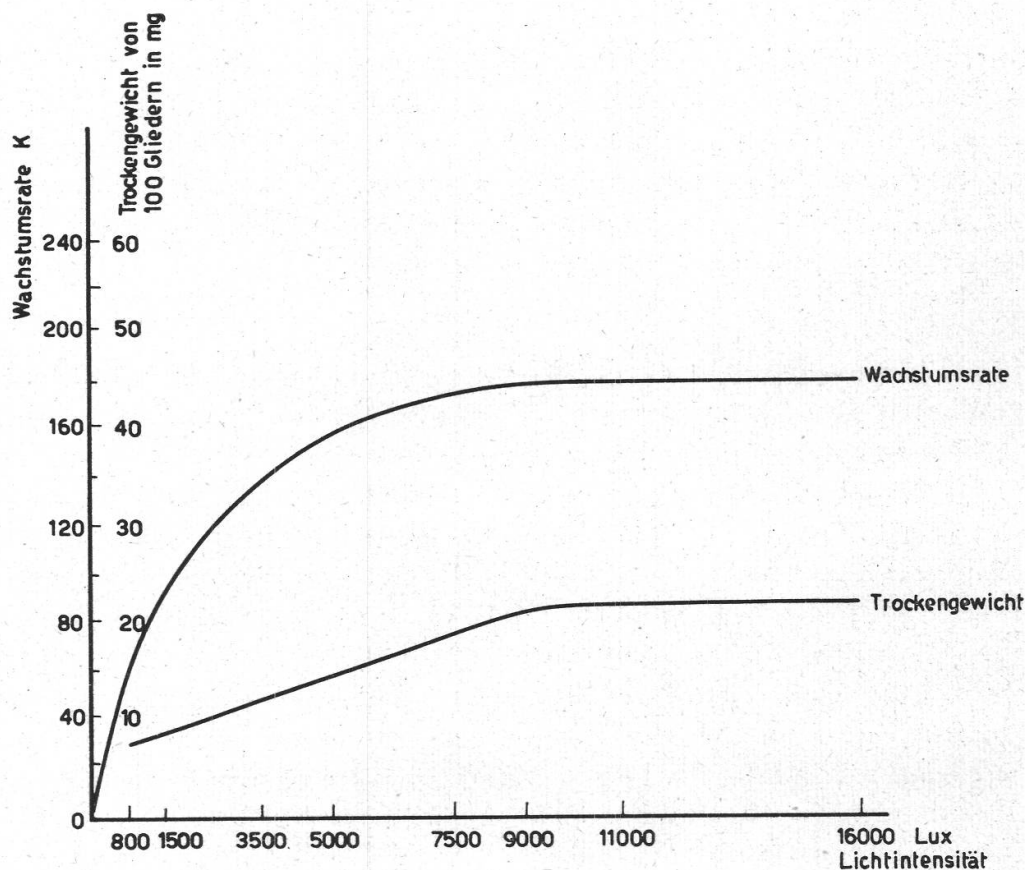


Abbildung 13

Wachstumsrate und Trockengewicht von *Lemna minor* in Abhängigkeit von der Lichtintensität bei 20° (nach A s h b y , 1935)

Allgemein wird bei tiefen Temperaturen die Lichtsättigung bereits mit geringeren Lichtintensitäten erreicht als bei hohen Temperaturen. Abbildung 15 zeigt, daß bei 14° eine Erhöhung der Lichtintensität von 2500 auf 9000 Lux bereits eine hemmende Wirkung haben kann, während bei 24° noch eine deutliche Förderung erzielt wird. In Lösungen mit Zucker treten bei 14° und 9000 Lux bereits Schädigungen auf. Bei 18° und 9000 Lux fallen die Wachstumsraten von Kulturen in Nährlösungen mit und ohne Zucker zusammen.

2. Lichtdauer

Nach Ashby (1929 a) ist die Wachstumsgeschwindigkeit von *Lemna minor* bei abwechselnd zweistündigen Licht- und Dunkelperioden (Lichtperioden mit 3500 und 7000 Lux) ungefähr gleich derjenigen bei zwölfstündigen Perioden. In eigenen Versuchen wurde bei *Lemna gibba* und *Wolffia arrhiza* die Abhängigkeit der Wachstumsrate von der Lichtdauer geprüft (Abbildung 14). Die Wachstumsrate ist für niedere Lichtintensitäten direkt proportional der Dauer der Lichteinwirkung. Es ist deshalb anzunehmen, daß bei den untersuchten Arten bei

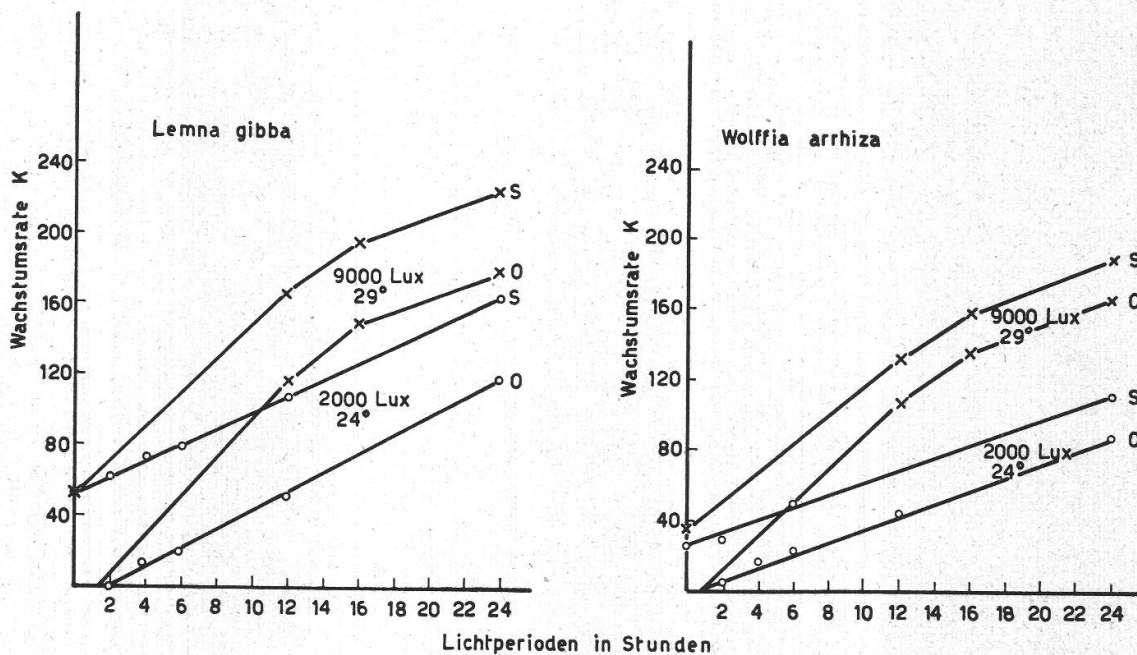


Abbildung 14

Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Lichtdauer. Versuch mit *Lemna gibba* (Stamm 6566) und *Wolffia arrhiza* (Stamm 6862) bei kontinuierlicher Belichtung von 9000 Lux und 2000 Lux und bei 29° resp. 24° in Lösungen mit (S) und ohne (O) Zucker

2000 Lux das Licht das Wachstum begrenzt. Bei 9000 Lux ist die Zunahme, zumindest oberhalb zwölfstündiger Belichtung, nicht mehr linear, sondern erreicht allmählich einen Höchstwert. Es ist wahrscheinlich, daß bei hohen Lichtintensitäten die Höchstgeschwindigkeit erreicht werden kann, auch wenn die Belichtung nicht kontinuierlich ist. Die Kulturen wurden allerdings nur zwei bis drei Wochen unter dem Einfluß der verschiedenen Lichtperioden gehalten. Möglicherweise kann die Pflanze bei nur zweistündiger Lichteinwirkung pro Tag auf die Dauer nicht existieren.

Clark (1925) erhielt bei kontinuierlicher Belichtung (4000 und 9000 Lux) Schädigungen an *Spirodela polyrrhiza*. Diese Schädigungen dürften mehr der hohen Temperatur (Lufttemperatur 30 bis 35°) und

einer ungenügenden Nährlösung als dem kontinuierlichen Licht zuzuschreiben sein. Werden die Glieder genügend kühl und in einer passenden Nährlösung gehalten, so treten bei gleicher Belichtung keine derartigen Schädigungen auf.

Die Lebensdauer der Glieder wird nach W a n g e r m a n n (1952) nicht durch Tageslängen beeinflusst.

Über den Einfluß der Lichtdauer auf die Blütenbildung ist nur wenig bekannt. Für *Lemna gibba* wies K a n d e l e r (1955) nach, daß Blüten nur bei Langtagbedingungen gebildet werden.

D. Der Einfluß der Temperatur auf das Wachstum

1. Wachstumsrate bei konstanter Temperatur

Die Abbildung 15 zeigt die Temperaturabhängigkeit der Wachstumsrate von *Lemna gibba* für verschiedene Lichtintensitäten und für

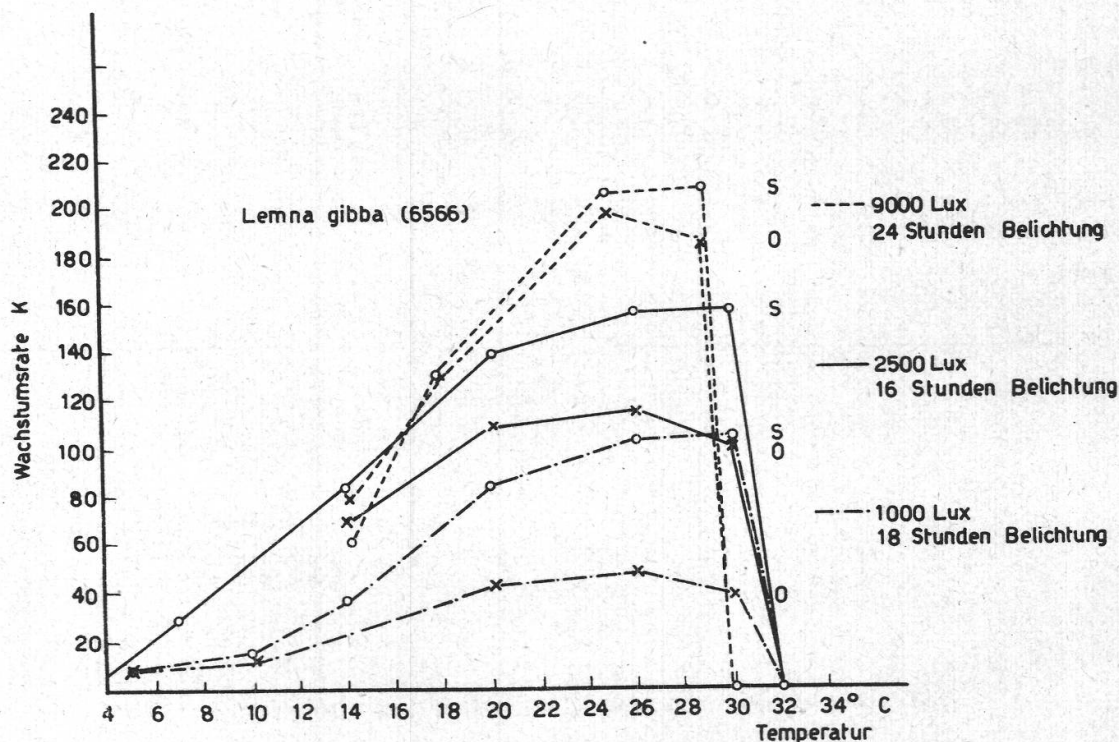


Abbildung 15

Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Temperatur für verschiedene Lichtintensitäten. Versuche mit *Lemna gibba* (Stamm 6566) bei 9000 Lux (kontinuierliche Belichtung), 2500 Lux (16stündige Belichtung), 1000 Lux (18stündige Belichtung) in Lösungen mit (S) und ohne (O) Zucker

Nährlösungen mit (S) und ohne (O) Zucker. Die Kurve zeigt ein Temperaturoptimum, ein Temperaturminimum und ein Temperaturmaximum. Wie weit die Zusammensetzung der Nährlösungen die Lage des Optimums, Minimums und Maximums beeinflusst, wurde nicht geprüft.

Unsere Untersuchungen haben ergeben, daß die einzelnen Arten und Rassen verschiedene Maximal- und Minimaltemperaturen ertragen. Innerhalb der Lemnaceen schwankt die *Maximaltemperatur* (höchste Temperatur, bei der sich die Pflanzen noch dauernd vermehren) zwischen 26° und 37° und die *Minimaltemperatur* (tiefste Temperatur, bei der sich die Pflanzen noch dauernd vermehren) zwischen tiefer als 4° und 18°. Ob die Nährlösungen Zucker enthalten oder nicht, spielt dabei keine große Rolle. Dagegen ist es oft notwendig, die Pflanzen langsam an die extremen Temperaturen zu gewöhnen. Die *optimalen Temperaturen* für Kulturen, die in Nährlösungen ohne Zucker wachsen, liegen für alle untersuchten Stämme und bei allen angewendeten Lichtintensitäten (1000, 2500 und 9000 Lux) zwischen 20° und 30° (zirka 26°). Die Kurven sind zwischen diesen Temperaturen ziemlich flach, so daß sich das genaue Optimum ohne zahlreiche Messungen in kleinen Temperaturabständen nicht feststellen läßt. Unterschiede zwischen Arten und Rassen konnten deshalb keine erkannt werden. In Lösungen mit Zucker kann man oft ein höheres Optimum beobachten (zwischen 23° und 32°), das für eine Art oder Rasse charakteristisch sein kann.

Die Literaturangaben über Temperaturoptima bei Lemnaceen stimmen nicht alle miteinander überein. Hicks (1934) und Ashby und O'Leary (1935) erhielten für den gleichen Stamm von *Lemna minor* das beste Wachstum in Nährlösungen ohne Zucker bei 30° bzw. 29°. *Spirodela polyrrhiza* hat nach Jacobs (1947) ein Temperaturoptimum in Nährlösungen ohne Zucker bei 25°. Dieser Unterschied ist vielleicht auf die verschiedenen Versuchsanordnungen zurückzuführen. Daß die Optima, speziell bei Lösungen ohne Zucker, nicht höher liegen, ist erstaunlich, da ja die Maximaltemperaturen meist bedeutend höher sind. Ob in unseren Kulturen oberhalb 26° das CO₂ begrenzend und deshalb das Optimum nach tieferen Temperaturen verschoben wird, müßte genau geprüft werden. Möglicherweise hält aber die Geschwindigkeit irgendeines Aufbauprozesses nicht Schritt mit der bei hohen Temperaturen stark erhöhten Atmung. Bei hohen Temperaturen wird ja auch das Gewicht des Gliedes zuerst auf ein Minimum reduziert, bevor die Wachstumsrate abnimmt. Die Glieder, die bei höheren Temperaturen gewachsen sind, haben allgemein ein geringeres Gewicht als diejenigen, die bei tieferen Temperaturen gewachsen sind. Die Maximal- und Minimaltemperaturen der Lemnaceen sind ähnlich denjenigen anderer Blütenpflanzen. Für kürzere Zeit mögen übrigens die meisten Lemnaceen auch bedeutend höhere und tiefere Temperaturen ertragen. Jacobs (1947) konnte beispielsweise Turionen (Ruheknospen) von *Spirodela polyrrhiza* für 24 Stunden bei 50°, für eine Woche bei 45° oder für mindestens drei Wochen bei -4° halten, ohne daß irgendwelche Schädigungen auftraten. Einzelne Glieder unseres Stammes 6600 (*Lemna cyclostasa*) blieben während 50 Tagen bei 33° im Dunkeln in Lösungen mit Zucker lebens-

fähig, während das Wachstum bereits nach zehn Tagen eingestellt wurde (Minimaltemperatur von 6600 zirka 31°). *Wolffia punctata* zeigte in einer Massenkultur noch verschiedene lebensfähige Keime nach zwei Monaten in der Dunkelheit (Nährlösung mit Zucker) bei 5° (Minimaltemperatur zirka 16,5°). Es ist kaum anzunehmen, daß oberhalb der Maximaltemperaturen (bis zirka 45°) wirklich Plasmaschädigungen auftreten, sondern die Glieder gehen wahrscheinlich durch Verhungern zugrunde, sobald alle Reservestoffe durch die erhöhte Atmung aufgebraucht sind. Auch bei Temperaturen unterhalb der Minimaltemperatur (bis wenig unter 0°) wird der Tod wohl nicht durch Plasmaschädigungen verursacht, sondern durch Verhungern. Der Stoffhaushalt ist gestört, und die Stoffbilanz wird negativ.

2. Gliedfläche bei konstanter Temperatur

Auch das Ausmaß der Gliedfläche wird durch die Temperatur beeinflusst. Die *Lemna minor*-Rasse, die von A s h b y und O x l e y (1935) verwendet wurde, zeigte eine Abnahme der Gliedfläche mit der Temperatur bis 21°. Oberhalb dieses Punktes war die Größe indessen unabhängig von der Temperatur. Eigene Flächenmessungen an je 50 der größten einzelnen Glieder einer Kultur ließen erkennen, daß die Gliedfläche von *Lemna minor* bei niedriger Lichtintensität zwischen 10° und 26° sich nicht stark verändert (Tabelle 6). Bei hohen Temperaturen

Tabelle 6

Durchschnittliche Fläche eines ausgewachsenen Gliedes in Quadratmillimeter bei 18stündiger Belichtung von 1000 Lux und unter verschiedenen Temperaturen.
Resultat aus vier Replikaten zu 50 Gliedern

Art	Nährlösung	Temperatur			
		10°	20°	26°	32°
<i>Lemna minor</i> (6580)	ohne Zucker	4,4	5,7	4,0	2,6
	mit Zucker	4,2	6,8	6,5	4,2
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (6628)	ohne Zucker	Turionen	16,5	15,2	13,2
	mit Zucker	(2,7)	22,3	35,0	38,7

nimmt die Durchschnittsfläche etwas ab. Bei *Spirodela polyrrhiza* sind die Verhältnisse zum Teil etwas anders, da bei tiefen Temperaturen kleinflächige Turionen gebildet werden. Ganz allgemein ist die Fläche bei niederen Lichtintensitäten in zuckerhaltigen Lösungen größer als in solchen ohne Zucker. A s h b y und O x l e y verwendeten vor allem hohe Lichtintensitäten. Bei ihnen wurden nicht die größten Glieder gemessen, sondern die Gesamtkultur. Bei Kulturen aus höheren Temperaturen ist indessen der Anteil an kleinen jungen Gliedern größer und die

Durchschnittsfläche deshalb geringer als bei den langsam wachsenden Kulturen aus niederen Temperaturen. Dies erklärt den Unterschied gegenüber unseren Resultaten.

3. Trockengewicht bei konstanter Temperatur

Das durchschnittliche Trockengewicht von ausgewachsenen Einzelgliedern (je 50 der größten Glieder einer Kultur) zeigt zwischen 20° und 30° keine großen Unterschiede (Abbildung 16). Unterhalb 20° nimmt es

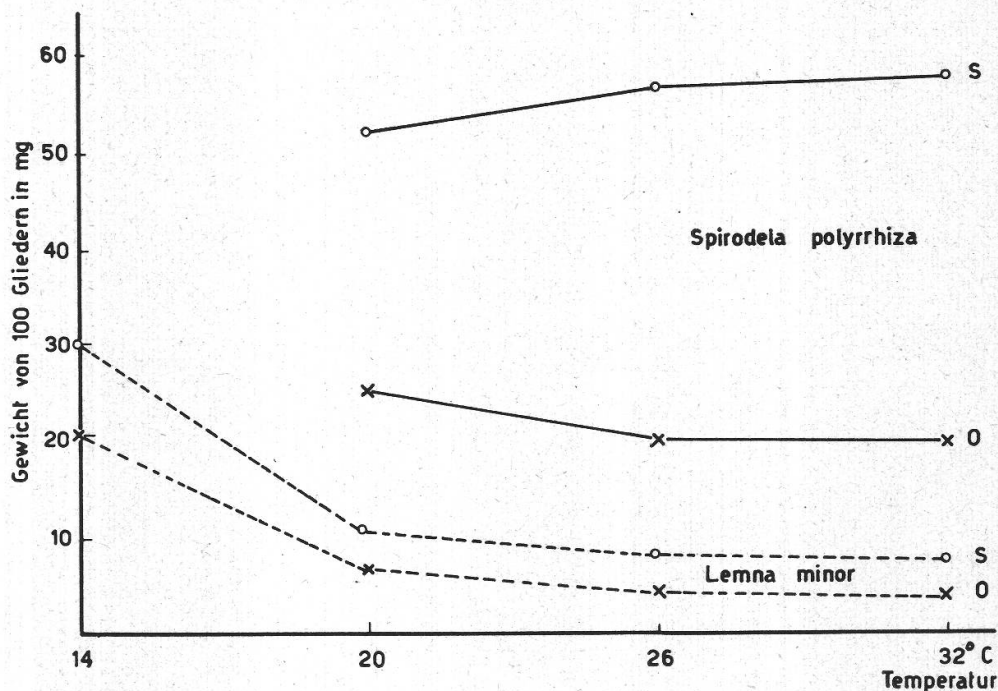


Abbildung 16

Trockengewicht in Abhängigkeit von der Temperatur. Versuche mit *Spirodela polyrrhiza* (Stamm 6628) und *Lemna minor* (Stamm 6580) in Lösungen mit (S) und ohne (O) Zucker

für *Lemna minor* mit sinkender Temperatur zu. *Spirodela polyrrhiza* verhält sich auch hier wegen der Bildung von Turionen bei tiefen Temperaturen anders. Das höhere Trockengewicht von *Lemna minor* bei tiefen Temperaturen deutet an, daß nicht mehr ausschließlich die Bildung von Kohlenhydraten, sondern auch ihre weitere Verarbeitung für das Wachstum begrenzend ist. Ashby und Oxley (1935) kamen prinzipiell zu den gleichen Resultaten. In zuckerhaltigen Lösungen erhielt ich für beide untersuchten Arten (Abbildung 16) bei der niederen Lichtintensität von 1000 Lux durchwegs ein höheres Durchschnittsgewicht.

4. Wachstumsraten bei verschiedenen Tages- und Nachttemperaturen

Häufig wirken sich bei Blütenpflanzen unterschiedliche Tages- und Nachttemperaturen günstig auf das Wachstum aus (Went, 1954; Hiesey, 1953 a und b). Es war deshalb interessant, zu erfahren, ob ein solcher Effekt auch bei Lemnaceen anzutreffen ist.

Tabelle 7

Wachstumsraten für zehn Lemnaceenstämme bei 16stündiger Lichtperiode von 2500 Lux, Tagestemperaturen von 26° und Nachttemperaturen von 14°. Vergleichsweise sind die Werte bei kontinuierlichen Temperaturen von 14°, 26° und 22° angegeben

Art	Stamm	Nährlösung	Temperatur			
			26°/14°	14°	26°	22°
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6593	ohne Zucker	97	0	102	92
		mit Zucker	136	0	165	135
	6737	ohne Zucker	96	0	100	91
		mit Zucker	135	0	170	138
<i>Lemna gibba</i>	6745	ohne Zucker	93	65	115	110
		mit Zucker	136	90	149	142
<i>Lemna minor</i> I	6573	ohne Zucker	76	8	80	70
		mit Zucker	112	68	120	107
	6736	ohne Zucker	85	65	99	77
		mit Zucker	133	72	135	125
<i>Lemna minor</i> II	6570	ohne Zucker	75	55	90	82
		mit Zucker	100	66	115	105
	6579	ohne Zucker	75	51	88	77
		mit Zucker	112	66	121	109
<i>Lemna cyclostasa</i> . . .	6584	ohne Zucker	102	50	128	117
		mit Zucker	143	65	162	148
	6600	ohne Zucker	90	60	111	100
		mit Zucker	126	61	148	136
	6744	ohne Zucker	107	55	130	120
		mit Zucker	147	64	158	148

Zehn verschiedene Stämme wurden bei einer Lichttemperatur von 26° (16 Stunden pro Tag) und bei einer Dunkeltemperatur von 14° (8 Stunden pro Tag) gehalten. In Tabelle 7 sind die Resultate zusammengestellt und mit denjenigen von Kulturen verglichen, die dauernd bei 14° resp. 26° wuchsen. Ebenso ist vergleichsweise der entsprechende Wert für 22° (durchschnittlich wirkende Temperatur) angeführt. Der Wert für die Wachstumsrate bei wechselnder Temperatur (26°/14°) liegt immer über demjenigen bei 14° und unter demjenigen bei 26°. Meist zeigt er sich demjenigen der Durchschnittstemperatur von 22° sehr ähnlich. Da das Wachstum bei wechselnder Temperatur nicht sehr

regelmäßig ist, können mit diesen Untersuchungen kleinere Abweichungen vom Durchschnitt nicht erfaßt werden. Es ist auch unmöglich, eventuelle Unterschiede im Verhalten der verschiedenen Stämme festzustellen. Größere Unterschiede, wie sie etwa Hiesey (1953 b) an *Achillea* gefunden hat, fehlen vollständig. Eine Küstenrasse von *Achillea* zeigte zum Beispiel bei kontinuierlicher Temperatur von 26° ein viel schlechteres Wachstum als bei einer Tagestemperatur von 26° und einer Nachttemperatur von 17°. Verschiedene ökologische Rassen verhielten sich unter identischen Bedingungen ganz verschieden. Die Stengellänge kann allerdings kaum mit der Neubildung von Gliedern bei Lemnaceen verglichen werden. Das Stengelwachstum ist begrenzt, die Gliederbildung wiederholt sich immerwährend. Nach Went (1954) werden die in den Blättern der Blütenpflanzen produzierten Kohlenhydrate in der Nacht zu den Verbrauchszentren transportiert. Dieser Transport geht bei tiefen Temperaturen rascher vor sich als bei höheren. Die Atmung nimmt indessen wie ein einfacher chemischer Prozeß mit der Temperatur zu. Die günstigste Nachttemperatur einer Pflanze liegt demnach irgendwo zwischen der optimalen Atmungstemperatur und der optimalen Zuckertransporttemperatur.

Bei den Lemnaceen kann das Transportproblem weitgehend vernachlässigt werden. Praktisch assimilieren sämtliche Gewebe, und nicht assimilierende Zellen können durch die Diffusion rasch erreicht werden. Leitbündel fehlen auch oder sind auf ein Minimum reduziert. Bei Lemnaceen wurde denn auch kein günstiger Effekt von tiefen Nachttemperaturen gefunden. Bei der einzelligen Alge *Chlorella* wurden allerdings, namentlich bei Temperaturen über 25°, deutlich höhere Gewichtserträge erhalten, wenn die Temperatur in der Dunkelheit tiefer lag als im Licht (Davis et al., 1953). Die mittlere Wachstumsrate wurde durch tiefere Nachttemperaturen indessen nicht erhöht. Es ist einleuchtend, daß bei tieferen Nachttemperaturen vor allem das Gewicht pro Zelle stark erhöht wird, da dann die Stoffwechselvorgänge (speziell die Atmung) weniger intensiv vor sich gehen und deshalb auch weniger Zucker aufgebraucht wird. Für einen eingehenden Vergleich mit *Chlorella* müßte bei den Lemnaceen auch das Gliedgewicht gemessen werden. Temperaturerniedrigung während der Dunkelperiode hat sicher bei Lemnaceen einen günstigen Einfluß, sobald die Tagestemperaturen so hoch werden, daß sie bei ständiger Einwirkung die Pflanzen schädigen oder im Wachstum stark hemmen. Nähere Untersuchungen in dieser Richtung wurden aber keine durchgeführt.

E. Heterotrophes Wachstum

Daß die Lemnaceen Zucker aufnehmen können, wurde bereits früher erwähnt. Die Zuckerzugabe erhöht das Wachstum namentlich bei

niederer Lichtintensität ganz beachtlich. Bei hoher Lichtintensität und Temperaturen unter 24° verschwindet diese Förderung ganz (Abbildung 15). Auch im Dunkeln vermögen die Lemnaceen den Zucker auszunützen. G o r h a m (1945 und 1953), T h i m a n n und E d m o n d s o n (1949) und H u t n e r (1953) vermochten Lemnaceen im Dunkeln zu kultivieren. G o r h a m ließ *Lemna minor* und *Spirodela oligorrhiza* für längere Zeit (bis zu 189 Tagen) mit Erfolg in völliger Dunkelheit wachsen. Interessant ist die Tatsache, daß *Lemna minor* mit Zucker allein als organische Zugabe nicht gedeihen konnte. Neben einer organischen Stickstoffquelle mußte G o r h a m s Stamm auch mit Hefenextrakt (mit einem Wuchsstoff aus der Vitamin-B-Gruppe?) versorgt werden. Von 23 untersuchten Aminosäuren ergaben nach G o r h a m einzig d,l-Isoleucin, d,l-Aminobuttersäure und β -Alanin eine Wachs-

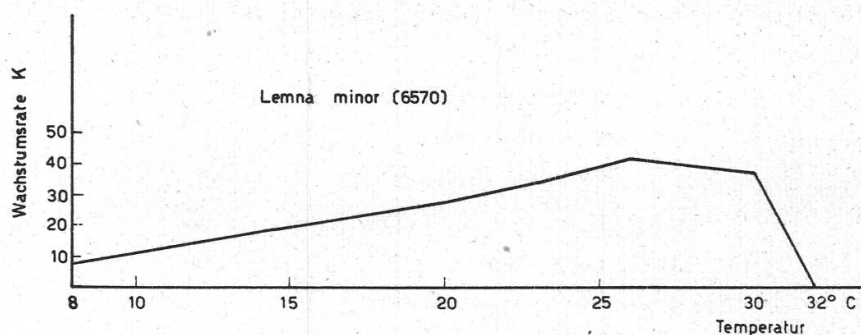


Abbildung 17

Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Temperatur im Dunkeln.
Versuch mit *Lemna minor* (6570) in Lösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

tumsförderung, während die anderen entweder keinen oder einen schädlichen Effekt zeigten. Am besten bewährte sich eine Zugabe von Caseinhydrolysat (ein Gemisch von verschiedenen Aminosäuren, das durch saure Hydrolyse aus Casein gewonnen wird), auch «Casamino acids» genannt. Im Gegensatz zu *Lemna minor* konnte *Spirodela oligorrhiza* bis zu einem gewissen Grade Nitrat als Stickstoffquelle benützen.

In unseren Versuchen konnten alle verwendeten Stämme in der Dunkelheit mit 1 % Zucker, 0,08 % Caseinhydrolysat und 0,004 % Hefenextrakt kultiviert werden (Gewichtsmengen nach G o r h a m, 1953). Die Abhängigkeit des Dunkelwachstums von der Temperatur ist in Abbildung 17 dargestellt. Die Wachstumsraten betragen 15 bis 50 % derjenigen, die unter optimalen Lichtbedingungen zustande kommen. Die untersuchten Arten und Rassen verhalten sich verschieden in bezug auf die Höhe der Wachstumsrate, auf die Lage des Temperaturoptimums und auf den Bedarf an organischem Stickstoff. Die Glieder der Lemnaceen erhalten, wenn sie im Dunkeln wachsen, eine gelblich-weiße Farbe

und nur ganz kurz ausgebildete oder rudimentäre Wurzeln. Fläche und Gewicht sind kleiner als bei Gliedern, die im Licht wachsen. Es kann gezeigt werden, daß bei niederen Lichtintensitäten die Wachstumskurve für Pflanzen in Nährlösungen mit Zucker sich zusammensetzt aus den Wachstumsraten in Nährlösungen ohne Zucker bei der gleichen Lichtintensität, plus denjenigen in Nährlösungen mit Zucker im Dunkeln (Abbildung 18). Die Wachstumsrate K_1 beträgt für *Spirodela polyrrhiza* 6628 bei 26° und 1000 Lux in Nährlösung ohne Zucker 38. In der Dunkelheit und in Nährlösung mit Zucker beträgt K_2 101. Bei 1000 Lux,

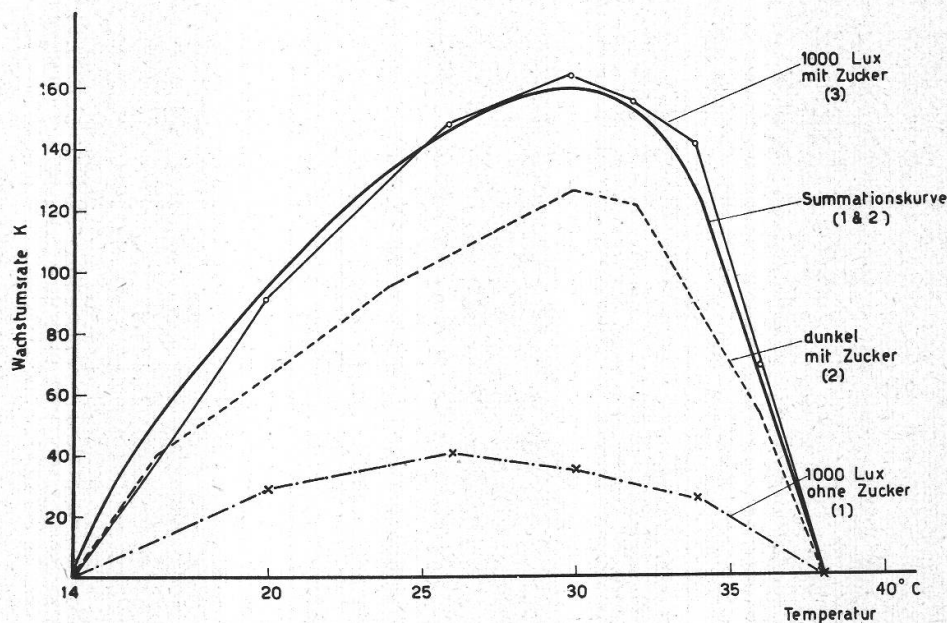


Abbildung 18

Darstellung der additiven Förderung der Wachstumsrate von *Spirodela polyrrhiza* (Stamm 6628) durch Zucker. Die Abbildung zeigt die Wachstumsrate in Abhängigkeit von der Temperatur bei 18stündiger Belichtung von 1000 Lux. 1 (1000 Lux, ohne Zucker) + 2 (dunkel, mit Zucker) = 3 (1000 Lux, mit Zucker)

aber in Nährlösung mit Zucker, ergibt sich eine Wachstumsrate K_3 von 141, ziemlich genau die Summe von $K_1 + K_2$ (139). Weitere Beispiele kann man aus Tabellen 16 und 17 errechnen. Von einer von Stamm zu Stamm oder von Art zu Art verschiedenen Lichtintensität an entspricht die Wachstumszunahme, die durch Zucker hervorgerufen wird, nicht mehr der theoretisch möglichen Verbesserung. Sobald die Lichtsättigungsgrenze erreicht ist, ruft auch eine Zuckerzugabe, wenigstens unterhalb 24°, keine Wachstumsförderung mehr hervor. Bristol-Roach fand bereits 1928 eine ähnlich additive Wirkung von Zucker bei der Grünalge *Scenedesmus*. Bei hohen Lichtintensitäten hatte Zucker (Glucose) keinen Einfluß mehr auf die Algen.

F. Blühen

Während über Blütenbeobachtungen in der Natur zahlreiche Literatur existiert (z. B. Saeger, 1929; Hicks, 1932), sind über experimentelle Blütenerzeugung nur wenige Arbeiten vorhanden. Hicks (1932) erreichte Blütenbildung bei *Lemna minor*, *L. minor* var. *purpurea* und *L. trisulca* durch Behandlung mit verdünnter Kalilauge (KOH). Ebenso erhielt er Blüten von *Lemna minor*, *L. minor* var. *purpurea*, *L. trisulca*, *L. cyclostasa*, *L. minima* und *Wolffia columbiana* nach Ultraviolettlichtbestrahlung (Quarz-Hg-Dampf-Lampe, 110 Volt, 75 cm Abstand, 8 bis 87 Minuten Behandlungsdauer und 38 cm Abstand, 5 bis 20 Minuten Behandlungsdauer). Die Blüten wurden nur gebildet, wenn die Kulturen zuvor gutes Wachstum und genügend Reserven hatten. *Lemna trisulca* mußte zudem bereits eine bestimmte morphologische Gestalt haben. Keine Blütenbildung erhielt Hicks bei der Behandlung mit verschiedenen Lichtintensitäten, Tageslängen, Chemikalien usw. Kandler (1955) weist mit Recht darauf hin, daß Hicks seine Kontrollen nicht nach Blütenanlagen untersucht habe. Es wäre möglich, daß UV-Licht und niedere H^+ -Konzentration die Entwicklung der Blüten aus bereits vorhandenen Blütenanlagen bewirkt. Die Untersuchungen von Hicks wurden bis heute durch keine Beobachtungen anderer Autoren bestätigt (Untersuchungen mit UV-Licht, pH-Messungen usw.). Kandler (1955, 1956) untersuchte die Bedingungen für das Blühen bei *Lemna gibba*. Er kultivierte die Sprosse bei 30°. Der von ihm verwendete Stamm erwies sich als Langtagpflanze, wobei eine mindestens 12- bis 14stündige Lichtperiode pro Tag zur Blütenbildung notwendig ist. Kandler zeigte auch, daß speziell tiefrotes bis infrarotes Licht (700 bis 900 m μ) die Blütenbildung fördert. Starkes hellrotes Licht (600 bis 700 m μ) hemmt die Blütenbildung. Kandler nimmt an, daß im *Lemna*-Glied zwei Pigmente antagonistisch wirken, von denen das blühfördernde eine maximale Absorption im tiefroten, das blühhemmende eine solche im hellroten Licht hat. Das blühhemmende Pigment ist weniger empfindlich als das blühfördernde. Aus eigenen Beobachtungen kann noch beigefügt werden, daß sich verschiedene Stämme und Arten hinsichtlich der Blühwilligkeit verschieden verhalten. In unseren Untersuchungen blühten Stämme von drei Arten: *Lemna minor* I, *L. gibba* und *L. perpusilla*. Alle blühenden Stämme blühen nur bei hohen Temperaturen (bei 2000, 2500 und 9000 Lux mindestens 24°). Die hohe Temperatur muß nur während kurzer Zeit einwirken. *Lemna minor* I 6573 blühte auch bei 14°, wenn die Nährlösung bereits überdeckenden Pflanzen für 12 Stunden auf 30° erwärmt wurden. Das Blühen begann nach 14 Tagen. Das Blühen tritt in den meisten Fällen erst in alten Kulturen auf (drei bis vier Wochen nach dem Überimpfen). Die Blütenanlagen werden wahrscheinlich erst nach ein bis zwei Wochen

Wachstum gebildet. Glieder von *Lemna minor* I 6573, die unter nicht blühfördernden Bedingungen (2500 Lux, 20°) gehalten wurden, blühten bei 30° bereits nach 10 Tagen, wenn man sie in Nährlösungen alter, blühender Kulturen überführte. In frischen Nährlösungen blühten sie nicht vor 18 bis 24 Tagen. Werden bereits blühende Glieder in frische Nährlösung gebracht, so stellen die nachfolgenden jungen Glieder das Blühen nach kurzer Zeit ein. Erst wenn die Pflanzen die Nährlösung wieder überdecken, beginnen sie wieder erneut zu blühen. K a n d e l e r erhielt Blüten bei *Lemna gibba* in frischen Nährlösungen durch Belichtung mit geeignetem tiefrotem Licht.

Unsere Tastversuche, nichtblühende Stämme in Mischkulturen mit blühenden zur Blütenbildung anzuregen, zeigten nur in einem Falle Erfolg. *Lemna gibba* 6745 blühte in Mischkulturen mit blühender *L. minor* I 6573 bei 2500 Lux (16stündige Belichtung mit Tageslichtfluoreszenzlampen). Kontrollen blühten nicht. Indessen vermag Stamm 6745 bei 9000 Lux (kontinuierliche Belichtung mit HWA-500-Mischlichtlampen) in reinen Kulturen zu blühen. In Mischkulturen mit blühender *L. perpusilla* 6746 blühte *L. gibba* 6745 bei 2500 Lux nicht. *L. gibba* 6566 und *L. minor* II 6570 blühten bei 2500 Lux in keiner Mischkultur mit blühender *L. minor* I 6573.

Im Gegensatz zu *Lemna gibba* und *L. minor* I zeigte sich die dritte blühende Art, *L. perpusilla*, wenigstens in zwei Stämmen (6746, 7001) unabhängig von der Belichtungsperiode.

G. Turionenbildung

Unter Turion verstehen wir bei Lemnaceen ein Glied, das durch Einlagerung von zahlreichen Stärkekörnern spezifisch schwerer als das Wasser geworden ist und deshalb auf den Boden sinkt. Da die Hohlräume im Innern ausgefüllt werden, entsteht ein mehr oder weniger kompaktes Glied. Durch das Niedersinken auf den Boden entzieht sich das Turion vor allem extremen Temperaturschwankungen. Es wartet in diesem Zustand bessere Lebensbedingungen ab, um dann wieder an die Oberfläche zu steigen und normale Glieder auszubilden.

Turionen werden gebildet von *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna minor* I, gewissen Stämmen von *Lemna minor* II und von *Wolffia arrhiza*, *Wolffia columbiana* und *Wolffia punctata*.

Die Turionen von *Spirodela polyrrhiza* sind allgemein bekannt und mehrfach beschrieben worden (z. B. J a c o b s, 1947). Sie sind bedeutend kleiner als die normalen Glieder ($\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ der Fläche), haben aber ungefähr das gleiche oder ein größeres Trockengewicht wie diese. Das Turion von *Sp. polyrrhiza* ist dunkel olivgrün gefärbt, rundlich-nierenförmig und nur mit Wurzelrudimenten besetzt. In der Regel ist es nicht fähig, selbst neue Turionen zu bilden. Die Turionen von *Lemna*

minor (bereits bei Thompson, 1898, erwähnt) sind etwas kleiner und dunkler gefärbt als normale Glieder und besitzen ebenfalls nur ein Wurzelrudiment. Die Turionen von *Wolffia* unterscheiden sich äußerlich fast gar nicht von den normalen Gliedern. Sowohl die Turionen von *Lemna minor* wie von Wolffien können zum Teil selbst wieder neue Turionen bilden. Jacobs (1947) prüfte sehr eingehend die Bedingungen zur Turionenbildung bei *Spirodela polyrrhiza*. Seine Resultate zeigten, daß ein Überschuß an gebildeten Kohlenhydraten (also bei hoher Lichtintensität und guter CO₂-Zufuhr) die Turionenbildung auslösen kann. Dieser Überschuß tritt namentlich dann auf, wenn infolge niedrigen Stickstoffgehaltes der Nährlösung oder niedriger Temperatur das Wachstum stark herabgesetzt wird. Bringt man *Spirodela*-Pflanzen zu Temperaturen unterhalb ihrer Minimaltemperatur, so vermögen sie noch für kürzere Zeit Turionen zu bilden. Turionen brauchen eine gewisse Ruheperiode, bevor sie wieder auskeimen. Turionen, die unter hohen Temperaturen gebildet wurden, brauchen beispielsweise eine längere Einwirkung von tiefen Temperaturen vor der Keimung. Zur Keimung ist eine Temperatur von mindestens 15° notwendig.

III. Vergleichende physiologische Untersuchungen

Die vergleichenden physiologischen Experimente wurden im wesentlichen auf die Prüfung der Wachstumsraten beschränkt. Die verschiedenen Stämme unterscheiden sich natürlich auch in zahlreichen anderen Eigenschaften, wie Fläche, Gewicht, Pigmentierung, Wurzellänge usw. Die Wachstumsrate hat indessen den Vorteil, daß sie einfach ermittelt und verglichen werden kann. Zudem ist die Vermehrungsfähigkeit der Pflanze eine der wichtigsten Eigenschaften im Konkurrenzkampf in der Natur und vom ökologischen Standpunkt aus sehr interessant. In unseren Kulturen wurden vor allem die Temperaturen und das Licht variiert. Ferner wurde das Wachstum im Dunkeln und bei Zugabe von Zucker verglichen. Für wenige Stämme wurde auch der Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf die Wachstumsrate geprüft. Im Gegensatz zum allgemein physiologischen Teil werden hier nur die Unterschiede herausgehoben. Leider konnten nicht alle Stämme unter allen Bedingungen kultiviert werden, so daß nicht ein durchgehender Vergleich möglich ist. Die physiologischen Merkmale jeder Art und Rasse sind im Kapitel «Vergleich der ökologischen und physiologischen Untersuchungen» zusammengefaßt.

A. Wachstum bei verschiedenen Konzentrationen der Nährlösung

Die Wachstumsraten einer Reihe von Stämmen wurden bei zwei verschiedenen Konzentrationen von Hutners Nährlösung geprüft und

verglichen (Tabelle 8). Bei der Verdünnung auf $\frac{1}{3}$ der ursprünglichen Konzentration sind die Wachstumsraten unvermindert (manchmal sogar höher) und regelmäßig. Bei 100facher Verdünnung sind sie oft nicht mehr konstant. Da durch die Pflanzen der Lösung stets Nährstoffe entzogen werden, macht sich sehr bald eine Konzentrationsverringering bemerkbar. Die Nährlösung muß deshalb oft gewechselt werden. Wird sie nicht erneuert, so hört das Wachstum bei einzelnen Stämmen innert kurzem auf. Die Glieder bleiben zwar auch so noch viele Monate am Leben.

Tabelle 8

Das Verhältnis der Wachstumsraten (K_1/K_2) von Kulturen aus zwei verschiedenen Nährlösungskonzentrationen ($\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{100}$)

Stamm	Art	$K_1 (\frac{1}{3})$	$K_2 (\frac{1}{100})$	K_1/K_2
6566	<i>Lemna gibba</i>	115	50	2,3
6736	<i>Lemna minor</i> I	105	51	2,1
6727	<i>Lemna minor</i> I	102	56	1,8
6861	<i>Lemna gibba</i>	98	61	1,6
6725	<i>Spirodela oligorrhiza</i>	118	71	1,6
7004	<i>Lemna minor</i> II	106	66	1,6
6579	<i>Lemna minor</i> II	104	74	1,4
7003	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	106	75	1,4
6580	<i>Lemna minor</i> II	126	99	1,3
6746	<i>Lemna perpusilla</i>	193	161	1,2
6862	<i>Wolffia arrhiza</i>	88	71	1,2
6584	<i>Lemna cyclostasa</i>	151	138	1,1
6717	<i>Lemna cyclostasa</i>	125	118	1,1
6752	<i>Lemna cyclostasa</i>	124	118	1,1
6722	<i>Wolffia columbiana</i>	64	66	1,0
6592	<i>Wolffia punctata</i>	107	107	1,0
7000	<i>Wolffiella floridana</i>	26	25	1,0
6748	<i>Wolffiella lingulata</i>	35	46	1,0

Die Unterschiede im Verhältnis der Wachstumsraten von Kulturen aus den beiden verschieden konzentrierten Nährlösungen sind sehr auffällig. Dünnblättrige und submers lebende Arten zeigen fast keinen Wachstumsabfall zwischen den beiden Konzentrationen. Dickblättrige Arten, wie *Lemna gibba* (hier vor allem der kalifornische Stamm) und *L. minor* I, können offenbar die Nährstoffe in verdünnten Nährlösungen weniger gut ausnützen und zeigen nur ein sehr langsames Wachstum. Solche Arten stellen ihr Wachstum bei 1000facher Verdünnung ein, zum Beispiel *Lemna gibba* 6566 und *Spirodela oligorrhiza* 6631. Dagegen zeigte die kleine, fast ganz submers lebende *Wolffia punctata* in der 1000fachen Verdünnung nach drei Wochen immer noch 85 % der ursprünglichen Wachstumsrate.

B. Wachstum bei verschiedenen Lichtintensitäten

Es wurde bereits dargelegt, daß die Wachstumsrate mit zunehmender Lichtintensität einem Maximum zustrebt, das bei gleicher Temperatur nicht überschritten werden kann. In zuckerhaltiger Lösung wird dieses Maximum bedeutend früher erreicht als in Lösungen, die keinen

Tabelle 9
Wachstumsraten bei 24° und 2000 bzw. 9000 Lux

Art und Stamm	Wachstumsraten			
	Nährlösung mit Zucker		Nährlösung ohne Zucker	
	2000 Lux	9000 Lux	2000 Lux	9000 Lux
<i>Spirodela polyrrhiza</i>				
6581	164	206	111	188
6613	168	210	105	198
7003	173	210	106	202
6627	193	228	120	208
7010	195	231	111	216
<i>Spirodela oligorrhiza</i>				
6725	165	205	118	195
<i>Lemna gibba</i>				
6566	172	216	122	205
6583	—	204	—	195
6729	184	204	130	186
6745	184	211	132	201
6861	143	175	98	153
7007	140	181	98	150
<i>Lemna minor I</i>				
6573	—	181	—	165
6853	121	184	88	172
6601	156	188	122	186
6736	152	196	118	183
6619	137	195	105	189
6727	130	191	98	185
<i>Lemna minor II</i>				
6580	154	215	126	210
6742	—	210	—	201
6568	—	188	—	185
6570	150	198	108	175
6579	148	188	104	184
6591	141	185	104	183
6625	139	184	105	172
7004	143	177	106	174
7008	143	189	100	182

Art und Stamm	Wachstumsraten			
	Nährlösung mit Zucker		Nährlösung ohne Zucker	
	2000 Lux	9000 Lux	2000 Lux	9000 Lux
<i>Lemna perpusilla</i>				
6609	246	255	177	241
6612	225	262	175	254
6746	230	258	193	258
6748	215	266	149	233
<i>Lemna cyclostasa</i>				
6584	161	173	151	176
6589	—	168	—	174
6711	168	171	158	183
6744	159	—	150	—
6717	158	174	125	170
6737	152	168	128	165
6726	185	228	150	232
6747	202	220	164	231
6752	186	195	124	187
7002	—	198	—	192
7005	185	206	141	209
6597	—	148	—	152
6600	153	155	119	156
<i>Lemna trisulca</i> *				
6601	40 (72)	78 (88)	0	0
6624	68 (72)	75 (96)	0	0
6722	91 (103)	93 (88)	0	0
<i>Wolffia arrhiza</i> *				
6862	108 (130)	158 (154)	88	156
<i>Wolffia columbiana</i> *				
6722	106 (118)	121 (136)	64	95
<i>Wolffia punctata</i> *				
6592	135 (157)	165 (150)	107	156
<i>Wolffiella floridana</i> *				
7000	42 (51)	60 (57)	26	40
<i>Wolffiella lingulata</i>				
6748	86	107	35	57

* Bei einigen Arten ist die Wachstumsrate bei Zugabe von Caseinhydrolysat und Hefenextrakt größer. Sie ist in Klammern beigegefügt.

Zucker enthalten. Wahrscheinlich wird dieser Wert bei kontinuierlicher Belichtung bei 9000 Lux der Mischlichtlampe HWA 500 erreicht, zumindest in Kulturen, deren Lösung zuckerhaltig ist. Tabelle 9 zeigt die

Tabelle 10
Maximale Wachstumsraten von Lemnaceen bei 24° C

Wachstums- raten	Art	Stamm	Herkunft
60	<i>Wolffiella floridana</i>	7000	Texas
88–103	<i>Lemna trisulca</i>	6601, 6624, 6722	Kalifornien, Schweiz, Nebraska
107	<i>Wolffiella lingulata</i>	6748	Kalifornien
136	<i>Wolffia columbiana</i>	6722	Nebraska
152–156	<i>Lemna cyclostasa</i>	6597, 6600	Great Basin (Kalifornien)
150	<i>Wolffia arrhiza</i>	6862, 7014	Westeuropa
165	<i>Wolffia punctata</i>	6592	Kalifornien
168–183	<i>Lemna cyclostasa</i>	6584, 6589, 6711, 6717, 6737, 6744	Kalifornien, Guatemala, Washington
175–181	<i>Lemna gibba</i>	6861, 7007	Italien
177–198	<i>Lemna minor</i> I u. II	6573, 6568, 6570, 6579, 6591, 6601, 6619, 6625, 6727, 6736, 7004, 7008, 7011	Nordamerika, Europa
195–209	<i>Lemna cyclostasa</i>	7002, 7005, 6752	Louisiana, Florida, Nebraska
205	<i>Spirodela oligorrhiza</i>	6725	Harvard University (aus Kultur)
204–210	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6613, 6731, 6581, 7003	Nordamerika
204–216	<i>Lemna gibba</i>	6566, 6583, 6729, 6745	Kalifornien
210–215	<i>Lemna minor</i> II	6580, 6742	New Jersey, Massachus.
220–231	<i>Lemna cyclostasa</i>	6726, 6747	Hügelgebiet der Sierra Nevada (Kalifornien)
228–231	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6627, 7010	Europa
255–266	<i>Lemna perpusilla</i>	6609, 6612, 6746, 6748	Kalifornien

Wachstumsrate bei 24° und 9000 Lux in Nährlösungen mit und ohne Zucker für alle Stämme. Vergleichsweise sind die Werte für die Wachstumsraten bei 2000 Lux (kontinuierliche Belichtung mit Tageslichtfluoreszenzröhren) angeführt. Die Maximalwerte sind fortlaufend nach steigenden Werten in Tabelle 10 einander gegenübergestellt. Im allgemeinen sind sie für Stämme der gleichen Art ähnlich, doch gibt es auch bei einer Reihe von Arten Rassen mit verschiedenen Maximalwerten. Besonders *Lemna cyclostasa* ist sehr vielfältig. Die maximale Wachstumsrate für die am schnellsten wachsenden Stämme (*L. perpusilla*) ist viermal größer als diejenige für die am langsamsten wachsenden (*Wolffiella floridana*). Bei 2000 Lux in Lösungen ohne Zucker ist die größte Wachstumsrate sieben- bis achtmal größer als die kleinste. Die Reihenfolge der Wachstumsraten unter diesen Bedingungen (Tabelle 11) ist etwas anders als jene der Maximalwerte. Es fällt auf, daß alle Stämme von *Lemna cyclostasa* verhältnismäßig schnell wachsen. Der Stamm 6600 beispielsweise steht bei den Maximalwerten ziemlich gegen

Tabelle 11
Wachstumsraten bei 2000 Lux und 24° in Lösungen ohne Zucker

Wachstums- raten	Art	Stamm	Herkunft
26	<i>Wolffiella floridana</i>	7000	Texas
35	<i>Wolffiella lingulata</i>	6748	Kalifornien
64	<i>Wolffia columbiana</i>	6722	Nebraska
88	<i>Wolffia arrhiza</i>	6862	Westeuropa
88	<i>Lemna minor</i> I	6853	Kanada
98	<i>Lemna gibba</i>	6861, 7007	Italien
98–105	<i>Lemna minor</i> I	6619, 6727	Kalifornien
105	<i>Wolffia punctata</i>	6592	Kalifornien
100–108	<i>Lemna minor</i> II	6570, 6579, 6591, 6625, 7004, 7008	Washington, Kalifornien, Louisiana, Europa
105–120	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6613, 6627, 6581, 7003, 7010	USA, Europa
118	<i>Spirodela oligorrhiza</i>	6725	Harvard University
118–122	<i>Lemna minor</i> I	6601, 6736	Sierra Nevada (Kal.), Washington
126	<i>Lemna minor</i> II	6580	New Jersey
119–128	<i>Lemna cyclostasa</i>	6600, 6717, 6737, 6752	Kalifornien, Guatemala, Washington, Nebraska
122–132	<i>Lemna gibba</i>	6566, 6729, 6745	Kalifornien
140	<i>Lemna cyclostasa</i>	7005	Florida
149	<i>Lemna perpusilla</i>	6748	Kalifornien
150–165	<i>Lemna cyclostasa</i>	6584, 6711, 6726, 6744, 6747	Kalifornien
175	<i>Lemna perpusilla</i>	6609, 6612	Kalifornien
193	<i>Lemna perpusilla</i>	6746	Kalifornien

Tabelle 12

Prozentuales Verhältnis zwischen den Wachstumsraten bei 2000 Lux (Nährlösung ohne Zucker) und den maximalen Wachstumsraten bei einer Temperatur von 24°

%	Stamm	Art
32	6748	<i>Wolffiella lingulata</i>
43	7000	<i>Wolffiella floridana</i>
48	6722	<i>Wolffia columbiana</i>
48–53	6853, 6619, 6727	<i>Lemna minor</i> I
50–55	6581, 6613, 7003, 6627, 7010	<i>Spirodela polyrrhiza</i>
56	6862	<i>Wolffia arrhiza</i>
55–63	6861, 7007, 6566, 6729, 6745	<i>Lemna gibba</i>
57–63	6570, 6579, 6591, 6625, 7004, 7008, 6580	<i>Lemna minor</i> II
58	6725	<i>Spirodela oligorrhiza</i>
59	6748	<i>Lemna perpusilla</i>
63	6601, 6736	<i>Lemna minor</i> I
64	6592	<i>Wolffia punctata</i>
66–74	6752, 7005, 6726, 6747, 6717, 6737	<i>Lemna cyclostasa</i>
70–75	6609, 6612, 6746	<i>Lemna perpusilla</i>
80	6600	<i>Lemna cyclostasa</i>
86	6584, 6711	<i>Lemna cyclostasa</i>

Tabelle 13

Wachstumsraten im Dunkeln bei 24° C. Nährlösung mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt (*Spirodela polyrrhiza* und *Wolffiella lingulata* nur mit Zucker)

Wachstums- raten	Art	Stamm	Herkunft
24–26	<i>Lemna minor</i> I	6573, 6853	Montana, Manitoba
28–36	<i>Lemna cyclostasa</i>	6589, 6717, 6726, 6737, 6744, 6747	Kalifornien, Guatemala, Washington
35	<i>Wolffiella floridana</i>	7000	Texas
35	<i>Wolffia columbiana</i>	6722	Nebraska
38	<i>Lemna trisulca</i>	6601, 6624	Kalifornien, Schweiz
31–40	<i>Lemna minor</i> I	6601, 6619, 6727, 6736	Kalifornien, Washington
41–43	<i>Lemna gibba</i>	6861, 7007	Italien
38–45	<i>Lemna minor</i> II	6568, 6570, 6579, 6580, 6591, 6625, 6728, 7004, 7008, 7011	USA, Europa
42–45	<i>Spirodela oligorrhiza</i>	6631, 6725	Berkeley, Harvard (aus Kulturen)
45	<i>Wolffiella lingulata</i>	6748	Kalifornien
48	<i>Lemna perpusilla</i>	6612	Kalifornien
49	<i>Wolffia arrhiza</i>	6862	Westeuropa
45–51	<i>Lemna cyclostasa</i>	6584, 6597, 6600, 6711, 7002, 7005	Kalifornien, Louisiana, Florida
45–54	<i>Lemna gibba</i>	6566, 6583, 6729, 6745, 6751	Kalifornien
55	<i>Wolffia punctata</i>	6592	Kalifornien
60	<i>Lemna trisulca</i>	6722	Nebraska
60–66	<i>Lemna perpusilla</i>	6609, 6748, 7006	Kalifornien, South- Carolina
97–105	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6581, 6613, 6627, 7003, 7010	USA, Europa
106–108	<i>Lemna perpusilla</i>	6746, 7001	Kalifornien, Louisiana
125	<i>Lemna cyclostasa</i>	6752	Nebraska

den Schluß, während er bei 2000 Lux bei den schneller wachsenden Stämmen steht. Umgekehrt sind die Werte für *Spirodela polyrrhiza* bei 2000 Lux relativ niedrig, bei 9000 Lux dagegen relativ hoch. Die Konkurrenzkraft eines Stammes ist bei verschiedenen Lichtintensitäten offensichtlich nicht gleich. Je früher ein Stamm die maximale Wachstumsgeschwindigkeit erreicht, desto eher kann er in schattigen Gewässern konkurrieren. Tabelle 12 zeigt, daß besonders *Lemna cyclostasa* niedere Lichtintensitäten gut ausnützen kann. Dagegen haben *Wolffiella*-Arten, *Wolffia columbiana* und *arrhiza*, *L. minor* I und *Spirodela polyrrhiza*, bei 2000 Lux kontinuierlicher Belichtung erst 50 % oder noch weniger der maximalen Wachstumsrate erreicht.

In der Dunkelheit ist die Reihenfolge der Wachstumsraten stark verschieden von den bisher besprochenen (vgl. Tabelle 13 mit den Ta-

bellens 10 und 11). Die in Tabelle 13 angegebenen Werte entsprechen auch bei niederen Lichtintensitäten den durch Zucker bewirkten Wachstumsratenvergrößerungen. Zucker fördert bei niederer Lichtintensität vor allem das Wachstum von *Lemna perpusilla* und *Spirodela polyrrhiza*, während das Wachstum einiger Stämme von *L. minor* I und *L. cyclostasa* nur wenig vergrößert wird.

C. Wachstum bei verschiedenen Temperaturen

Die Temperaturabhängigkeit des Wachstums wurde bei drei verschiedenen Lichtintensitäten (9000 Lux, kontinuierliche Belichtung; 2500 Lux, 16stündige Belichtung; 1000 Lux, 18stündige Belichtung) in Nährlösungen mit und ohne Zucker untersucht. Auch das Wachstum im Dunkeln wurde untersucht. Die Wachstumsversuche bei 2500 Lux und im Dunkeln (nur für einzelne Stämme und bei vier Temperaturen) wurden in Pasadena, diejenigen bei 1000 Lux in Stanford und diejenigen bei 9000 Lux und im Dunkeln in Zürich durchgeführt. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 14 bis 18 zusammengestellt. Das Wachstum bei 2500 Lux und das Dunkelwachstum sind auch graphisch dargestellt (Abbildungen 19 bis 44). Der Verlauf der Kurven ist für jede Art, zum Teil auch für einzelne Stämme, charakteristisch. Un-

Tabelle 14

Wachstumsraten bei kontinuierlicher Belichtung von 9000 Lux und verschiedenen Temperaturen

Stamm (Art)	Wachstumsraten									
	Nährlösung mit Zucker					Nährlösung ohne Zucker				
	13,5°	19°	24°	28°	30°	13,5°	19°	24°	28°	30°
6613 (<i>Spirodela polyrrhiza</i>)	0		210		234	0		198		197
6566 (<i>Lemna gibba</i>)	50	141	216	220	0	68	145	205	185	0
6619 (<i>Lemna minor</i> I)	34	195				65		189		151
6746 (<i>Lemna perpusilla</i>)	49		258		290	62		258		241
6597 (<i>Lemna cyclostasa</i>)	0		148		0	65		152		0
6747 (<i>Lemna cyclostasa</i>)	51		220		0	68		231		0
6862 (<i>Wolffia arrhiza</i>)	0	116	158	174	157	7	111	154	164	136

terschiede können in der Höhe der Wachstumsraten in der Minimal-, Maximal- und seltener auch in der Optimaltemperatur festgestellt werden.

Tabelle 15

Wachstumsraten für Kulturen in Lösungen ohne Zucker. Lichtintensität:
2500 Lux; Lichtperiode: 16 Stunden

Art und Stamm	Wachstumsraten				
	7°	14°	21°	26°	30°
<i>Spirodela polyrrhiza</i>					
6581		0	89	108	85
6593		0	84	102	93
6731		0	85	100	91
— — — 6628 — — —	— — —	— 0 —	— 65 —	— 76 —	— 63 —
<i>Spirodela oligorrhiza</i>					
6631		44			75
6725		49	94	98	78
<i>Lemna gibba</i>					
6745		65	108	115	98
— — — 6861 — — —	— 16 —	— 56 —	— 73 —	— 78 —	— 68 —
<i>Lemna minor I</i>					
6573		8	65	80	66
— — — 6736 — — —	— — —	— 65 —	— 90 —	— 99 —	— 93 —
<i>Lemna minor II</i>					
6580	12	50	85	104	84
— — — 6568 — — —	— 18 —	— 49 —	— 76 —	— 85 —	— 74 —
6570		55	78	90	83
6578	16	48	75	81	73
6579		51	72	87	76
<i>Lemna perpusilla</i>					
6746		42	110	125	105
<i>Lemna cyclostasa</i>					
6584		50	112	128	98
6711	15	51	107	120	95
6744		55	114	129	100
— — — 6597 — — —	— 13 —	— 51 —	— 95 —	— 108 —	— 40 —
6600		59	94	111	84
6737	12	44	99	108	75
6752	11	48	95	106	39
<i>Wolffia punctata</i>					
6724				65	

Tabelle 16

Wachstumsraten für Kulturen in Lösungen mit Zucker. Lichtintensität: 2500 Lux;
Lichtperiode: 16 Stunden

Art und Stamm	Wachstumsraten					
	4°	7°	14°	21°	26°	30°
<i>Spirodela polyrrhiza</i>						
6581						184
6592			0	115	168	175
6593			0	120	165	180
6731		0	0	122	170	176
<i>Spirodela oligorrhiza</i>						
6631		0	75	140	141	131
6725						132
<i>Lemna gibba</i>						
6566	6	26	86	135	146	125
6583	7	24	88	138	148	130
6729	6	30	88	135	152	128
6745	7	26	90	138	149	128
6861					120	105
<i>Lemna minor I</i>						
6573	0	4	68	101	120	115
6853			69		124	110
6739	0	5		108	125	
6734	0	4	73	121	131	125
6736	0	6	72	120	135	127
6727						117
6619						115
<i>Lemna minor II</i>						
6580	0	9	70	124	138	126
6742		12	72	130	146	125
6852		15	68	124	140	125
6728	3	19	75	115	126	114
6568	5	20	70	98	118	105
6569	4	18	69	101	117	105
6570	1	19	66	100	115	110
6578	4	24	63	95	116	112
6579	5	22	66	102	121	115
6591	1	23	66	97	115	106
6625	5	22	68	98	116	112
<i>Lemna perpusilla</i>						
6748		0	78	145	182	216
6612		0	61	137	180	214
6746	0	0	60	138	185	215

Art und Stamm	Wachstumsraten					
	4°	7°	14°	21°	26°	30°
<i>Lemna cyclostasa</i>						
6584	0	14	65	142	162	122
6589	0	12	75	145	160	145
6711		14	62	135	160	155
6726	1	13	58	132	165	149
6744	0	10	64	143	158	160
6747	0	8	60	132	160	159
6597	1	15	72	128	145	85
6599		10	60	120	143	
6600	2	13	61	129	148	122
6737	1	11	59	120	135	111
6717			45	120	144	118
6752	0	15	50	110	115	0
<i>Lemna trisulca</i>						
6624			50	86	95	0
6722				87	94	84
<i>Wolffia arrhiza</i>						
6862				80	120	98
<i>Wolffia columbiana</i>						
6722				60	98	90
<i>Wolffia punctata</i>						
6592			15	101	143	145
6724				94 (70)	139 (115)	152

1. Optimaltemperaturen

In Lösungen ohne Zucker liegen für alle Stämme die Wachstumsraten bei 26° höher als bei 20° und 30°. In Anbetracht der allgemein flachen Kurven und der wenigen Meßtemperaturen ist es äußerst schwierig, die Optima näher zu lokalisieren und allfällige Unterschiede zwischen den Stämmen zu erkennen. Beim Dunkelwachstum können die Optimaltemperaturen etwas genauer abgegrenzt werden. Doch sind die Kurven auch hier oft so flach, daß nur die extremen Unterschiede mit Sicherheit auseinanderzuhalten sind. Hohe Optimaltemperaturen (um 30°) haben: *Spirodela polyrrhiza* (alle Stämme), die italienischen Stämme von *Lemna gibba* und *L. perpusilla* (alle Stämme). Niedere Optimaltemperaturen (23° bis 26°) haben *Spirodela oligorrhiza* (sehr flache Kurve) und die meisten Stämme von *Lemna cyclostasa*.

Tabelle 17
Wachstumsraten für Kulturen, die bei einer 18stündigen Belichtung von
1000 Lux wachsen

Art und Stamm	Wachstumsraten													
	Nährlösungen mit Zucker								Nährlösungen ohne Zucker					
	5°	10°	20°	26°	30°	32°	35°	37°	10°	20°	26°	30°	32°	35°
<i>Spirodela polyrrhiza</i>														
6592		0	82	150		166				38	55		44	
6593		0	75	152		172	160	12	0	40	58		45	32
6613		0	76	148		174			0	35	51		45	36
— 6628 —	—	0	82	142	—	161	141	25	0	28	38	—	31	27
<i>Spirodela oligorrhiza</i>														
6725	0	11				105	20							
<i>Lemna gibba</i>														
6585	4	18	81	105		0			18	44	48		0	
6745			88		115					42		35		
<i>Lemna minor I</i>														
6573	0	0		86	85						40	32		
6736			70		105					35		33		
<i>Lemna minor II</i>														
6580	0	16	80	105		91	11	0	15	41	46		38	
6568	2	18							15	44	54		0	
6570	2	27		91	88	0			13	43	48		38	
6578	2	25				74			13	47				
6579	2	24	85		88	0				42			35	
<i>Lemna perpusilla</i>														
6746				171	202						50	45		
<i>Lemna cyclostasa</i>														
6584				120	108						65	50		
— 6600 —	—	—	—	111	98	—	—	—	—	—	55	48	—	—
6597	4	28				0								

2. Minimaltemperaturen

Die Minimaltemperaturen sind einander in Tabelle 19 gegenübergestellt. Verwertet wurden die Resultate aus den Dunkelwachstumsversuchen. Im Licht können in der Regel noch etwas tiefere Tempera-

Tabelle 18

Wachstumsraten in der Dunkelheit in Lösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt. Für Kulturen, die in Lösungen nur mit Zucker abweichende Werte zeigen, sind diese in Klammern beigelegt. Die Resultate der Temperaturen 14,5°, 20°, 23° und 26° stammen aus Pasadena, die anderen aus Zürich

Art und Stamm	Wachstumsraten													
	8°	13,5°	14,5°	16,5°	20°	21°	23°	24°	26°	27°	30°	32°	33°	36°
<i>Spirodela polyrrhiza</i>														
6581	0	0	0			60 (75)		(105)			(115)			
6593			0		55		68		75		55			
6613		0	0	37		59 (68)		65 (97)			64	(110)		(52)
6731	0	0		0		60		65				58		
7003	0	17		40		58		74			93	(98)		
6627	0	0		45		65		65 (99)			100 (129)	(105)		
6628			0				65		80					
6862			0				67				75			
7010	0	0						82 (105)						
<i>Spirodela oligorrhiza</i>						(72)						(98)	(85)	
6631	2	22		32		48		42			28			
6725	2		22	32		49	46	45	41		35	30		0
<i>Lemna gibba</i>														
6566	13	32						47				0		
6583	9		33					54	54			43	0	
6729		30		43		48		49			43			
6745	13	36	40			55	55	53	55		52	38	0	
6751	11					45		45			38			
6861	12	19	22	25		39	39	41	41	50	53	50		
7007	7							43				52	47	0
<i>Lemna minor I</i>														
6573	1		8		20		24	26						
6853	1	9				18		24		42	43	36	0	
6601	7					20		31		41	40			
6736	5		14		27		35	40	44	35	38	32	0	
6619	0	10				19		36			38		0	
6727	3	11				26		31			42	0		
<i>Lemna minor II</i>														
6580	1	18		25	38		40		42	40	40	34	35	0
6728		18		22		33		38				38		
6568	2	20				32		40		35	0			
6570	7		19		28		34		45	40	36	0		
6591	3	19	20			34	34	38	49		43	0		
6625		18		24		36		41			40	0		
7004	2	20				33					42	0		
7008	1	19				34		42				0		
7011	9	19				34					44			
6579	10	20	21		42		45		45	42	35	0		

Art und Stamm	Wachstumsraten													
	8°	13,5°	14,5°	16,5°	20°	21°	23°	24°	26°	27°	30°	32°	33°	36°
<i>Lemna perpusilla</i>														
6612	0	0	0	0		42	46	48	52		48			
6609		0		34		58		62		75	75		65	0
6748		0		30		58		66			74			
7006	0	18				59		60			65			
6746		0	0	55	75	87	90	106	120		130	95		0
7001		0		53		92		108			120	126	127	0
<i>Lemna cyclostasa</i>														
6584	4	18	31		45	42	53		30	28	22	0		
6597	3	21	29			46	48	51	55		30	0		
6600	2	18	30		47	50		51	58	50	43	0		
6711	2	19	28			42	50		58		42	0		
7002	0					45		45						
7005	0	15				46		48		48	48	24		
6752	0	15	24	45		75		125	120	0	0			
6589	1	12		17		25		28			21	0		
6737	1		18			26	24	28	24	22		0		
6726	3	12		21		32		32			26	0		
6744	0		23		32		36			21	20	0		
6747	0	14		21		26		28			24			
6717	1	9				20		28		33	30	21		
<i>Lemna trisulca</i>														
6601	6					38		38	42		0			
6624	8	18				37		38		35	0			
7013	4	19				36				36	0			
6722	4	20				42		60			58	0		
<i>Wolffia arrhiza</i>														
6862		0		17 (14)		(15)		49 (25)			50	0		
7014		0				40					55			
<i>Wolffia columbiana</i>														
6722		0	0	19 (16)		28		35 (25)			32	26	0	
<i>Wolffia punctata</i>														
6592		0		13 (8)		39		55 (31)			68	29	32	0
6724			0						70					
<i>Wolffiella floridana</i>														
7000	0	6				23		35		32 (18)	30	0		
<i>Wolffiella lingulata</i>														
6748								(45)			(33)			

turen für das Wachstum ausgenutzt werden. *Lemna gibba*, *L. minor* II (mit Ausnahme der Stämme von der Ostküste der USA 6580, 6742 und 6852) und wahrscheinlich auch *L. trisulca* wachsen noch sehr gut bei 8° und im Licht (2500 Lux) noch bei 4°. *Spirodela polyrrhiza* bildet unter-

Tabelle 19
Minimaltemperaturen (Wachstum im Dunkeln)

Minimaltemperaturen	Stamm	Art
18° bis 16,5°	6731 6612	<i>Spirodela polyrrhiza</i> <i>Lemna perpusilla</i>
16,5° bis 13,5°	6593, 6613, 6627, 6628 6609, 6746, 6748, 7001 6862, 7014 6722 6592	<i>Spirodela polyrrhiza</i> <i>Lemna perpusilla</i> <i>Wolffia arrhiza</i> <i>Wolffia columbiana</i> <i>Wolffia punctata</i>
13,5° bis 10°	7003 7006	<i>Spirodela polyrrhiza</i> <i>Lemna perpusilla</i>
10° bis 8°	7000 6737, 6744, 6747, 6752, 7002, 7005 6619	<i>Wolffiella floridana</i> <i>Lemna cyclostasa</i> <i>Lemna minor</i> I
8°	6631, 6725 6573, 6727, 6853 6580, 6568, 7004, 7008 6584, 6589, 6597, 6600, 6711, 6726, 6717	<i>Spirodela oligorrhiza</i> <i>Lemna minor</i> I <i>Lemna minor</i> II <i>Lemna cyclostasa</i>
unter 8°	6566, 6583, 6729, 6745, 6751, 6861, 7007 6601, 6736 6570, 6591, 6625, 7011, 6579 6601, 6624, 6722, 7013	<i>Lemna gibba</i> <i>Lemna minor</i> I <i>Lemna minor</i> II <i>Lemna trisulca</i>

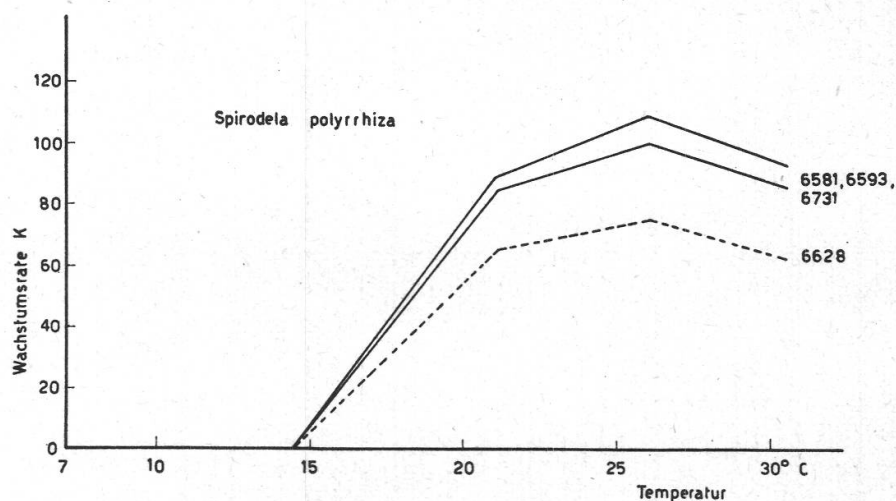


Abbildung 19. *Spirodela polyrrhiza*. Wachstumsraten verschiedener Stämme in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen ohne Zucker

halb der Miminaltemperatur für kurze Zeit noch Turionen aus, die zu Boden sinken. Im Dunkeln werden allerdings nur sehr spärlich Turionen produziert. Auch bei *Wolffia*-Arten (nicht aber *Wolffiella*), *Lemna minor* I und einigen Stämmen von *L. minor* II (6580, 6742, 6852) wurden Turionen beobachtet. Die Turionen sind bedeutend widerstandsfähiger als gewöhnliche Glieder und ermöglichen es den betreffenden Stämmen, während langer Zeit kühle Temperaturen zu ertragen. Neben *Spirodela polyrrhiza* und den *Wolffia*-Arten stellt auch *Lemna perpusilla* das Wachstum bei relativ hohen Temperaturen ein. Im Unterschied zu *Spirodela polyrrhiza* und *Wolffia* vermag sie aber keine Turionen zu bilden und stirbt nach einigen Wochen ab. Innerhalb der Arten sind für die Miminaltemperaturen verschiedene Rassenunterschiede festzustellen, so bei *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna minor* I, *L. perpusilla* und *L. cyclostasa*.

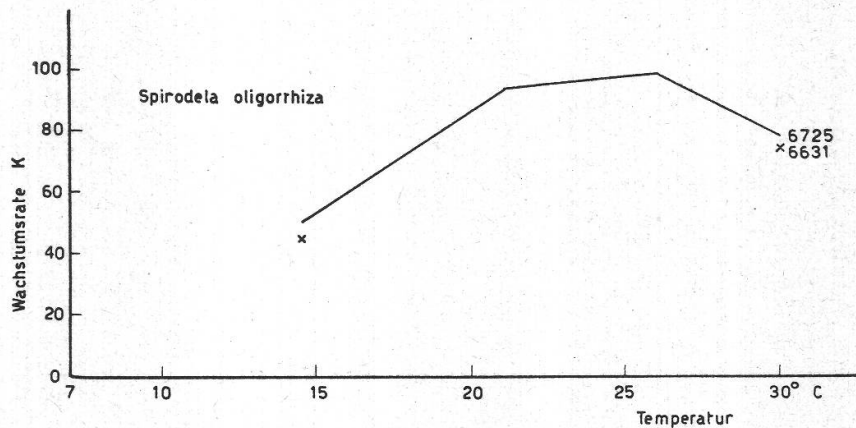


Abbildung 20. *Spirodela oligorrhiza*. Wachstumsraten von zwei Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösung ohne Zucker

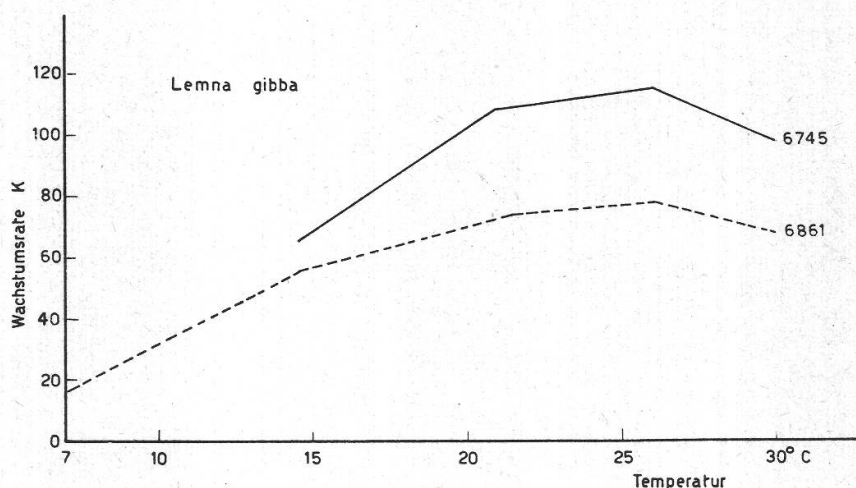


Abbildung 21. *Lemna gibba*. Wachstumsrate von zwei Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen ohne Zucker

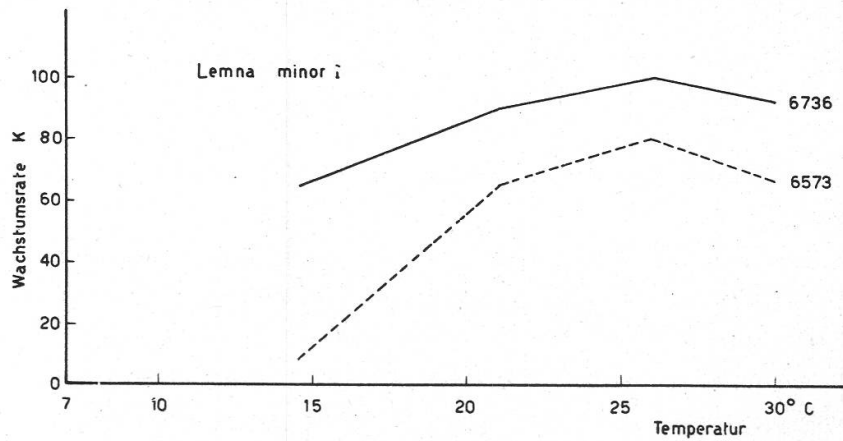


Abbildung 22. *Lemna minor I*. Wachstumsrate von zwei Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen ohne Zucker

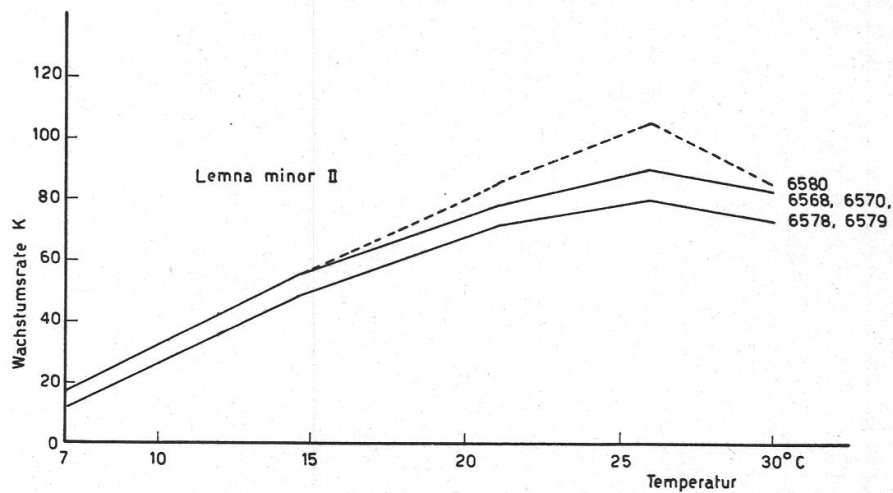


Abbildung 23. *Lemna minor II*. Wachstumsrate von fünf Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen ohne Zucker

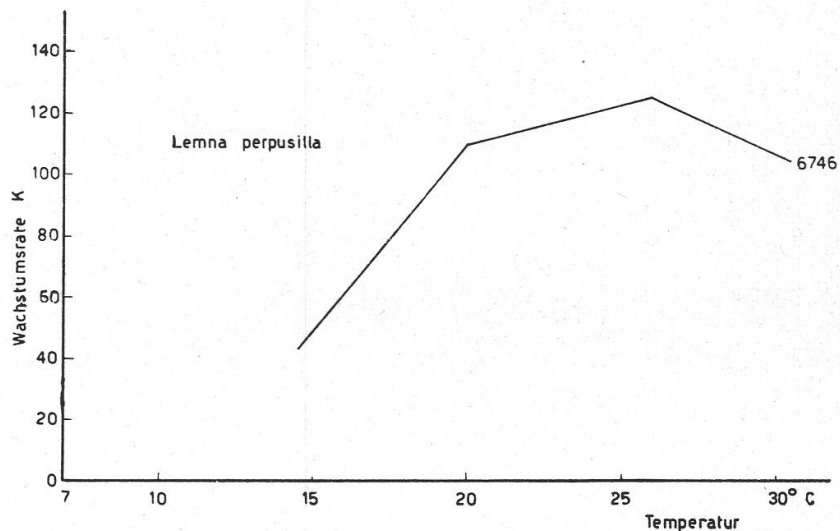


Abbildung 24. *Lemna perpusilla*. Wachstumsrate eines Stammes in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen ohne Zucker

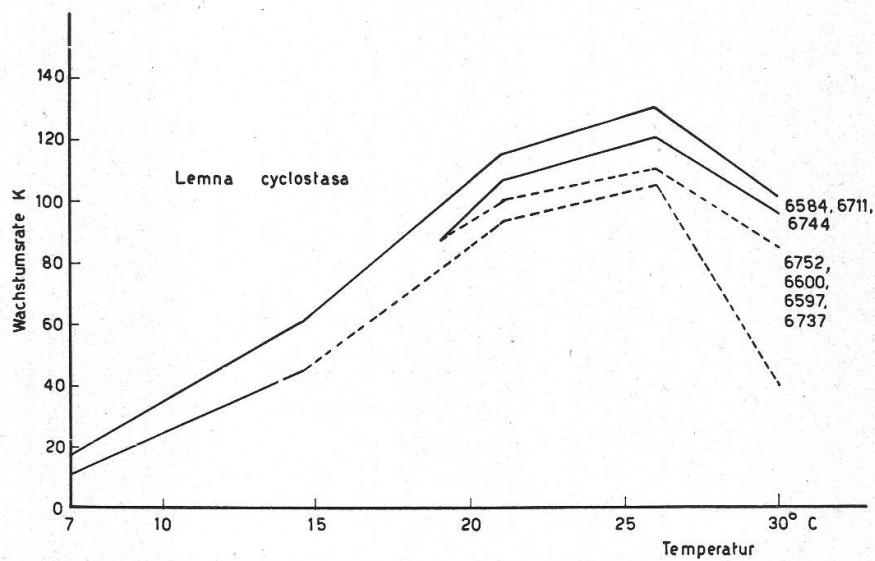


Abbildung 25

Lemna cyclostasa. Wachstumsraten von sieben Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen ohne Zucker

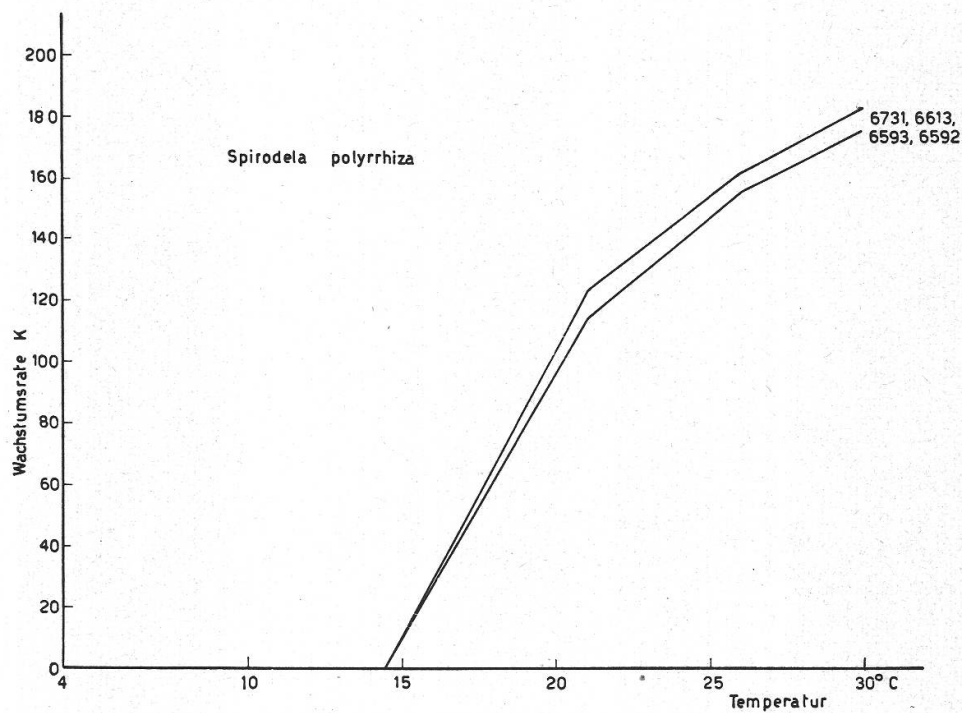


Abbildung 26

Spirodela polyrrhiza. Wachstumsrate von vier Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

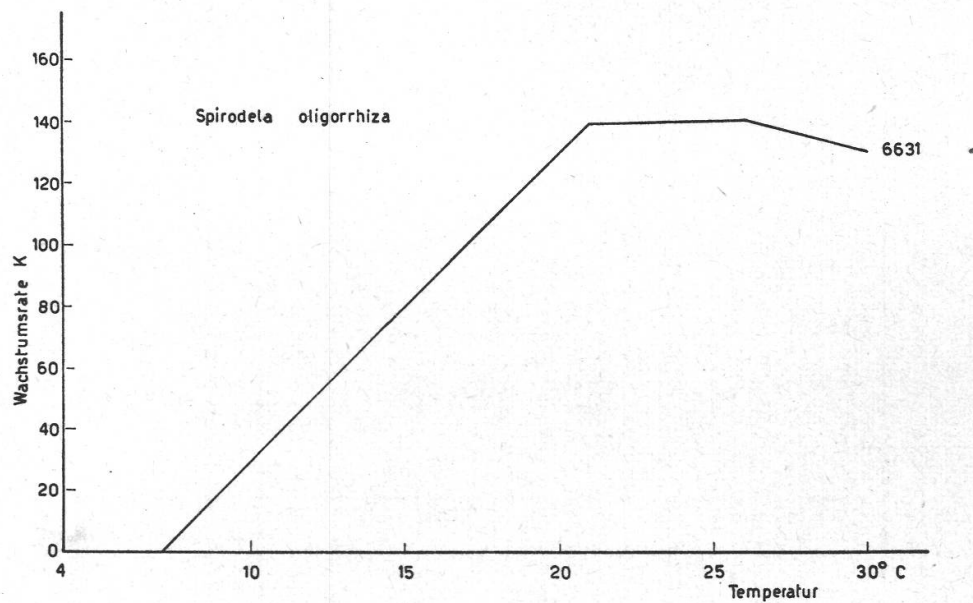


Abbildung 27

Spirodela oligorrhiza. Wachstumsrate eines Stammes in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

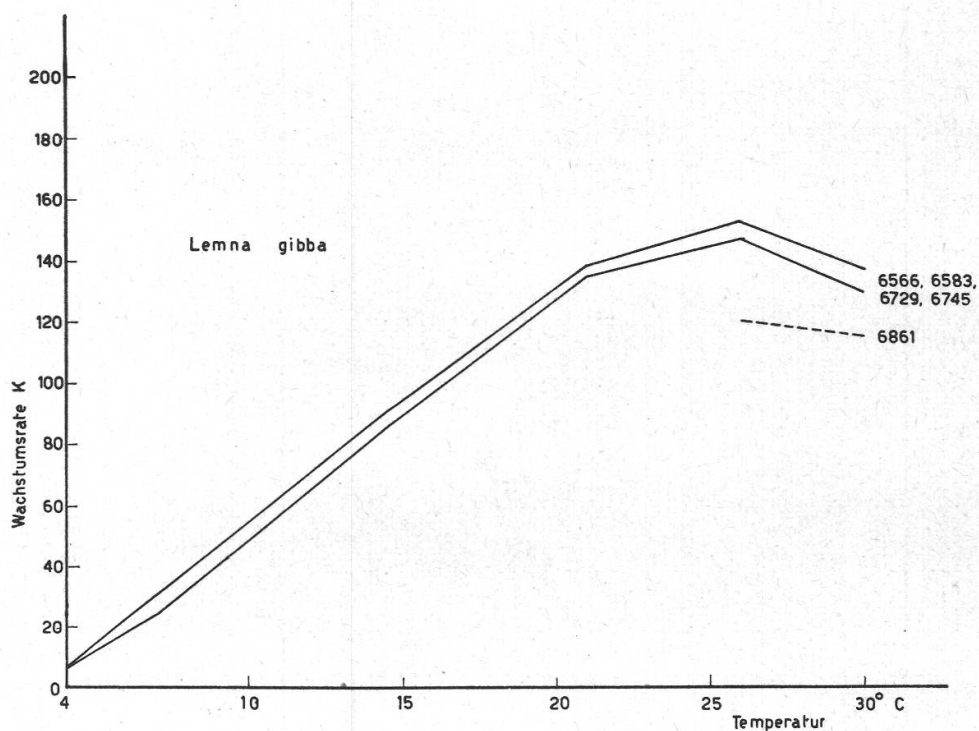


Abbildung 28

Lemna gibba. Wachstumsrate von fünf Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

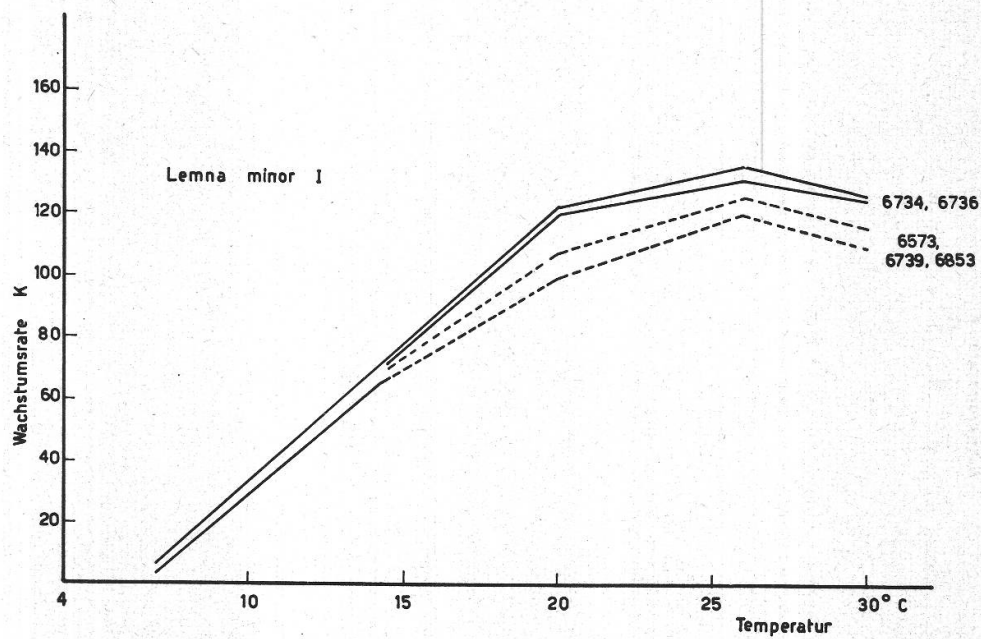


Abbildung 29

Lemna minor I. Wachstumsrate von fünf Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

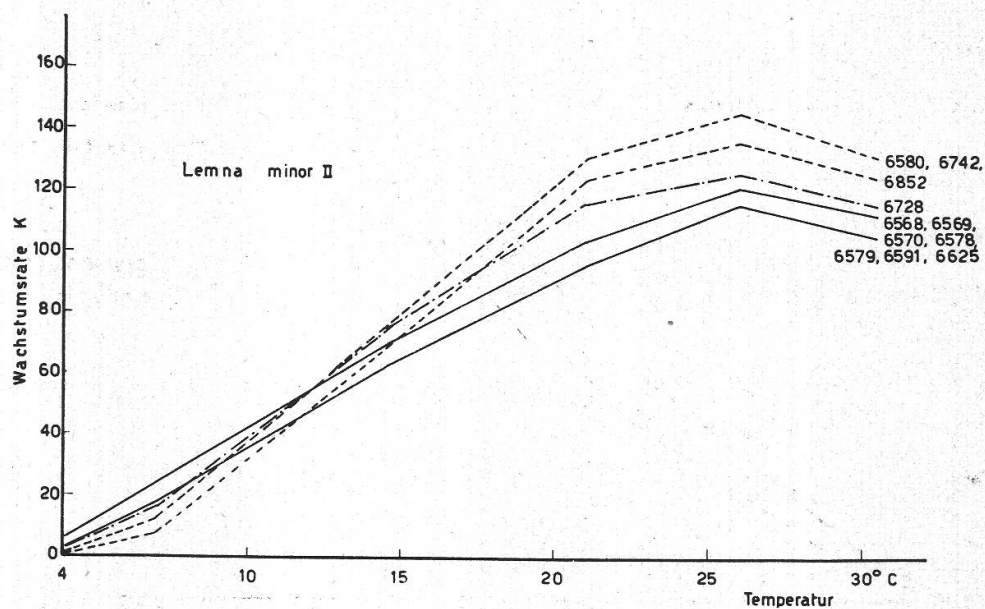


Abbildung 30

Lemna minor II. Wachstumsrate von elf Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

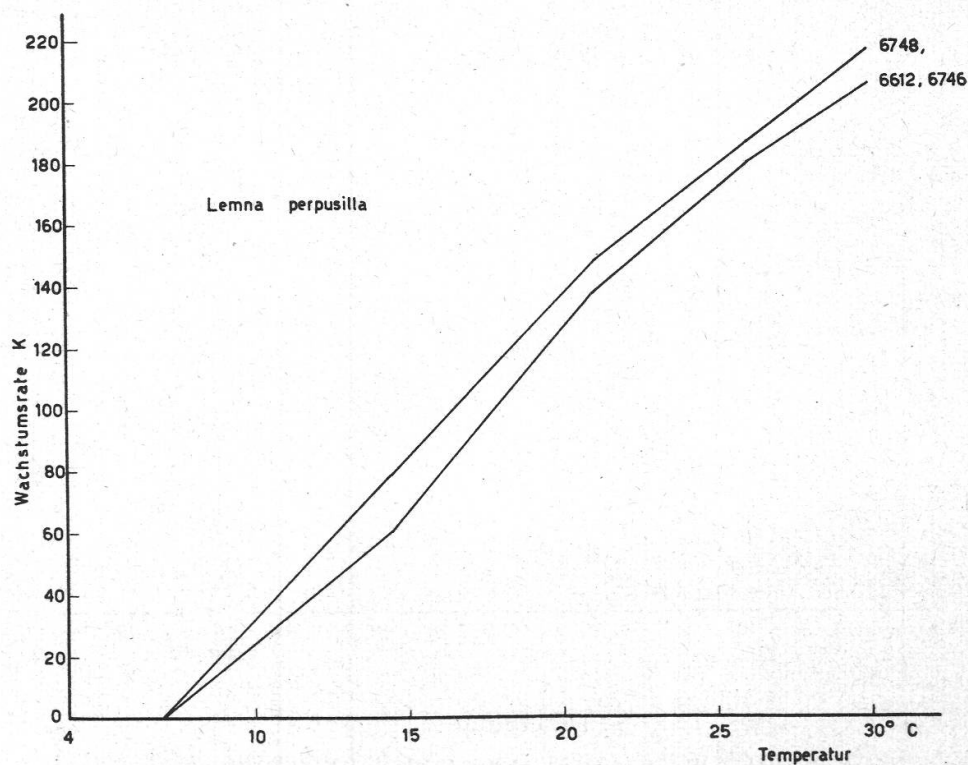


Abbildung 31. *Lemna perpusilla*. Wachstumsraten von drei Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

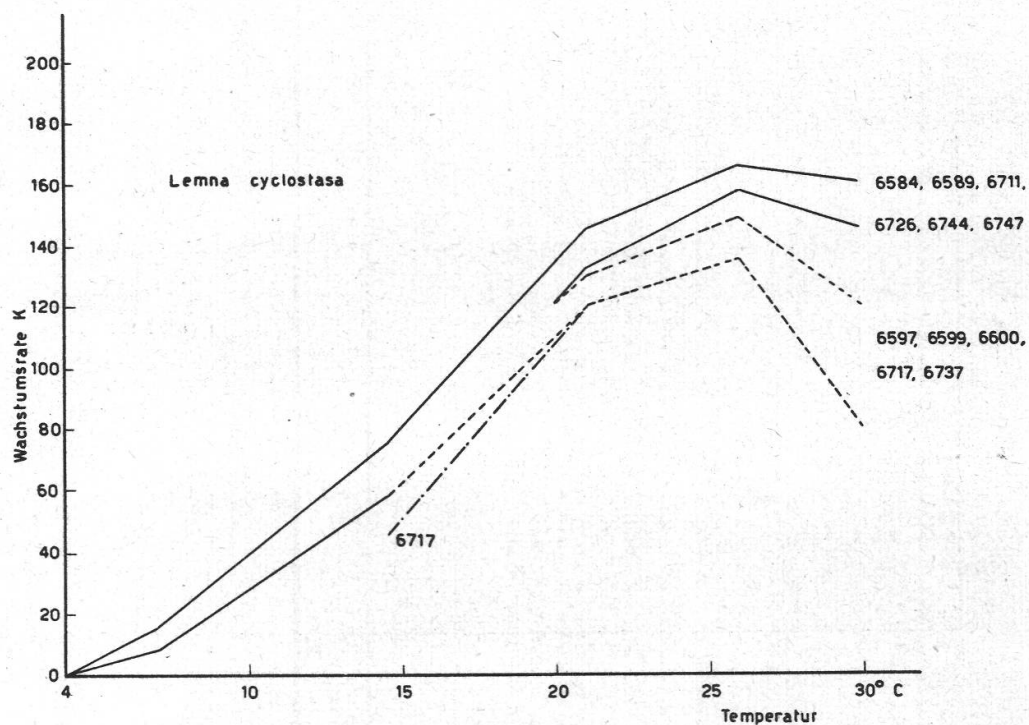


Abbildung 32. *Lemna cyclostasa*. Wachstumsraten von elf Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

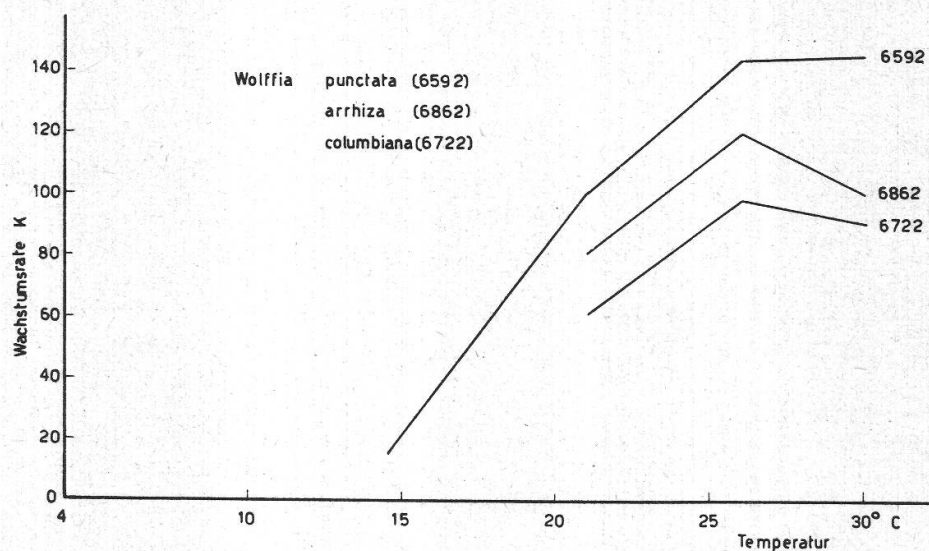


Abbildung 33. *Wolffia punctata*, *W. arrhiza*, *W. columbiana*. Wachstumsraten in Abhängigkeit von der Temperatur bei 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker

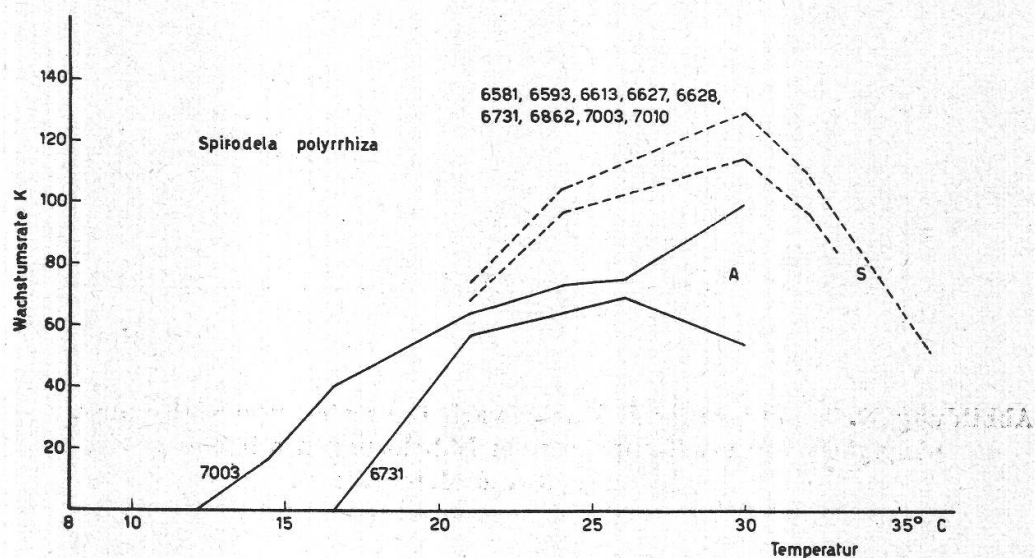


Abbildung 34. *Spirodela polyrrhiza*. Dunkelwachstumsraten von neun Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker (S) oder mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt (A)

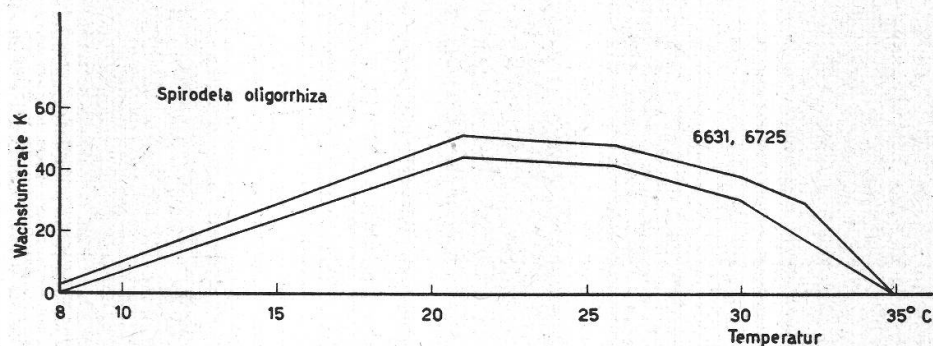


Abbildung 35. *Spirodela oligorrhiza*. Dunkelwachstumsraten von zwei Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

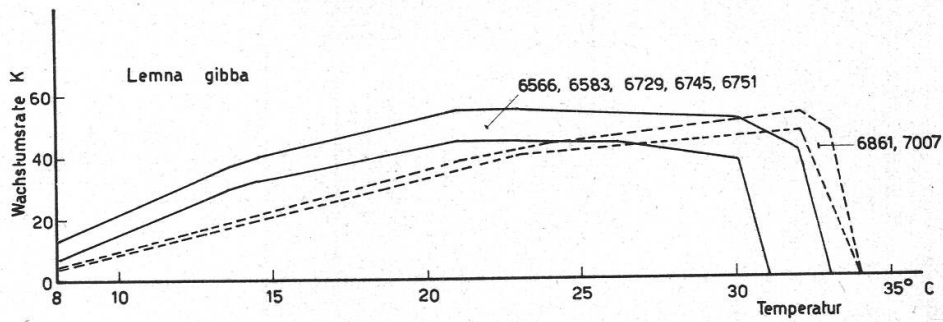


Abbildung 36. *Lemna gibba*. Dunkelwachstumsraten von sieben Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

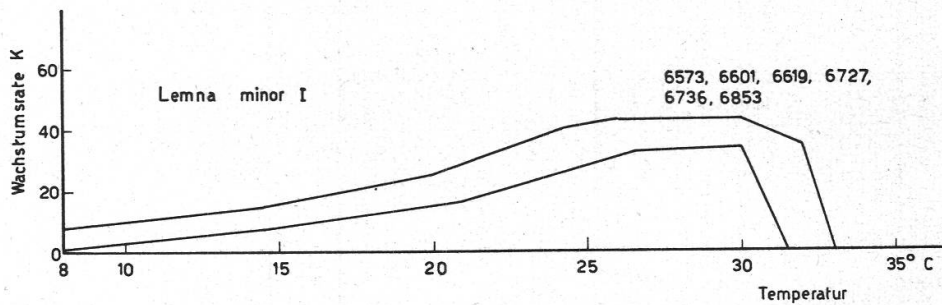


Abbildung 37. *Lemna minor I*. Dunkelwachstumsraten von sechs Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

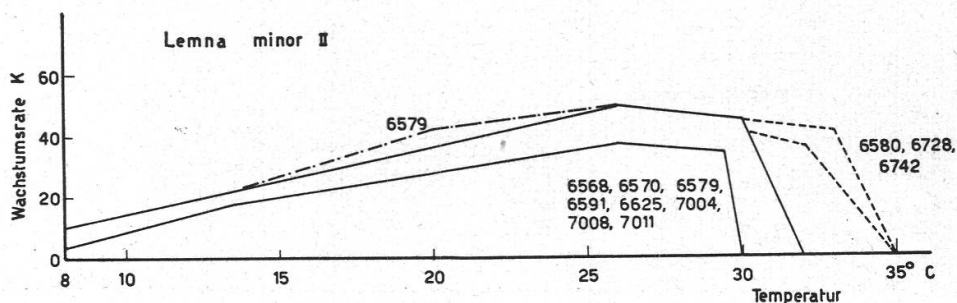


Abbildung 38. *Lemna minor II*. Dunkelwachstumsraten von elf Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

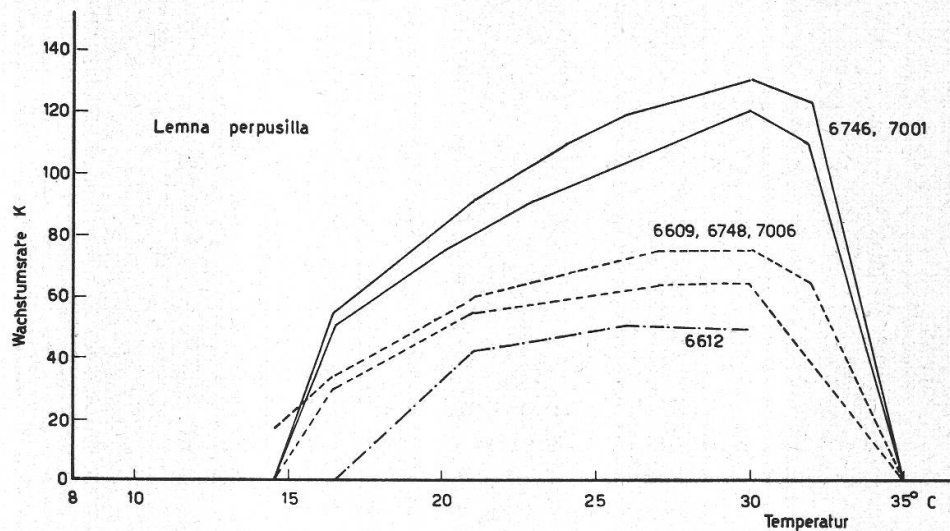


Abbildung 39. *Lemna perpusilla*. Dunkelwachstumsraten von sechs Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

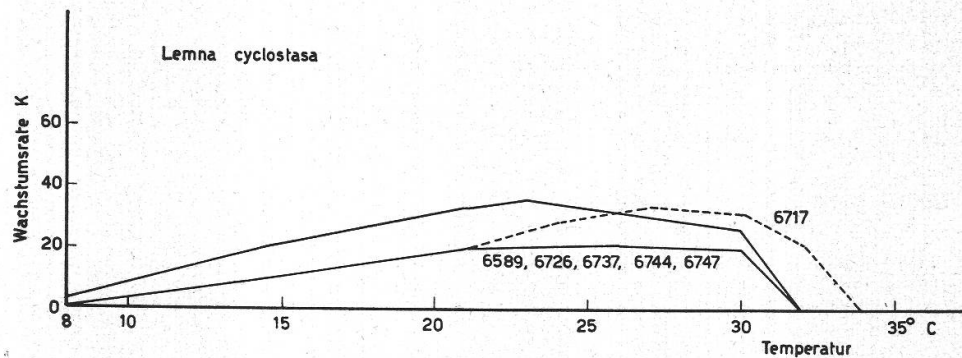


Abbildung 40. *Lemna cyclostasa*. Dunkelwachstumsraten von sechs langsam wachsenden Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

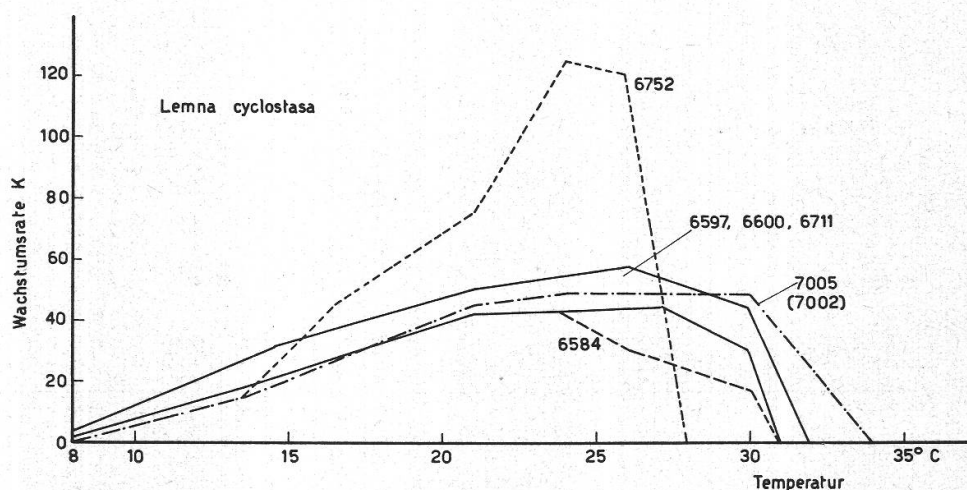


Abbildung 41. *Lemna cyclostasa*. Dunkelwachstumsraten von sieben mäßig bis schnell wachsenden Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

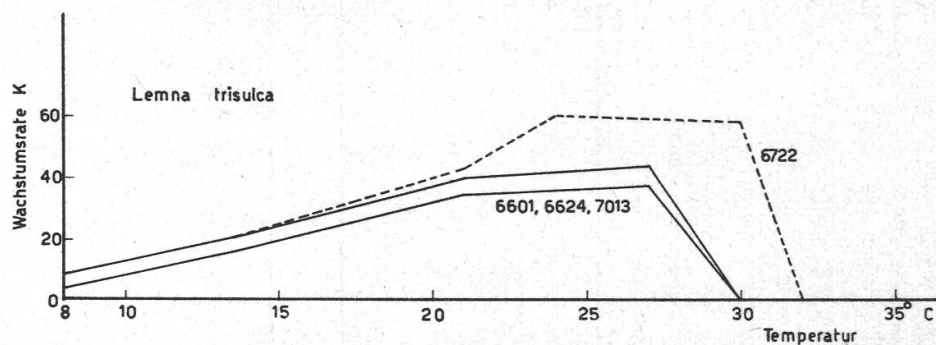


Abbildung 42

Lemna trisulca. Dunkelwachstumsraten von vier Stämmen in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

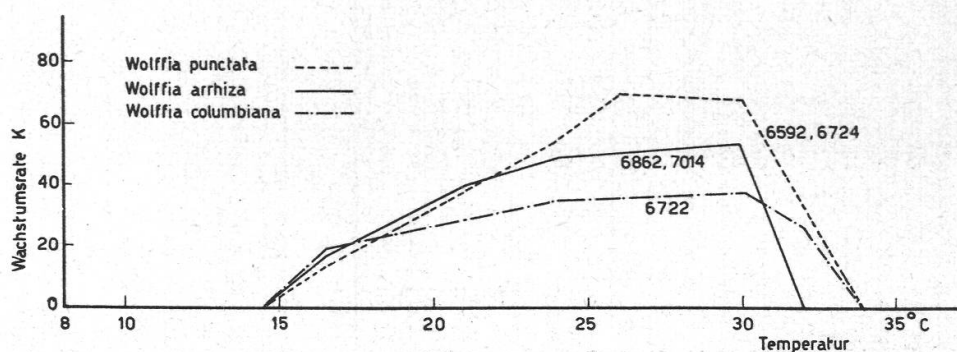


Abbildung 43

Wolffia punctata, *W. arrhiza*, *W. columbiana*. Dunkelwachstumsraten in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

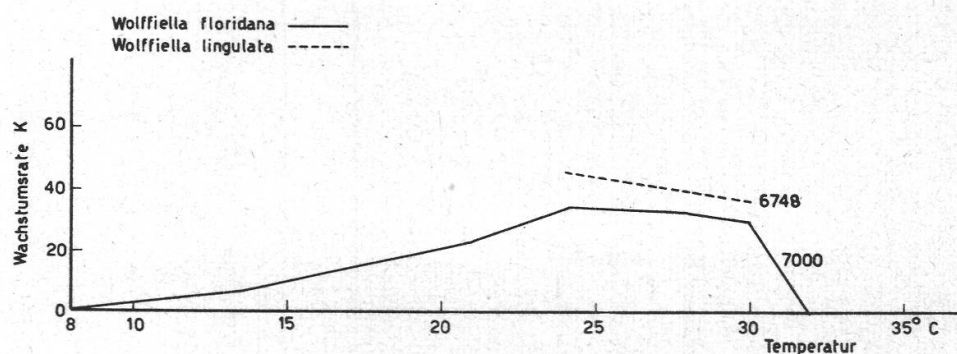


Abbildung 44

Wolffiella lingulata, *W. floridana*. Dunkelwachstumsraten in Abhängigkeit von der Temperatur in Nährlösungen mit Zucker, Caseinhydrolysat und Hefenextrakt

3. Maximaltemperaturen

In Tabelle 20 sind die ungefähren Maximaltemperaturen zusammengestellt. Zwischen 30 und 32° stellen die meisten Stämme das Wachstum ein und gehen nach einigen Wochen zugrunde. Nur *Spirodela polyrrhiza* wächst noch gut bei Temperaturen über 35°. Während weniger Stunden und Tage können allerdings die meisten Stämme auch bedeutend höhere Temperaturen ertragen. Oft bringt erst die mehrwöchige ununterbrochene Einwirkung von Temperaturen oberhalb des Maximums Schädigungen mit sich, während für kurze Zeit hie und da noch eine Wachstumssteigerung erzielt wird. Unter 30° sterben nur ganz wenige Stämme von *Lemna minor* II, *L. cyclostasa* und *L. trisulca* ab. Unterschiede innerhalb der Arten treten verschiedentlich auf, doch sind sie in der Regel kleiner als zwischen verschiedenen Arten.

Tabelle 20
Maximaltemperaturen (Wachstum im Dunkeln)

Maximaltemperaturen	Stamm	Art
25° bis 27°	6752 6601, 6624, 7013	<i>Lemna cyclostasa</i> <i>Lemna trisulca</i>
27° bis 30°	6568, 7008	<i>Lemna minor</i> II
30° bis 31°	6584, 6597, 6600, 6589, 6711, 6726, 6737, 6744 6566, 6585 6570, 6591, 6579, 6625, 7004 6619, 6727 6722 6862 7000	<i>Lemna cyclostasa</i> <i>Lemna gibba</i> <i>Lemna minor</i> II <i>Lemna minor</i> I <i>Lemna trisulca</i> <i>Wolffia arrhiza</i> <i>Wolffiella floridana</i>
31° bis 32°	6583, 6745 6853, 6736 7005, 6717 6722	<i>Lemna gibba</i> <i>Lemna minor</i> I <i>Lemna cyclostasa</i> <i>Wolffia columbiana</i>
32° bis 34°	7007 6592	<i>Lemna gibba</i> <i>Wolffia punctata</i>
34° bis 36°	6725 6580, 6728 6609, 6746, 7001	<i>Spirodela oligorrhiza</i> <i>Lemna minor</i> II <i>Lemna perpusilla</i>
37°	6593, 6613, 6628, 7010	<i>Spirodela polyrrhiza</i>

4. Höhe der Wachstumsraten bei verschiedenen Temperaturen

Die Reihenfolge der Wachstumsraten ändert sich vor allem bei höheren Temperaturen mit der Lichtintensität. Die Zugabe von Zucker

zur Nährlösung wirkt bei niederen und mittleren Lichtintensitäten ähnlich wie eine Erhöhung der Lichtintensität.

a) Bei Temperaturen unter 14° gilt allgemein die Reihenfolge von Tabelle 21:

Tabelle 21
Wachstumsraten bei 7° und 16stündiger Belichtung von 2500 Lux
in Nährlösungen mit Zucker

Wachstumsraten	Art	Stamm
30 bis 24	<i>Lemna gibba</i>	6729, 6566, 6745, 6583
24 bis 19	<i>Lemna minor</i> II	6578, 6568, 6569, 6579, 6570, 6591, 6625, 6728
15 bis 9	<i>Lemna minor</i> II	6852, 6742, 6580
15 bis 8	<i>Lemna cyclostasa</i>	6752, 6711, 6584, 6600, 6726, 6589, 6737, 6599, 6744, 6747
6 bis 4	<i>Lemna minor</i> I	6736, 6739, 6734, 6573
0	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6592, 6593, 6731
0	<i>Spirodela oligorrhiza</i>	6631
0	<i>Lemna perpusilla</i>	6612, 6746, 6748
0	<i>Wolffia arrhiza</i>	6862
0	<i>Wolffia columbiana</i>	6722
0	<i>Wolffia punctata</i>	6592

b) Bei Temperaturen zwischen 14° und 24° wachsen vor allem Stämme von *Lemna cyclostasa*, *L. perpusilla* und *Spirodela oligorrhiza* relativ schnell. Dies gilt sowohl für Nährlösungen mit und ohne Zucker und für alle untersuchten Lichtbedingungen. Bei niederen Lichtintensitäten wächst *Lemna cyclostasa* am schnellsten von allen untersuchten Stämmen. Die in Tabelle 22 angeführte Reihenfolge wurde bei 2500 Lux und 16stündiger Belichtung und bei 21° in Nährlösungen mit Zucker erhalten.

c) Für 24° wurde die Reihenfolge der Arten bereits besprochen (Tabellen 10 und 11). An der Spitze stehen bei starkem Licht *Lemna perpusilla*, *Spirodela polyrrhiza* und einige Stämme von *L. cyclostasa*, bei schwachem Licht *L. perpusilla*, *L. cyclostasa* und die kalifornischen Stämme von *L. gibba*. Bei 30° ist die Reihenfolge ähnlich, und bei höheren Temperaturen scheiden sukzessive *L. cyclostasa*, *L. gibba* und *L. perpusilla* aus.

Bei allen Temperaturen zeigen sich Rassenunterschiede innerhalb der Arten. Auf diese Unterschiede wurde bereits im Abschnitt über das Wachstum bei verschiedener Lichtintensität hingewiesen. Eingehender werden sie auch unter den einzelnen Arten im V. Teil dieser Arbeit

Tabelle 22
Wachstumsraten bei 21° und 16stündiger Belichtung von 2500 Lux
in Nährlösungen mit Zucker

Wachstumsraten	Art	Stamm
145 bis 137	<i>Lemna perpusilla</i>	6748, 6746, 6612
145 bis 128	<i>Lemna cyclostasa</i>	6589, 6744, 6584, 6711, 6726, 6747, 6600, 6597
140	<i>Spirodela oligorrhiza</i>	6631
138 bis 135	<i>Lemna gibba</i>	6583, 6745, 6566, 6729
130 bis 124	<i>Lemna minor</i> II	6742, 6580, 6852
121 bis 120	<i>Lemna minor</i> I	6734, 6736
120	<i>Lemna cyclostasa</i>	6717, 6599, 6737
122 bis 115	<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6731, 6593, 6592
115	<i>Lemna minor</i> II	6728
110	<i>Lemna cyclostasa</i>	6752
108 bis 101	<i>Lemna minor</i> I	6739, 6573
102 bis 95	<i>Lemna minor</i> II	6579, 6569, 6570, 6568, 6625, 6591, 6578
101 bis 94	<i>Wolffia punctata</i>	6592, 6724
87 bis 86	<i>Lemna trisulca</i>	6722, 6624
80	<i>Wolffia arrhiza</i>	6862
60	<i>Wolffia columbiana</i>	6722

beschrieben. In den Tabellen 9, 15, 16, 17 und 18 sind Stämme der gleichen Art, die sich unter den angeführten Bedingungen physiologisch ähnlich verhalten, untereinander gereiht und von anderen Stämmen derselben Art durch eine gebrochene Linie abgegrenzt.

D. Heterotrophes Wachstum

Wenn das Licht im Minimum vorhanden ist, können die verschiedenen Stämme auch organische Stoffe zur Wachstumsverbesserung ausnützen. Der wachstumsfördernde Einfluß von Zucker auf Kulturen im Licht ist bereits früher erwähnt worden. Nach dem Bedarf an organischen Substanzen für das Wachstum in der Dunkelheit können wir die Stämme in vier Gruppen aufteilen:

1. *Stämme, die mit Zucker allein gut wachsen und durch Caseinhydrolysat und Hefenextrakt im Wachstum weder gehemmt noch gefördert werden.* Zu dieser Gruppe gehören sämtliche untersuchten Stämme von *Lemna gibba* (6745, 6583, 6566, 6729, 6861, 7007), *Spirodela oligorrhiza* (6631, 6725) sowie die meisten Stämme von *Lemna cyclostasa* (6589, 6584, 6597, 6726, 6747). Diese Stämme können die Eiweißstoffe ohne weiteres aus anorganischen Stickstoffsalzen aufbauen. Das Verhalten von *Lemna cyclostasa* ist allerdings nicht immer klar. Oft sterben in Kulturen ohne Caseinhydrolysat und Hefenextrakt viele

Sprosse ab, bevor die Nährstoffe aufgebraucht wurden. Einige Stämme dieser Art konnten deshalb nicht klassifiziert werden.

2. *Stämme, die mit Zucker allein gut wachsen, durch Caseinhydrolysat und Hefenextrakt aber gehemmt werden.* *Spirodela polyrrhiza* mit den untersuchten Stämmen 6581, 6593, 6613, 6627, 6731, 7003, 7010 und wahrscheinlich *Wolffiella lingulata* (6748) sind die einzigen Arten, die in dieser Kategorie einzureihen sind. Die Hemmung tritt namentlich bei höheren Temperaturen auf und beträgt bei 30° bis zu 50 % der beim Fehlen dieser Stoffe erreichten Wachstumsrate. Auch in Kulturen, die im Licht wachsen, kann die Hemmung wahrgenommen werden.

3. *Stämme, die mit Zucker allein zwar wachsen, deren Wachstumsrate aber durch Caseinhydrolysat und Hefenextrakt bedeutend erhöht wird.* Hierher gehören alle untersuchten Stämme von *Wolffia* (6592, 6722, 6862, 7014) und *Wolffiella floridana* (7000). Diese Stämme sind zwar befähigt, Aminosäuren und Eiweißstoffe im Dunkeln aus anorganischen Stickstoffsalzen aufzubauen. Dieser Vorgang ist aber wachstumsbegrenzend. Das Wachstum kann deshalb durch Zugabe von Caseinhydrolysat und Hefenextrakt in die Nährlösung erhöht werden. Auch noch bei einer kontinuierlichen Belichtung von 2000 Lux oder bei einer 16stündigen Belichtung von 2500 Lux fördert Caseinhydrolysat und Hefenextrakt das Wachstum. So beträgt die Wachstumsrate *K* für *Wolffia punctata* 6592 bei 26° und 16stündiger Belichtung von 2500 Lux in Nährlösungen mit Zucker 115, in solchen mit Zucker und Hefenextrakt 135 und in solchen mit Zucker, Hefenextrakt und Caseinhydrolysat 145. Auch die anderen *Wolffia*-Arten und *Wolffiella floridana* wurden bei 2000 Lux durch Caseinhydrolysat und Hefenextrakt ähnlich gefördert. Bei diesen Lichtintensitäten ist der Unterschied der Wachstumsraten fast gleich wie jener, der im Dunkeln festgestellt wurde. Bei einer kontinuierlichen Belichtung von 9000 Lux haben Caseinhydrolysat und Hefenextrakt keine Wirkung mehr.

4. *Stämme, die ohne Caseinhydrolysat und Hefenextrakt nicht für längere Zeit im Dunkeln leben können.* Welche Stoffe aus diesen beiden Zugaben gebraucht werden, ist nicht bekannt. G o r h a m hat 1950 diese beiden organischen Nährquellen für das beste Wachstum von *Lemna minor* in der Dunkelheit empfohlen. Er konnte zwar Caseinhydrolysat durch gewisse Aminosäuren ersetzen, erhielt aber ein weniger gutes Wachstum. Hefenextrakt erwies sich als unentbehrlich. Zur 4. Gruppe gehören *Lemna minor* I und II (6573, 6601, 6619, 6727, 6736, 6853 und 6568, 6570, 6578, 6579, 6580, 6591, 6625, 6728, 7004, 7008, 7011); *Lemna perpusilla* (6609, 6612, 6746, 6748, 7001, 7006) und *Lemna trisulca* (6601, 6624, 6722, 7013) sowie einige Stämme von *Lemna cyclostasa* (6752, 7002, 7005). Die Stämme dieser Gruppe kön-

nen einen oder mehrere Wirkstoffe oder/und Aminosäuren nicht selbst aufbauen, wenn sie in völliger Dunkelheit gehalten werden. Oft kann das Wachstum noch einige Wochen andauern, bis dann plötzlich fast alle Glieder miteinander zugrunde gehen. Einzelne Glieder, die in Knäueln zusammenhalten, können noch lange am Leben bleiben (z. B. bei *Lemna minor* II 6570 und 6580). Lösen sie sich aber vom Knäuel los, so sterben sie ab. Die Kulturen wachsen wahrscheinlich noch so lange, bis die anfänglich vorhandenen Wirkstoffe aufgebraucht oder durch die Aufteilung auf die zahlreichen Tochterglieder so stark verdünnt sind, daß sie nicht mehr wirksam sind. Im Licht jedoch können die fehlenden Stoffe entweder aufgebaut werden oder sind, falls der Eiweißaufbau auf anderem Wege vor sich geht, nicht unentbehrlich.

Lemna trisulca zeigt eine besondere Merkwürdigkeit. Sie kann nämlich auch unter hohen Lichtintensitäten (kontinuierlich 9000 Lux) nur in zuckerhaltigen Nährlösungen gedeihen. In Lösungen ohne Zucker bleibt sie für viele Monate am Leben, wächst aber nicht oder nur ganz unmerklich. Nimmt man an Stelle der Nährlösung Brunnenwasser, so wachsen die Pflanzen (6601) auch ohne Zucker. Es kann vorderhand nicht entschieden werden, ob die Zusammensetzung der Nährlösung für *Lemna trisulca* nicht günstig ist oder ob das Brunnenwasser gewisse Wirkstoffe besitzt, die *Lemna trisulca* nicht selbst aufbauen kann oder ihr durch Diffusion verlorengehen. In diesem Zusammenhang ist die Tatsache interessant, daß *Lemna trisulca* in der Natur oft in Gemeinschaft mit gewissen Grünalgen (*Chlorochytrium Lemnae* Cohn) angetroffen wird.

E. Blühen

In unseren Untersuchungen wurden bei Stämmen von drei Arten Blüten beobachtet: *Lemna gibba*, *L. minor* I und *L. perpusilla*. Die Blühbedingungen sind von Art zu Art und zum Teil auch von Stamm zu Stamm etwas verschieden.

1. *Lemna minor* I

Bei 2500 Lux (16stündige Belichtung mit Tageslicht-Fluoreszenzröhren und einer schwachen Glühbirne) und 30° in Lösungen mit Zucker blühten alle untersuchten Stämme (6573, 6619, 6734, 6736, 6739, 6853). Unter den gleichen Bedingungen bei 26° zeigten sich nur vereinzelt Blüten, bei 20° überhaupt keine mehr. In Lösungen ohne Zucker traten nur einmal (Stamm 6573) bei 26° zwei Blüten auf.

Bei 2000 Lux (kontinuierliche Belichtung mit Tageslicht-Fluoreszenzröhren) und 24° blühten die Stämme nur spärlich, und zwar in

Lösungen mit Zucker: 6736, 6619, 6727, und in Lösungen ohne Zucker: 6601, 6619, 6727, 6853.

Bei 9000 Lux (kontinuierliche Belichtung mit HWA-500-Mischlichtlampen) und 24° (die Temperatur stieg einmal während vier Stunden auf 28°) blühten in Lösungen mit Zucker nur wenige Stämme und nur spärlich: 6601, 6853; in Lösungen ohne Zucker blühten meist reichlich: 6601, 6573, 6619, 6727, 6736.

Keine Blüten wurden beobachtet: in der Dunkelheit, bei Temperaturen unter 24°, unter Kurztagbedingungen (10-Stunden-Tag mit zirka 700 Lux Tageslicht; die Temperatur war allerdings nur 22 bis 24°).

Aus diesen wenigen Angaben ist ersichtlich, daß *Lemna minor* I wahrscheinlich unter den folgenden Voraussetzungen blüht:

1. Nicht zu schwache und wahrscheinlich langperiodische Belichtung. Bei niederen Lichtintensitäten braucht es offenbar zum Blühen Zucker; bei höheren Intensitäten hemmt Zucker das Blühen eher.
2. Temperaturen über 24°. Am besten blühten die Glieder bei 30° (2500 Lux).
3. Alte, von Gliedern bereits nahezu überdeckte Nährlösungen.

Früchte wurden nie beobachtet.

Innerhalb der Art sind nur kleine Unterschiede in der Blühintensität festzustellen. Die Art verhält sich ziemlich einheitlich und läßt sich durch ihre Blühwilligkeit unter den erwähnten Bedingungen scharf von *Lemna minor* II abtrennen.

2. *Lemna gibba*

Blüten wurden einzig bei 9000 Lux (kontinuierliche Belichtung mit HWA-500-Mischlichtlampen) beobachtet. Bei 24° (die Temperatur stieg einmal für vier Stunden auf 28°) blühten in Lösungen mit Zucker die Stämme 6745, 6751, 7007 und in Lösungen ohne Zucker die Stämme 6583, 6745, 7007. Kulturen in Lösungen ohne Zucker blühten im allgemeinen reichlicher. Die Stämme 6566 und 6729 zeigten nur bei 30° in Nährlösungen ohne Zucker wenige Blüten, der Stamm 6729 auch in Nährlösungen mit Zucker. Der Stamm 6861 blühte nie, doch wurde dieser Stamm nur bei 24° untersucht.

Keine Blüten wurden beobachtet: in der Dunkelheit, im Fluoreszenzlicht von 2000 und 2500 Lux und im Tageslicht (10 Stunden, zirka 700 Lux).

Voraussetzungen für die Blütenbildung sind wahrscheinlich auch hier: Langtagperiode, starker Anteil an tiefrotem Licht (vgl. K a n d e l e r, 1955, 1956), hohe Temperatur (über 24°) und meistens alte, von

den Gliedern nahezu überdeckte Nährlösungen. Einzig die Stämme 6583 und 7007 blühten auch in frischen Kulturen, der Stamm 6583 nur in Lösungen ohne Zucker, der Stamm 7007 auch, allerdings spärlich, in Lösungen mit Zucker.

Der Stamm 7007 produzierte als einziger Stamm auch Früchte.

Bei *Lemna gibba* sind Unterschiede zwischen den Stämmen festzustellen. Besonders blühwillig sind die Stämme 6583 und 7007 und etwas weniger auch der Stamm 6745. Die Stämme 6566 und 6861 blühten wenig oder gar nicht.

3. *Lemna perpusilla*

Der Stamm 6746 blüht unter recht verschiedenen Bedingungen. Bei 9000 Lux (kontinuierliche Belichtung mit HWA-500-Mischlichtlampen) in Lösungen mit und ohne Zucker ist die Blütenzahl reichlich bei 30°, sehr spärlich bei 24°.

Bei 2500 Lux und 16stündiger Belichtung mit Tageslicht-Fluoreszenzröhren und einer schwachen Glühbirne blüht der Stamm reichlich bei 30° und 26°, sehr spärlich bei 20°. In Lösungen, die keinen Zucker enthalten, treten keine Blüten auf.

Bei zirka 700 Lux (10 Stunden natürliches Tageslicht), sowohl bei 18 bis 20° wie bei 22 bis 24°, blüht der Stamm in Reagenzröhrchen mit Nähragar reichlich.

In der Dunkelheit wurden Blüten beobachtet bei 30°, 26°, 24°, 23°, 20° und sehr spärlich bei 16,5°. Die Nährlösung enthielt Zucker, Aminosäuren und Hefenextrakt. In völliger Dunkelheit traten keine Blüten auf. In den benützten Dunkelräumen wurde einige Male pro Tag ein schwaches Glühlicht angedreht.

Ähnlich wie Stamm 6746, nur spärlicher, blüht Stamm 7001. Die übrigen beobachteten Stämme (6609, 6612, 6748) blühen bei 9000 Lux und 24° in Lösungen ohne Zucker. Weder in der Dunkelheit noch bei 2500 Lux zeigen diese Stämme Blüten.

Die Voraussetzungen zum Blühen sind für die Stämme 6609, 6612 und 6748 offenbar ähnlich wie für *Lemna gibba*. Die Stämme 6746 und 7001 unterscheiden sich von den drei andern Stämmen dadurch, daß sie auch unter Kurztagbedingungen und bei ganz niedriger Lichtintensität Blüten bilden können. Auch können diese beiden Stämme in der Dunkelheit bereits in frischen Nährlösungen blühen. Es scheint, daß in der Dunkelheit etwas weniger hohe Temperaturen zur Blütenbildung notwendig sind.

Stamm 6746 und in geringerem Maße Stamm 7001 produzierten Früchte.

IV. Ökologische Untersuchungen

A. Geographische Verbreitung der Lemnaceen in Kalifornien

Zur Abklärung der geographischen Verbreitung wurden neben eigenen Beobachtungen die Herbarbelege folgender Herbarien verwendet:

Berkeley:	Herbarium der University of California (BE)
Stanford:	Dudley Herbarium (DU)
San Franzisko:	Herbarium der California Academy of Science (SF)
Los Angeles:	Herbarium der University of California (LA)
Pomona:	Herbarium des Pomona College (PO)
	Herbarium des Rancho Santa Ana Botanical Garden (RA)

Hinter dem Fundort ist in Klammern der Name des Sammlers und der Aufbewahrungsort beigefügt. (L) weist auf eigene Beobachtungen hin.

Spirodela polyrrhiza

Abbildung 45

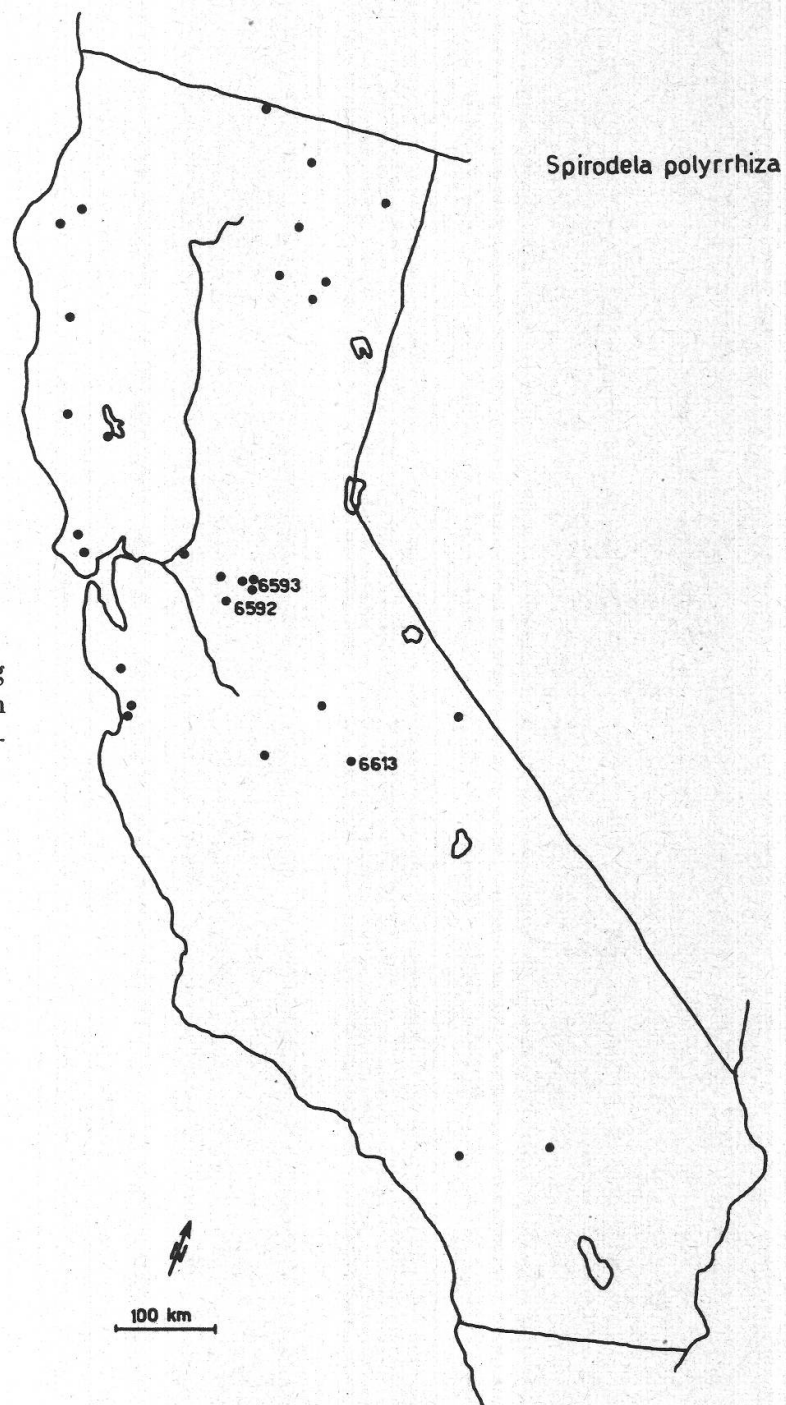
Modoc Co.:	Alturas, N-Fork of Pit River (Nobs und Smith, BE)
Humboldt Co.:	Mad River (Tracy, BE), Buck Mountain (Tracy, BE)
Trinity Co.:	Zenia-Covelo Road (Wolf, RA)
Shasta Co.:	Hat Creek (Nobs und Mason, BE), Fall River Mills (Shepherd, BE)
Lassen Co.:	Mill Creek Hot Springs (Hall und Babcock, BE)
Mendocino Co.:	Mt. Sankedrin (Rattan, DU)
Plumas Co.:	Indian Creek – Taylorsville (Weatherly, SF, RA), Greenville (Nobs und Smith, BE)
Lake Co.:	Clear Lake (Nobs und Smith, BE)
Marin Co.:	Pt. Reyes Station (Stacy, SF), Lily Lake (Eastwood, SF)
Solano Co.:	Rio Vista (Nobs und Smith, BE)
San Mateo Co.:	Mud Lakes (Ferris, DU)
San Joaquin Co.:	Stockton (L)
Santa Cruz Co.:	Pajaro River (Hayward, DU), Lake Tynan und Drew Lake (L)
Stanislaus Co.:	Modesto (Hoover, BE), Knights Ferry (L), La Grange (L)
Tuolumne Co.:	Yosemite Junction (Wiggins, DU, RA), Shawmets Grade (L)
Merced Co.:	Modesto Properties (Nobs und Smith, BE)
Fresno Co.:	Centerville (L)
Inyo Co.:	Fish Slough (Nobs und Smith, BE)
San Bernardino Co.:	Victorville (Peirson, RA; Parish, DU; Johnston, PO), Jorum (Parish, DU)

Lemna gibba

Abbildung 46

Siskyou Co.:	Tule Lake (Grant und Schneider, BE)
Modoc Co.:	südl. und nördl. Alturas (Nobs und Smith, Grant und Schneider, BE)
Humboldt Co.:	Arcata (Nobs und Smith, BE)

Abbildung 45
Spirodela polyrrhiza.
 Geographische Verbreitung
 in Kalifornien. Die Zahlen
 beziehen sich auf die phy-
 siologisch untersuchten
 Stämme



Tehama Co.:	Deer Creek (Nobs und Smith, BE)
Sierra Co.:	Sierra Valley (Nobs und Smith, BE), Loyalton (Mason, Nobs und Smith, BE)
Sonoma Co.:	Irwin Rocks (Howell, SF), Santa Rosa (Koch, BE)
Colusa Co.:	Colusa (Heller und Brown, DU, PO), südl. Colusa (Nobs und Smith, BE)
Marin Co.:	San Rafael (Ashmun, DU), Bolinas (Nobs und Smith, BE), östl. Drakes Bay (Mason, BE)

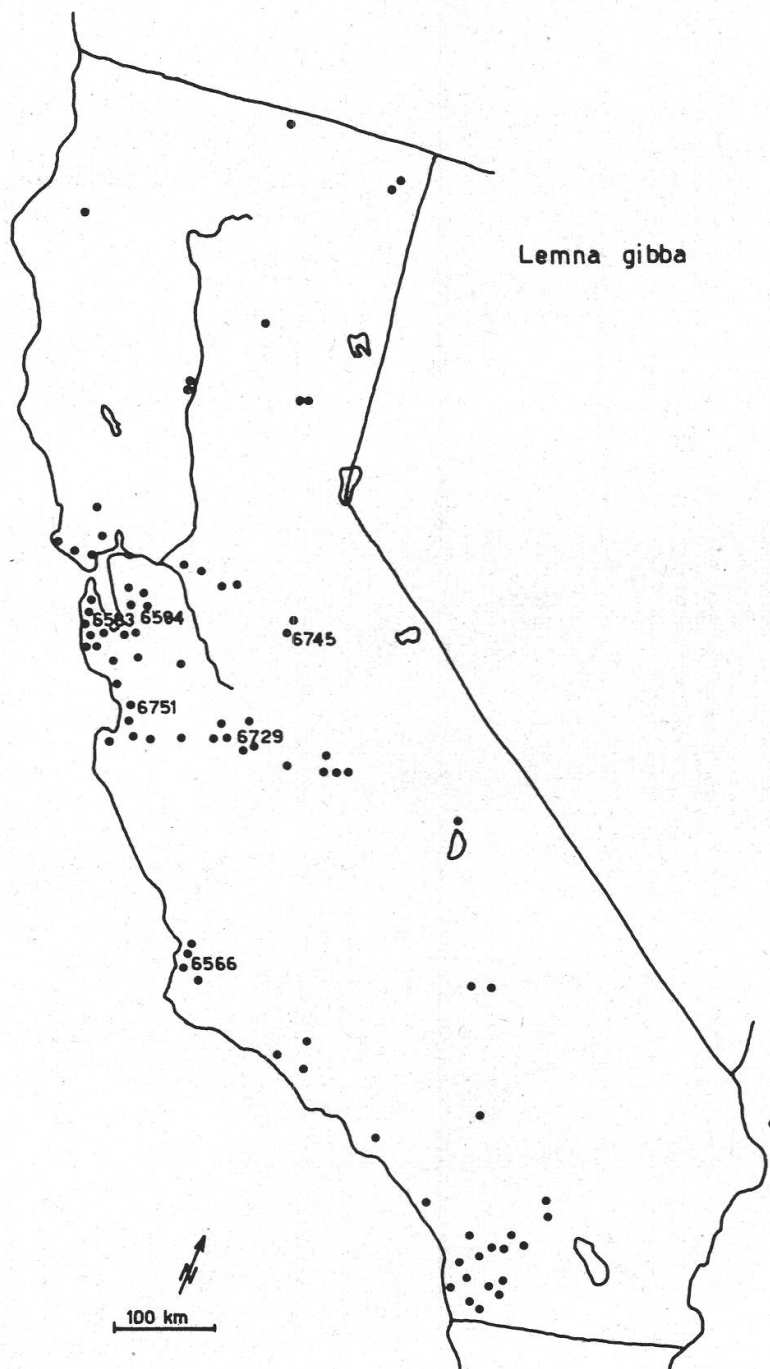


Abbildung 46
Lemna gibba. Geographische Verbreitung in Kalifornien. Die Zahlen beziehen sich auf die physiologisch untersuchten Stämme

- | | |
|--------------------|--|
| San Francisco Co.: | Cienega Lagoon (Dudley, DU), Mountain Lake (Davy, BE) |
| San Mateo Co.: | Woodside (Dudley, DU), Cooks P. O. (Abrams, DU), Pescadero (Dudley, DU), Pomponio Creek (Nobs), San Gregorio (Nobs), San Francisquito Creek (L), La Honda (L), San Pedro (Abrams, DU, SF, BE; Elmer, PO) |
| Alameda Co.: | Niles Canyon (L), Pleasanton (L), Thornhill (Howell, SF) |
| San Joaquin Co.: | Victoria Island (L), Union Island (L), Stockton (L), Farmington (L) |
| Santa Cruz Co.: | Pajaro River (Hayward, DU), Santa Cruz (Henney, DU), Sicamore Canyon (Gould et al., SF) |

Santa Clara Co.:	Milpitas (Dudley, DU), Coyote River (L), westl. und auf dem Pacheco-Paß (L)
Stanislaus Co.:	Turlock (L)
Tuolumne Co.:	Sonora (Nobs und Smith, BE), Jacksonville (L)
Monterey Co.:	südl. Watsonville (L)
San Benito Co.:	Carnadero Creek (Abrams, DU), San Juan (Thompson, DU)
Merced Co.:	östl. Pacheco-Paß (Abrams, DU), Volta (Thompson, DU), Los Baños (Nobs und Smith, BE), südwestl. Merced (Howell, SF)
Fresno Co.:	westl. Clovis (L), Centerville (L), Minkler (L)
Madera Co.:	San Joaquin Experimental Station (L)
S. L. Obispo Co.:	Santa Maria Creek (Thompson, DU), Arroyo Grande (Hoover, SF), Oso Flaco Lake (Nobs und Smith, BE), Pismo Beach (Stebbins)
Kern Co.:	Bakersfield (Davy, BE)
Inyo Co.:	nördl. Lone Pine (Nobs und Smith, BE)
Santa Barbara Co.:	Goleta (DU)
Ventura Co.:	Coyote Creek (Pollard, DU, SF, BE)
Los Angeles Co.:	Los Angeles (BE)
San Bernardino Co.:	Victorville (Parish, DU)
Orange Co.:	Arch Beach (DU)
Riverside Co.:	Palm Springs (Abrams, DU), Carrizo Creek (Parish, DU), Hemet (Munz, PO), Lake Elsinore (Johnston, PO), Femescal (Kleeberger, SF), Garner Ranch (Munz und Johnston, BE)
San Diego Co.:	Tacumba (Abrams, DU), San Diego River (Abrams, DU), Sweetwater Valley (Stokes, DU), Las Flores Creek (Wiggins, DU, BE, LA), Bonsal (Wiggins, DU), Descanso (Wiggins, DU), Laguna Mts. (Gregor, DU), San Mateo River (Wiggins, DU, LA), Lakeside (Thompson, PO), Henshaw Dam (Mason, BE)

Lemna minor I

Abbildung 47

Del Norte Co.:	Crescent City (Nobs und Smith, BE)
Modoc Co.:	Alturas (Nobs und Smith, BE)
Humboldt Co.:	Big Lagoon (Abrams, PO), Mad River (Nobs und Smith, BE), Eureka (Tracy, BE)
Shasta Co.:	Hat Creek (Nobs und Mason, BE)
Lassen Co.:	Doyle (Nobs und Smith, BE), Madeline (Nobs und Smith, BE)
Mendocino Co.:	Garcia Slough (Nobs und Smith, BE), Willits (Nobs und Smith, BE), Dos Rios (Wiggins, DU)
Plumas Co.:	Taylorville (Weatherly, SF), Spring Garden (Nobs und Smith, BE)
Sierra Co.:	Loyalton (Nobs und Smith, BE)
Lake Co.:	Kelseyville (Blankinship, SF), Summer Lake (Ferris und Duthie, DU)
San Joaquin Co.:	Escalon (L), Stockton (L), östl. Stockton (L), Victoria Island (L)
Santa Cruz Co.:	Pajaro River (L), Lake Tynan (L)
Stanislaus Co.:	Modesto (Hoover, BE), Patterson (L), Turlock (L)
Mono Co.:	Leavitt Meadows (Secrest, RA) MacGee Creek (Nobs und Smith, BE), Mono Lake (L), Bridgeport (L), West Walker River (L)
Monterey Co.:	südl. Watsonville (L)
Merced Co.:	östl. Los Baños (L)
Fresno Co.:	Tollhouse (L), Trimmer (L), Centerville (L), westl. Clovis (L), Firebaugh (L), südl. Dos Palos (L), Mendota (L)
Madera Co.:	Madera (L), östl. Firebaugh (L)
S. L. Obispo Co.:	Pismo Beach (Hiesey), Oso Flaco Lake (Hiesey)

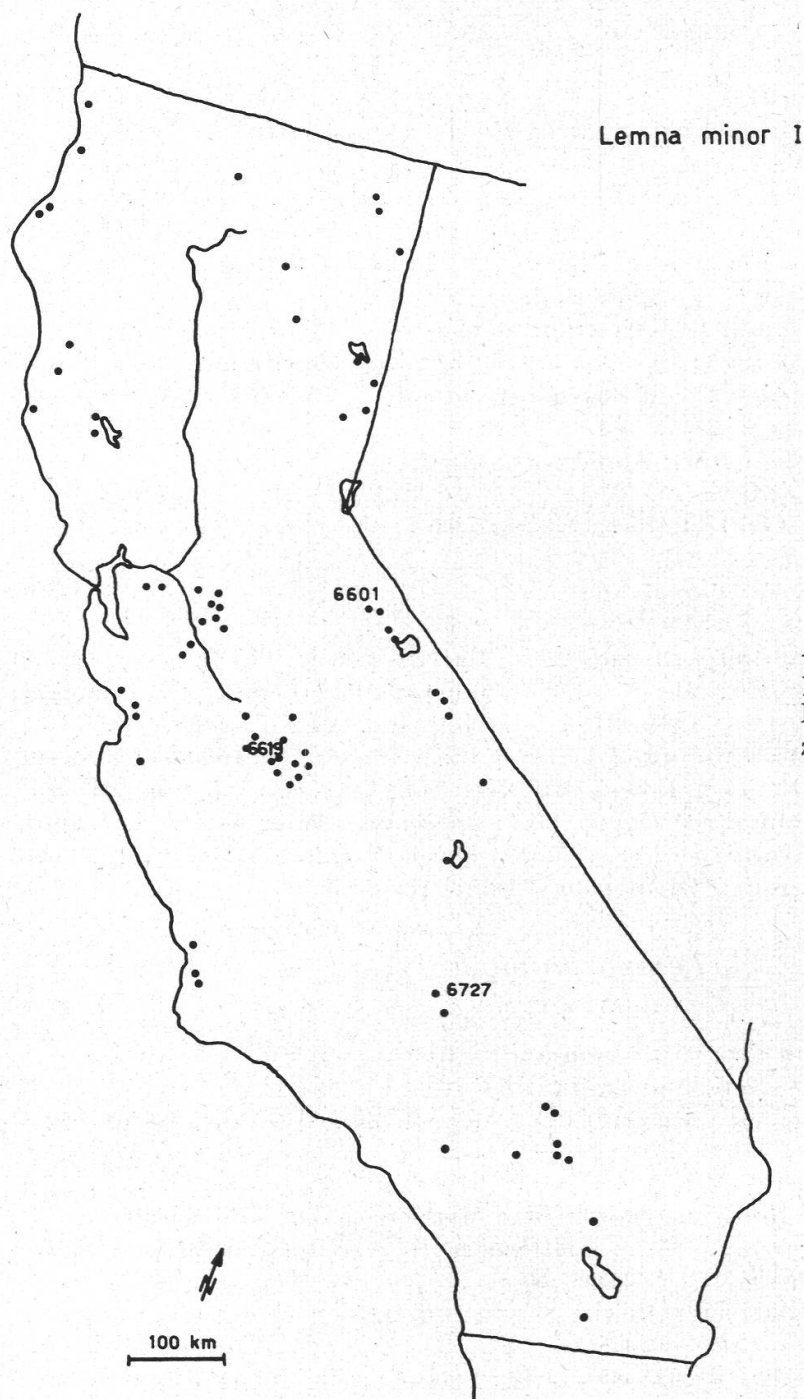
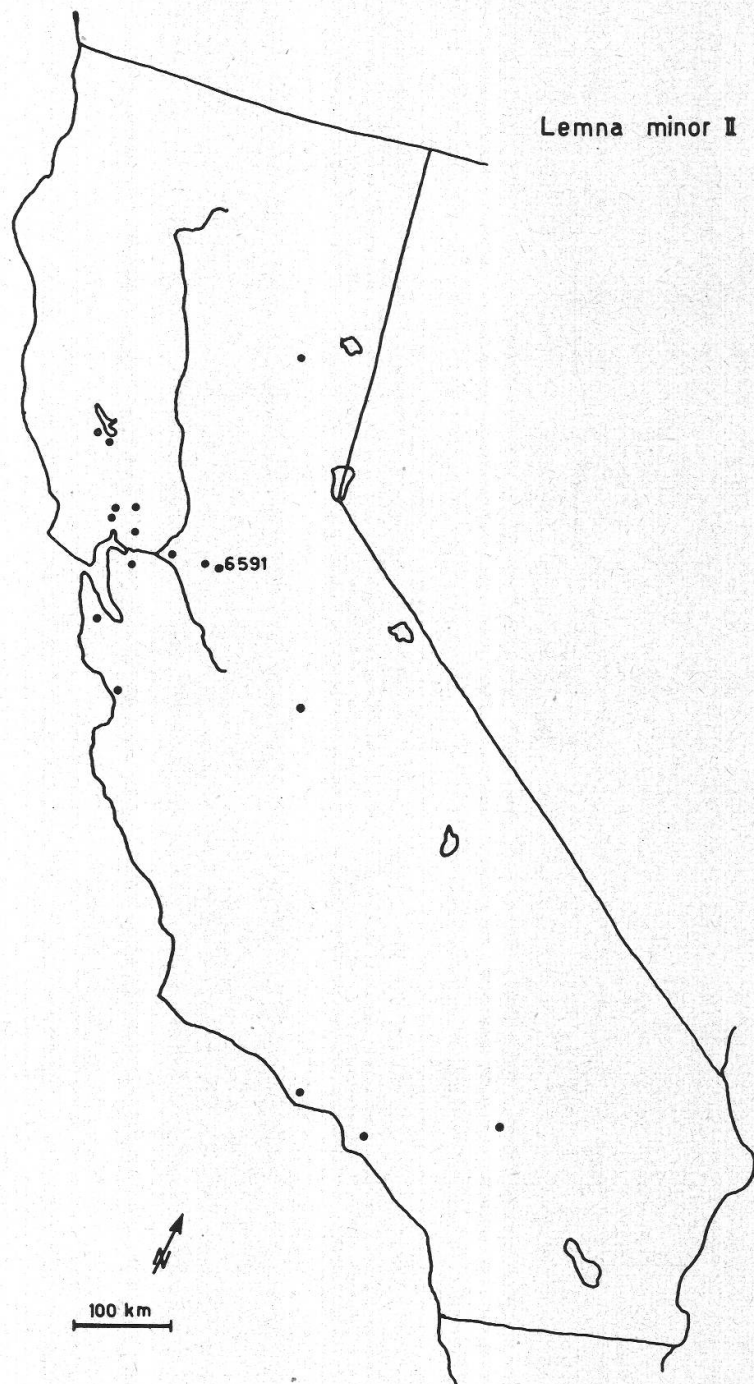


Abbildung 47
Lemna minor I. Geographische Verbreitung in Kalifornien. Die Zahlen beziehen sich auf die physiologisch untersuchten Stämme

King Co.:	Lake Washington (Benson, PO)
Kern Co.:	Sunday Peak Road (Cohen, PO), Bakersfield (Thompson, DU), 45 km südöstl. Bakersfield (L)
Inyo Co.:	Fish Slough (Nobs und Smith, BE), Bishop (PO), Owens Lake (Benson, PO), Deep Springs Lake (Raven, SF), Pine Creek Road (Nobs und Smith, BE)
San Bernardino Co.:	Victorville (Wheeler, LA; Parish, DU), Big Bear Lake (Wolf, RA), San Bernardino (Parish, DU), Baldwin Lake (L), Edwin Lake (L)
Orange Co.:	Santa Ana River (Johnston, PO, DU)
Riverside Co.:	Carisso Creek (Abrams, PO), Lake Herky (LA)
San Diego Co.:	San Diego River (Abrams, PO)

Abbildung 48
Lemna minor II. Geographische Verbreitung in Kalifornien. Die Zahlen beziehen sich auf die physiologisch untersuchten Stämme



Lemna minor II

Abbildung 48

Plumas Co.:	Greenville (Nobs und Smith, BE)
Lake Co.:	Clear Lake (Nobs und Smith, BE), Pasley (Ferris und Duthie, DU)
Sonoma Co.:	Petaluma (Nobs)
Napa Co.:	Sarco Creek (Raven, SF), Yountville (Raven, SF), Carreros (Raven, SF)
San Mateo Co.:	Los Trancos Creek (Nobs), San Francisquito Creek (L)
San Joaquin Co.:	Victoria Island (L), Farmington (L), Escalon (L)

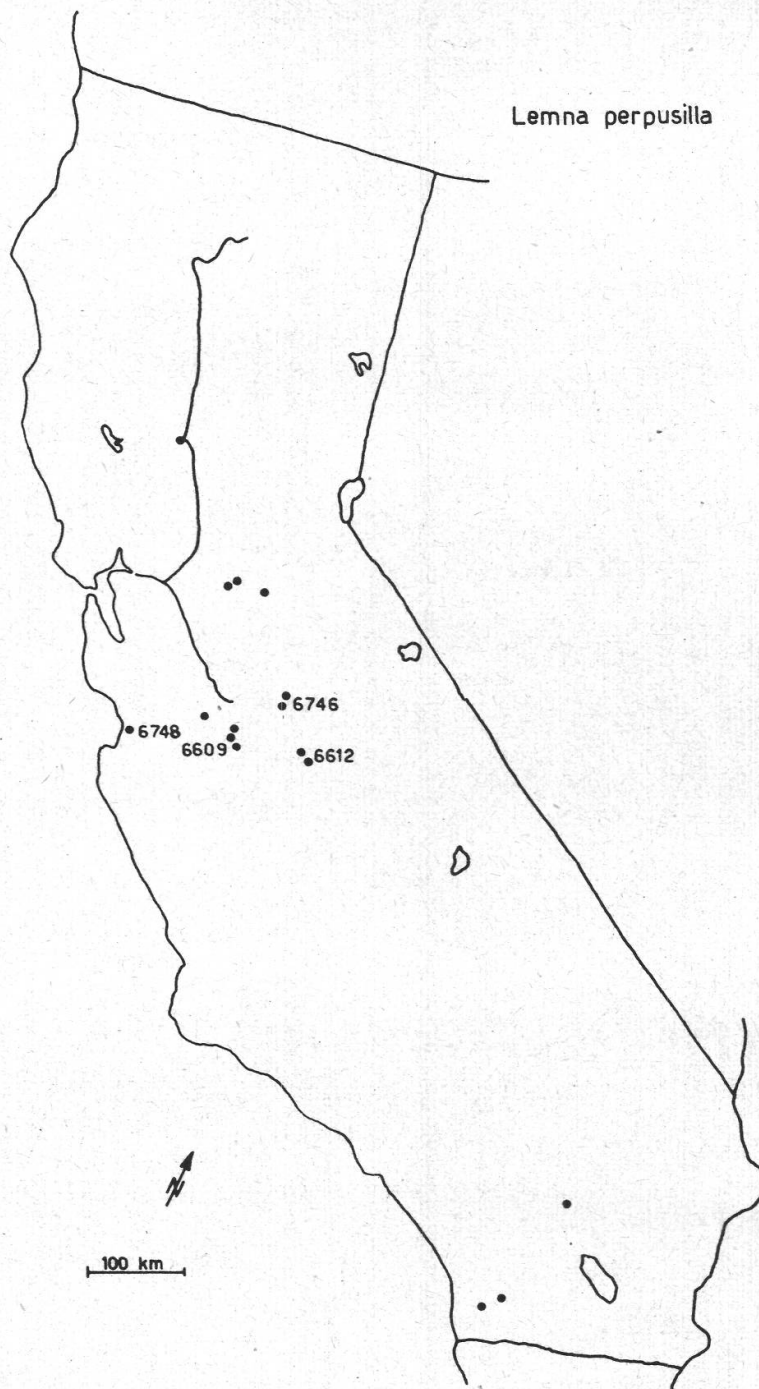


Abbildung 49
Lemna perpusilla. Geographische Verbreitung in Kalifornien. Die Zahlen beziehen sich auf die physiologisch untersuchten Stämme

Contra Costa Co.: Blackberry Spring (Bowermann, BF)
 Fresno Co.: westl. Clovis (L)
 Ventura Co.: San Antonio Creek (Pollard, SF)
 Los Angeles Co.: Rio Hondo (Wheeler, LA)
 San Bernardino Co.: Victorville (L)

Lemna perpusilla

Abbildung 49

Colusa Co.: Maxwell (Nobs und Smith, BE)
 San Joaquin Co.: Farmington (L), Stockton (L)

Santa Cruz Co.:	Lake Tynan (L)
Stanislaus Co.:	Knights Ferry (L)
Merced Co.:	Plainsburg (L), Santa Fé Grade (Nobs und Smith, BE)
Fresno Co.:	Centerville (L), Kingsriver (L), Firebaugh (L), Mendota (L), östl. Mendota (Smith, BE)
San Diego Co.:	Lakeside (Abrams, DU, PO), Vallecito Canyon (Munz, PO)

Lemna cyclostasa

Abbildung 50

Humboldt Co.:	New Orleans (Pollard, SF), Clam Beach (Nobs und Smith, BE), Blue Lake (Nobs und Smith, BE)
Trinity Co.:	Sharber Slough (Tracy, PO)
Mendocino Co.:	Big Lagoon (Murphy, DU)
Sonoma Co.:	Stewart's Point (Nobs und Smith, BE)
Lake Co.:	Clear Lake (Benson, PO), Buckingham Park (Jussel, SF)
Colusa Co.:	westl. Colusa (Mason und Grant, BE)
Marin Co.:	Abbots Lagoon (Howell, SF), Alema Marshes (Howell, SF), Bobinas Lagoon (Howell, SF), Stinam Beach (Howell, SF), Mt. Tamalpais (Stacy, SF), Saussalito (Howell, SF), Pt. Reyes (Nobs und Smith, BE), Drakes Bay (Mason, BE), San Rafael (Ashmun, DU)
Napa Co.:	Johannisberg (Cannon, SF), Tulucay Creek (Raven, SF), Wooden Valley Grade (Raven, SF)
San Francisco Co.:	südl. San Francisco (Wolf, DU, RA), Ocean Beach (Dudley, DU, PO), Lake Merced (Dudley, DU)
San Mateo Co.:	Pescadero (L), La Honda (L), Halfmoon Bay (Nobs und Smith, BE), Siersville Lake (L)
Alameda Co.:	Thornhill (Howell, SF), San Leandro (BE), Niles Canyon (L), Pleasanton (L)
Contra Costa Co.:	Mt. Diablo (Bowermann, BE), Jersey Island (Wiggins, DU)
San Joaquin Co.:	Victoria Island (L), Union Island (L), Escalon (L), Farmington (L), Stockton (L)
Santa Cruz Co.:	Santa Cruz (Henney, PO), Ruby Nogale Road (Gould und Robinson, SF), Mudlake (Ferris, DU), Watsonville (Hayward, DU), Lake Tynan und Drew Lake (L)
Santa Clara Co.:	Copernicus Peak (Sharsmith, BE), Coyote Creek (L)
Stanislaus Co.:	Waterford (L), La Grange (L), Knights Ferry (L)
Tuolumne Co.:	Sonora (Nobs und Smith, BE), Jacksonville (L), Shawmet Grade (L)
Mono Co.:	Mono Lake (L), Bridgeport (L), Fales Hot Spring (L)
San Benito Co.:	Pacheco Creek (L), Pinnacles (L)
Merced Co.:	Los Baños (L), San Luis Creek (L)
Fresno Co.:	Tollhouse (L), Trimmer (L), Centerville (L), westl. Clovis (L), Firebaugh (L)
Mariposa Co.:	Cathai (L)
Madera Co.:	Red's Meadows (Raven, SF), Manzanita Lake (L), Madera (L)
S. L. Obispo Co.:	Oceano (Ferris, DU), Pismo Beach (Hiesey), Oso Flaco Lake (Hiesey)
Kern Co.:	Kern River (Dudley, DU), Bakersfield (Thompson, DU)
Inyo Co.:	Deep Springs Lake (Ferris, DU)
Santa Barbara Co.:	Mission Canyon Watershed
Ventura Co.:	Foster Park (Pollard, RA, SF)

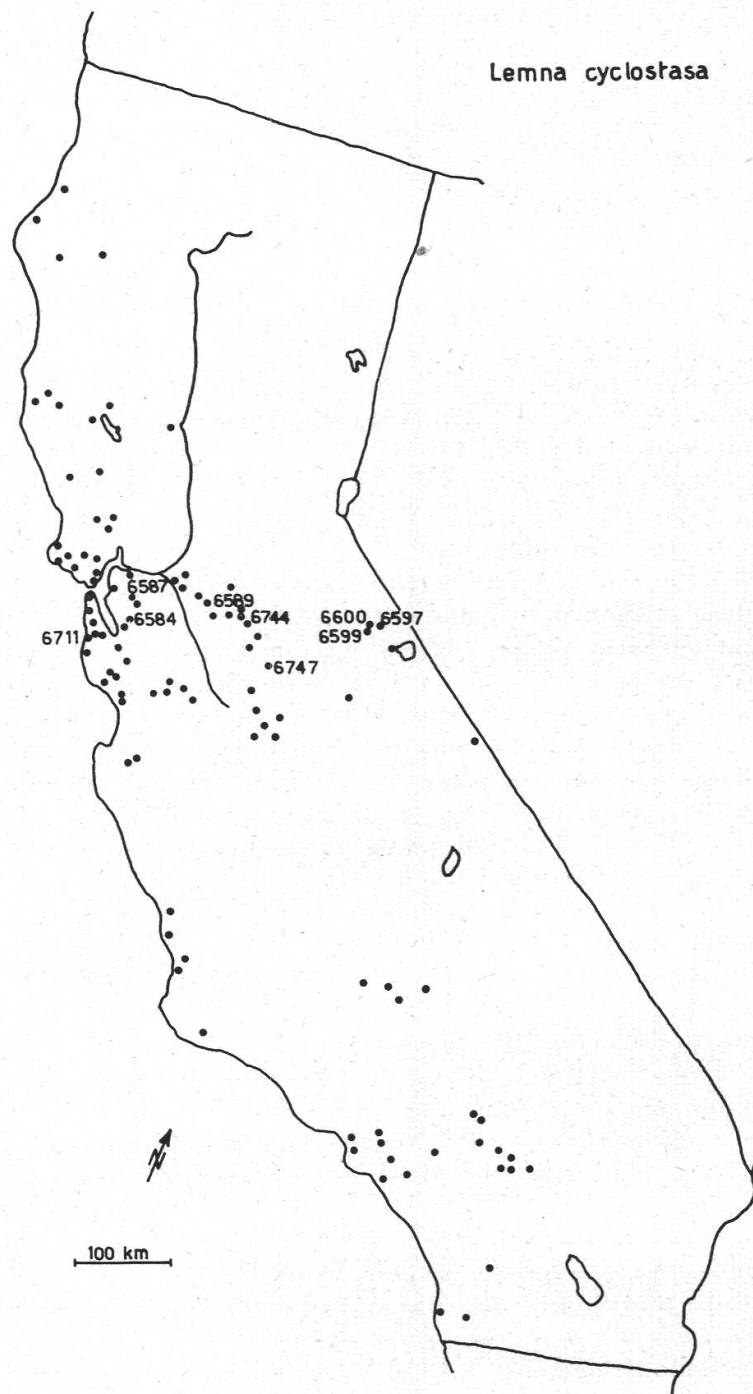
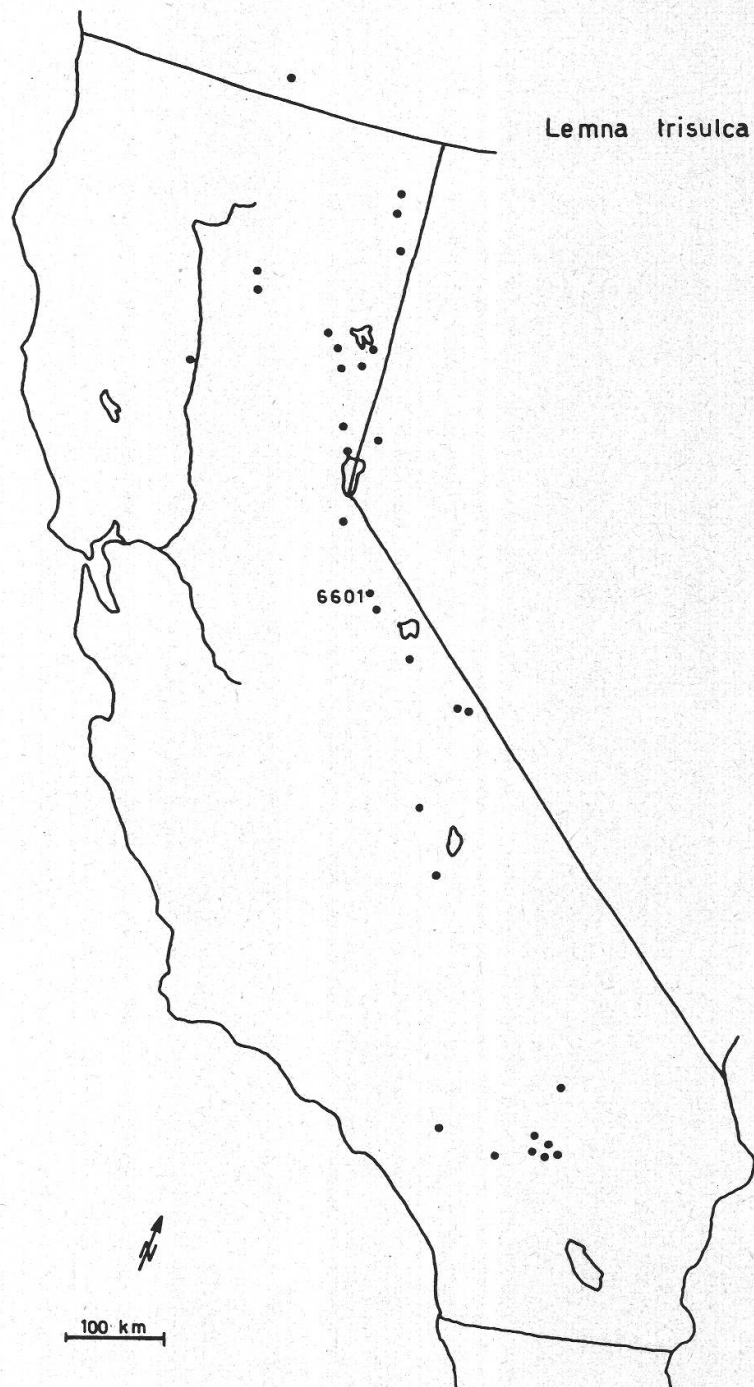


Abbildung 50
Lemna cyclostasa. Geographische Verbreitung in Kalifornien. Die Zahlen beziehen sich auf die physiologisch untersuchten Stämme

- Los Angeles Co.: Arroyo Seco (Peirson, RA), Puddington Dam (Wheeler, BE), Ballina Creek (Abrams, DU), Malibu Lake (L)
- San Bernardino Co.: Victorville (Peirson, RA; Parish, DU), Twentynine Palms (Munz, PO), Sugarloaf (Munz, PO), Seven Oaks (Roos, PO), Santa Ana Canyon (Hall, BE), San Bernardino (Parish, DU), Baldwin Lake (L)
- Orange Co.: Santa Ana River (Howell, RA)
- Riverside Co.: Lake Herky (LA), Palm Canyon (Dudley, DU)
- San Diego Co.: Lake Side (Abrams, DU, PO), Warners Hot Spring (Munz und Harwood, PO)

Abbildung 51
Lemna trisulca. Geographische Verbreitung in Kalifornien. Die Zahlen beziehen sich auf die physiologisch untersuchten Stämme



Lemna trisulca

Abbildung 51

Modoc Co.:	Alturas (Wheeler, PO; Grant und Schneider, BE), Likely (Mason und Grant, BE), Harvey Creek (Grant und Schneider, BE)
Lassen Co.:	Coilloro Creek (Baker und Nutting, LA), Willow Creek nördl. Susanville (Nobs und Smith, BE)
Tehama Co.:	Deer Creek südwestl. Chester (Nobs und Smith, BE)
Butte Co.:	Jonesville (Copeland, DU, SF, LA, RA)
Plumas Co.:	Indian Creek (Weatherby, RA) Greenville (Nobs und Smith, BE) Willow Creek südl. Milford (Nobs und Smith, BE)

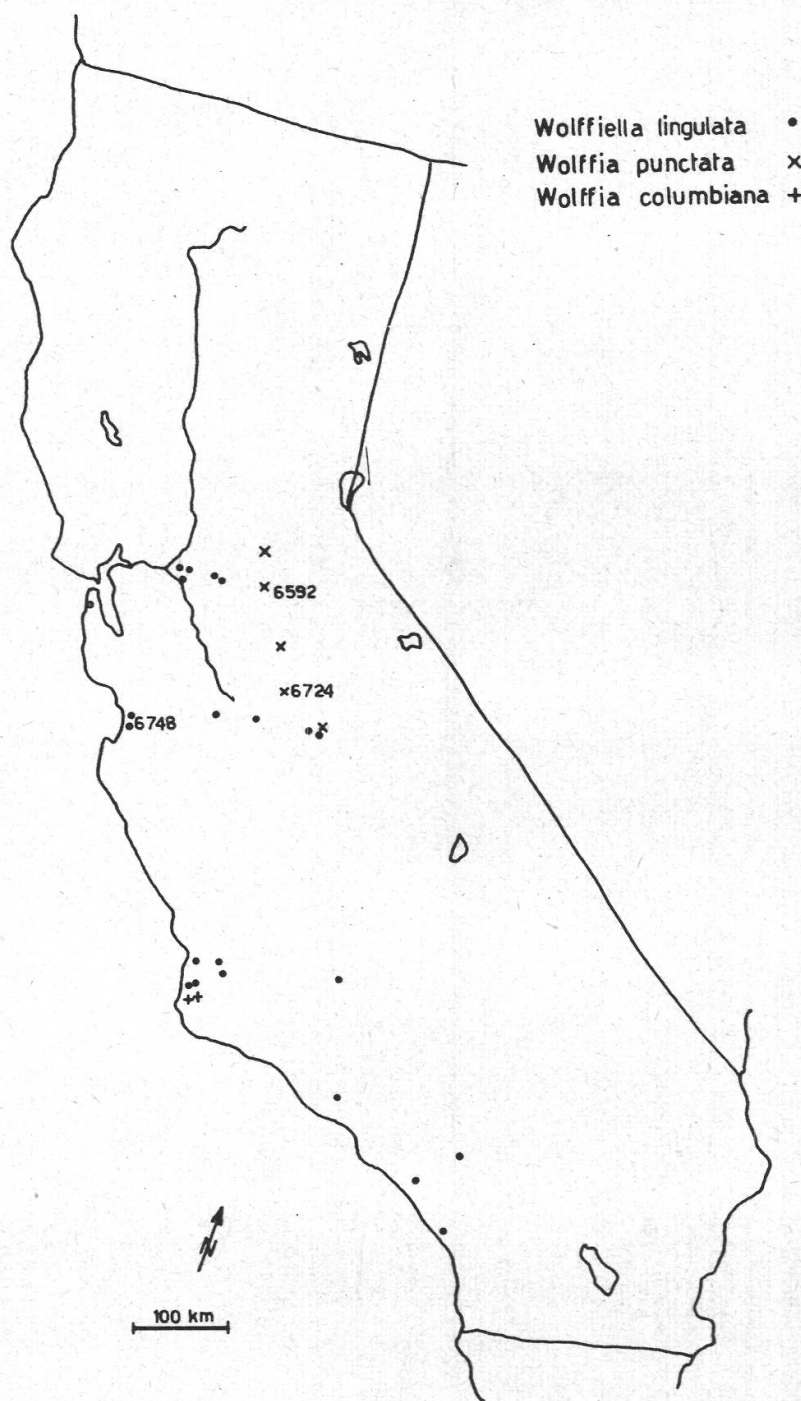


Abbildung 52
Wolffiella lingulata (·),
Wolffia punctata (×) und
Wolffia columbiana (+).
 Geographische Verbreitung
 in Kalifornien. Die Zah-
 len beziehen sich auf die
 physiologisch untersuch-
 ten Stämme

Colusa Co.:	Letts Meadow (Bell, BE)
Nevada Co.:	Sage Hen Creek (Mason, BE)
Placer Co.:	Sierraville (Dudley, DU)
Alpine Co.:	Woodford (Eastwood und Howell, SF)
Mono Co.:	Hot Creek (Cassel, DU), Gull Lake (Peirson, RA), West Walker River (L)
Tulare Co.:	Ground Hog Meadows (Ferris und Lorraine, DU; Howell, SF), Bakeoven Meadows (Howell, SF), S-Fork Kern River (Munz, RA)
Inyo Co.:	Deep Springs Lake (Ferris, DU; Hunter, BE), Buckborn Spring (Wiggins, DU)

- Los Angeles Co.: Los Angeles River (Stearn, DU)
 San Bernardino Co.: San Bernardino (Parish, DU), Santa Ana Coum (Shaw, DU),
 Deer Lick Spring (Roos, PO), Mohave River at Victorville (Wheeler, LA, SF), Mentone (Munz, PO), Bluff Lake Creek (Munz, PO),
 Baldwin Lake (L)
 Orange Co.: Santa Ana River Bottom (Howell, RA, SF)

Wolffiella lingulata

Abbildung 52

- Santa Joaquin Co.: südöstl. Stockton (L), Roberts Island (Howell, RA, PO), Holt
 (Mason, BE), Victoria Island (L)
 San Francisco Co.: Sienega Lagoon (Dudley, DU, SF)
 Merced Co.: Los Baños (Mason und Smith, BE)
 Madera Co.: südöstl. Firebaugh (L)
 Santa Cruz Co.: Lake Tynan, Drew Lake (L)
 Montherey Co.: Junction Lagoon südwestl. Watsonville (Hayward, DU), Castro-
 ville (Clark, SF)
 Fresno Co.: Centerville (L), Minkler (L)
 S. L. Obispo Co.: Black Lake Canyon (Hoover, SF), Arroyo Grande (BE), Oceano
 (Condit, BE), Pismo Beach (Smith, BE)
 Santa Barbara Co.: La Eraciosa bei Sta. Maria (Eastwood, SF)
 Kern Co.: Bakersfield (Thompson, DU)
 Los Angeles Co.: Malibu Lake (L)
 San Bernardino Co.: San Bernardino (Parish, DU; Johnston, PO)
 Orange Co.: Santa Ana River (Howell, RA), San Juan Capistrano (Abrams,
 PO, DU, SF)

Wolffia punctata

Abbildung 52

- San Joaquin Co.: 25 km südwestl. Jone (Nobs und Smith, BE)
 Stanislaus Co.: Knights Ferry (L), La Grange (L)
 Fresno Co.: nordwestl. Clovis (Nobs und Smith, BE), Minkler (L)

Wolffia columbiana

Abbildung 52

- S. L. Obispo Co.: Dune Lakes (Mason, BE), Oso Flaco Lake (Hiesey)

B. Ökologische Feldbeobachtungen in Kalifornien

Im Oktober und November 1953 und monatlich vom März 1954 bis zum Februar 1955 wurden 25 Stationen besucht, an denen man Lemnaeen beobachtet hatte. Daneben wurden zahlreiche Stationen nur einzelne Male in die Exkursionen einbezogen. Es wurden Aufzeichnungen über das Wachstum gemacht und die Salzkonzentration, das pH, die Temperatur und der Stand des Wassers gemessen. Die regelmäßig untersuchten Stationen liegen in den klimatischen Zonen der Küste und des Central Valley von Kalifornien. Neun nur zweimal besuchte Stationen liegen im Gebiet des Great Basin.

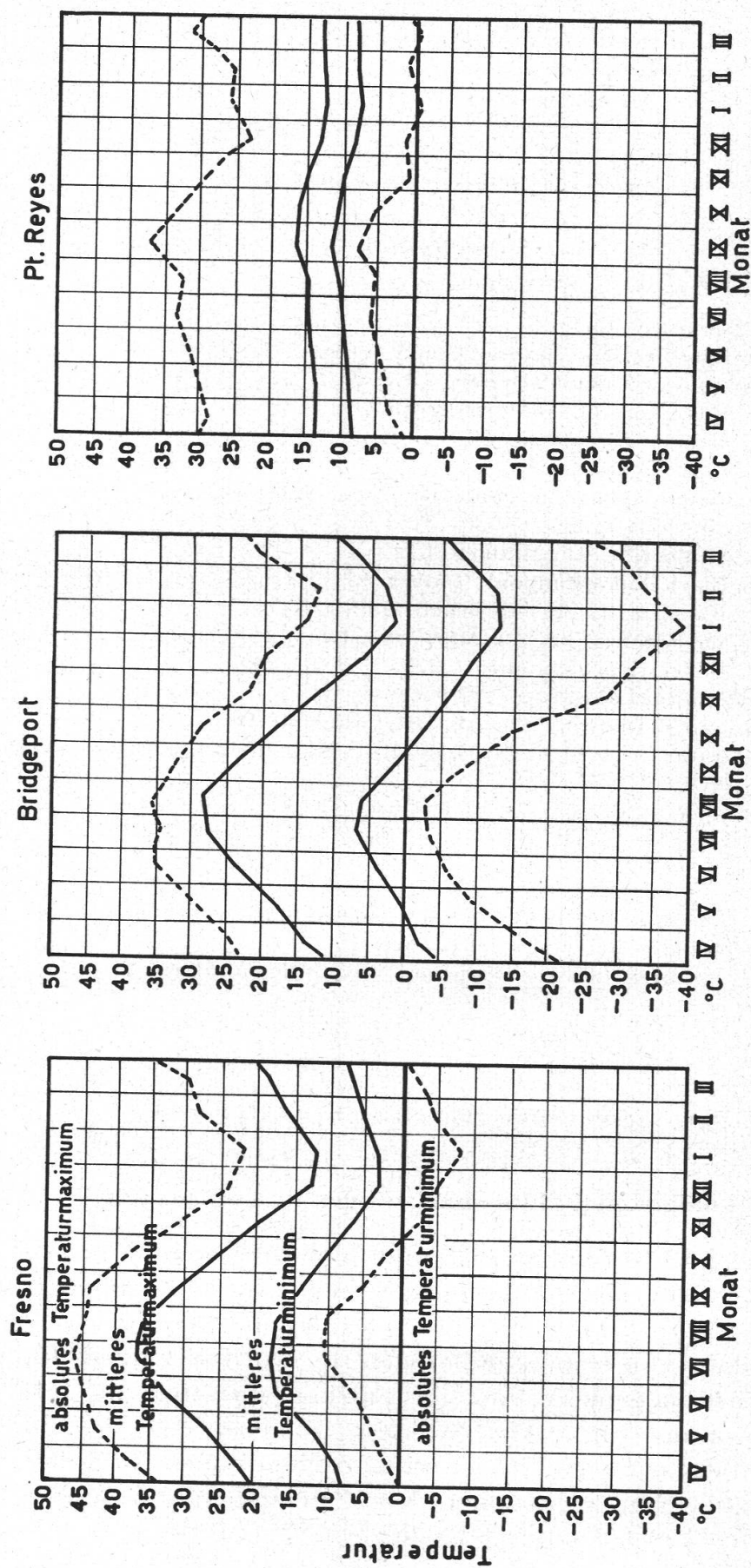


Abbildung 53

Jährlicher Temperaturverlauf in Fresno (Central Valley), Bridgeport (Great Basin) und Pt. Reyes (Küste) (aus Clausen, K e c k und H i e s e y, 1948). Die Kurven bedeuten von oben nach unten: absolutes Temperaturmaximum, mittleres Temperaturmaximum, mittleres Temperaturminimum, absolutes Temperaturminimum

1. Temperatur

Die Temperatur des Wassers ist abhängig vom allgemeinen Klima der Gegend und von den speziellen mikroklimatischen Faktoren des betreffenden Ortes, aber auch von der Herkunft des Wassers. Es muß zudem berücksichtigt werden, daß die Wasseroberfläche an der Sonne wesentlich wärmer ist als im Schatten. Die Wasseroberfläche eines Teiches (Standort von *Lemna cyclostasa* 6711) in der Nähe der Küste hatte am 6. Juni 1954, um 15 Uhr, im Schatten eine Temperatur von 15°, an der Sonne aber eine solche von 28°. Diese gelegentliche oberflächliche Erwärmung durch die Sonne ist gerade im kühlen Küstengebiet für die Vermehrung von Lemnaceen-Arten äußerst wichtig. Bei hohen Lufttemperaturen ist die Wasseroberfläche auch an der Sonne oft kühler als die umliegende Luft, da die erhöhte Wasserverdunstung kühlend wirkt. In den drei besuchten klimatischen Gebieten wurden die folgenden Beobachtungen über die Wasseroberflächentemperaturen gemacht (der allgemeine Temperaturverlauf kann in der Abbildung 53 abgelesen werden):

a) Küstengebiet

(vgl. Abbildung 53, Pt. Reyes)

Sowohl der jährliche als auch der tägliche Verlauf der Lufttemperatur zeigen keine großen Schwankungen. Die Temperatur des Wassers sinkt kaum je unter 7°. Im Schatten steigt sie auch in der wärmsten Jahreszeit (Frühherbst) nur selten über 15°, an der Sonne indessen ist die Temperatur oft über 25°. Allerdings sind sonnige Tage nur im Frühjahr und Herbst öfters zu erwarten, im Sommer und Winter sind die Tage meist neblig. Von Santa Cruz an südlich nimmt die Anzahl der Nebeltage ab, und die durchschnittliche Temperatur wird etwas höher. Die Hauptentwicklungszeit der Lemnaceen fällt in den Herbst. Im mittleren Küstengebiet von San Franzisko bis Santa Cruz findet man in guter Entwicklung *Lemna gibba*, *L. minor* II und *L. cyclostasa*, im etwas wärmeren Gebiet südlich davon auch *Wolffiella lingulata*, *Spirodela polyrrhiza* und *Lemna perpusilla*. In der Küstenzone wird das Wachstum vor allem durch das Fehlen warmer Temperaturen begrenzt.

b) Central Valley

(vgl. Abbildung 53, Fresno)

Von der Küste gegen das Central Valley zu werden die täglichen und jährlichen Temperaturintervalle immer größer. Während der Monate Dezember und Januar tritt im Central Valley hie und da leichter Frost auf, und das Wasser gefriert oberflächlich. Bei sonnigem Wetter steigt aber sogar in diesen Monaten die Wasseroberflächentemperatur bis über 20°. Im Sommer fällt sie nachts kaum unter 15° bis 18°, und

am Tag erreicht sie an der Sonne regelmäßig über 25°. Die höchste Temperatur, die ich je in einem Gewässer mit Lemnaceen beobachtet habe, war 37° in einem Reisfeld. Meistens war die Wasseroberflächentemperatur aber nicht höher als 33°. Fließende Gewässer, deren Wasser aus der Sierra stammt, zeigten tiefere Temperaturen. Mit Ausnahme von *Lemna trisulca* und *Wolffia columbiana* sind alle kalifornischen Lemnaceen im Central Valley und in den angrenzenden Hügellgebieten vertreten. Je nach Art und geographischer Lage dauert die Vegetationszeit der Lemnaceen im Central Valley 8 bis 12 Monate.

c) Great Basin

(vgl. Abbildung 53, Bridgeport)

Auf der Ostseite der Sierra finden wir ähnliche Temperaturschwankungen wie im Central Valley; die Mitteltemperaturen der Luft sind aber allgemein um 5° bis 10° niedriger, da die Fundorte im Osten der Sierra um 1000 bis 2000 m höher liegen als im Central Valley. Das Wasser von Quellen ist oft warm oder leicht temperiert und gestattet so den Lemnaceen das Wachstum an Orten, wo sie sonst vielleicht nicht gedeihen könnten. Bei Fales Hot Spring trifft man sehr häufig *Lemna cyclostasa* in den warmen Gewässern noch bei 2250 m. Im Gebiet des Great Basin, dem Ostabfall der Sierra Nevada entlang, wurden *L. minor* I, *L. cyclostasa* und *L. trisulca* angetroffen. Wachstumsbegrenzend ist der kalte und lange Winter.

2. Licht

Lemnaceen werden sowohl an der Sonne wie im tiefen Schatten angetroffen. An der Sonne kann das Licht im Sommer bis auf 50 000 Lux und mehr ansteigen; an den schattigsten Orten, an denen noch Lemnaceen gedeihen, wurden um die Mittagszeit nur 500 Lux gemessen. Die verschiedenen Arten wachsen sowohl am Schatten wie an der Sonne, doch werden bestimmte Lichtverhältnisse eindeutig bevorzugt. Vor allem die Sonne, seltener den Halbschatten, lieben *Lemna gibba*, *L. minor* I und *L. perpusilla*. *Spirodela polyrrhiza* entwickelt sich am besten im Halbschatten, ebenso *Wolffia punctata*. *L. minor* II wächst sowohl im tiefen Schatten wie an der Sonne. *L. cyclostasa* bevorzugt eindeutig den Schatten. In Gewässern, die sie gemeinsam mit *L. gibba* bewohnt, findet man sie vorwiegend an schattigen Stellen (unter Brücken, Bäumen usw.), während *L. gibba* die sonnigen Stellen einnimmt. Die Lemnaceen können in mehreren Schichten übereinanderliegen. Offenbar diffundiert der in den obersten Schichten aufgebaute Zucker bis zu den unteren. Auch *Wolffiella lingulata* lebt oft in völliger Dunkelheit unter einer bis 1 cm dicken Schicht von Lemnaceen (vor allem *L. cyclostasa*). An sonnigen Orten ist die Lemnaceen-Decke bedeutend dicker als an schattigen.

3. pH

Das pH wurde mit Indikatorpapieren an Ort und Stelle gemessen. Einige Nachmessungen mit einem elektrischen pH-Meter zeigten keine wesentlichen Abweichungen (höchstens $\pm 0,3$). Die pH-Messungen sagen nichts aus über die chemische Zusammensetzung und nur wenig über die physiologischen Eigenschaften des Wassers. Es wurden keine Korrekturen für die Messungen bei verschiedenen Temperaturen, für den CO₂-Gehalt usw. angebracht. Folgende Feststellungen wurden gemacht:

a) Das pH einzelner Gewässer kann ziemlich stark variieren. In Gewässern mit Lemnaceen wurde während der Wachstumsperiode ein pH von 3,5 bis 8,4 gemessen. Gewässer mit extremeren pH-Werten wurden nicht gefunden. Offenbar begrenzt das pH in Kalifornien die Ausbreitung der Lemnaceen nicht. Das weitaus niedrigste pH wurde im Great Basin, das höchste im Central Valley festgestellt.

b) Das pH der untersuchten Gewässer Kaliforniens zeigt allgemein ein Maximum im September und ein Minimum im März (Tabelle 23).

Tabelle 23

Mittleres pH von Gewässern im Central Valley und an der Küste von Kalifornien während des Jahres. Das Mittel im Dezember und März wurde aus 17 Messungen, jenes in den übrigen Monaten aus 37 Messungen erhalten

	März	Mai	Juli	September	Dezember
pH	5,2	5,5	6,3	6,6	6,1
Mittlere Abweichung σ	0,2	1,0	1,0	1,1	0,6

c) Aus den Messungen kann nicht auf eine spezifische pH-Empfindlichkeit von Lemnaceen-Arten geschlossen werden. Die Anzahl der pH-Messungen ist zu klein, als daß bei der großen pH-Toleranz der einzelnen Arten statistisch gesicherte Unterschiede festgestellt werden könnten. Gutes Wachstum wurde bei den einzelnen Arten zwischen den folgenden pH angetroffen: *Spirodela polyrrhiza*: 5,2 bis 6,8; *Lemna gibba*: 5,5 bis 8,0; *L. minor* I: 3,5 bis 8,2; *L. minor* II: 5,0 bis 7,5; *L. perpusilla*: 4,8 bis 8,2; *L. cyclostasa*: 5,0 bis 7,4; *Wolffia punctata*: 5,0 bis 7,2, und *Wolffiella lingulata*: 5,2 bis 7,4. Die meisten Arten der Lemnaceen wachsen vereinzelt auch außerhalb der hier angegebenen pH-Spanne. Die kleineren Unterschiede zwischen den Arten sind wohl mehr zufällig. Eine Bevorzugung eines pH durch gewisse Arten, wie sie Hicks (1932 b) erwähnt, konnte nicht festgestellt werden.

4. Ionenkonzentration

Für die Messung der Salzkonzentration wurden jeweils Wasserproben in kleinen Flaschen nach Hause genommen und dort der elek-

trische Widerstand der Lösung ermittelt. Mit verschiedenen Konzentrationen von KCl wurde eine Eichkurve aufgenommen. So entspricht jeder Widerstand einer bestimmten molaren Konzentration von KCl. Die Methode ist natürlich sehr grob und sagt nichts aus über die chemische Zusammensetzung der Lösung. Leider konnten die Wasserproben nicht weiter analysiert werden. Unsere Untersuchungen über die Konzentrationsverhältnisse zeigen folgendes:

a) Die Salzkonzentration der einzelnen Gewässer ist sehr verschieden. Besonders im Sommer sind die Unterschiede groß. Die nicht austrocknenden Gewässer zeigen dann eine Salzkonzentration, die einer 0,0005- bis 0,1molaren KCl-Lösung entspricht.

b) Allgemein ist im Winter und Frühjahr eine geringe, im Sommer und Herbst eine hohe Salzkonzentration festzustellen. Die Mittelwerte für die Monate März, Juni und September sind in Tabelle 24 zusammengestellt.

Tabelle 24

Mittlere Salzkonzentration von 21 Gewässern, die Lemnaceen enthalten, im März, Juni und September. Die Zahlen entsprechen der molaren Konzentration von KCl

	März	Juni	September
Mittlere Salzkonzentration	0,0021	0,0059	0,0058
Mittlere Abweichung σ	0,0017	0,0023	0,0017

c) In Gegenden mit sehr salzarmen Gewässern wurden keine Lemnaceen gefunden. So sind mir aus dem Gebiet der Sierra Nevada mit Granitunterlage keine Lemnaceen aus eigenen Funden und nur ganz wenige aus Herbarbelegen bekannt. Die wenigen bekannten Fundstellen aus der Sierra Nevada liegen in der Nähe von Kuhweiden, Ställen usw.

d) In stark salzhaltigen Gewässern treten keine Lemnaceen mehr auf. *Lemna gibba* und *L. minor* I ertragen die höchste Konzentration. In höheren Konzentrationen als 0,05molar treten sie nicht mehr auf. Das stimmt ungefähr überein mit den Angaben von Luther (1951), der *Lemna minor* II und *L. trisulca* nur in Gewässern unterhalb 2,5 ‰ Salinität gefunden hat (entspricht einer 0,04molaren Lösung).

e) Die verschiedenen Lemnaceen-Arten bevorzugen verschiedene Salzkonzentrationen. In Tabelle 25 ist die mittlere Salzkonzentration der Gewässer zusammengestellt, in denen die einzelnen Arten gut wachsend angetroffen wurden. *Lemna gibba* und *L. minor* I bevorzugen eindeutig hohe Salzkonzentrationen, während *Wolffia punctata* im Mittel Gewässer mit fünfmal kleinerer Salzkonzentration besiedelt.

Wolffia punctata ist in salzarmen Gewässern anderen Lemnaceen überlegen, wie das folgende Beispiel demonstriert. In der Nähe von

Tabelle 25

Mittlere Salzkonzentration in den Gewässern, in denen die einzelnen Arten gut gedeihen. Die Messungen wurden auf die Monate des guten Wachstums beschränkt. Die Zahlen entsprechen der molaren Konzentration von KCl

Art	Mittlere Salzkonzentration	Mittlere Abweichung	Anzahl der Messungen
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	0,0033	0,0021	11
<i>Lemna gibba</i>	0,0129	0,0045	25
<i>Lemna minor</i> I.....	0,0099	0,0062	19
<i>Lemna minor</i> II	0,0031	0,0018	7
<i>Lemna perpusilla</i>	0,0035	0,0038	8
<i>Lemna cyclostasa</i>	0,0044	0,0032	26
<i>Wolffiella lingulata</i>	0,0045	0,0014	14
<i>Wolffia punctata</i>	0,0026	0,0010	6

Fresno, am Fuße des Hügellgebietes der Sierra Nevada, liegt der Standort des Stammes 6724, ein schmaler, langgestreckter Teich mit geringer Salzkonzentration. Über den Winter werden die dort wachsenden Lemnaceen stark reduziert. Am 1. April enthielt der Teich nur spärlich Glieder von *Lemna gibba*, *L. minor* I, *L. minor* II, *L. cyclostasa* und *Wolffia punctata* im Verhältnis 1 : + : 2 : + : +. Am 19. Mai waren die Pflanzen in bedeutend größerer Zahl vorhanden, und das Verhältnis betrug 2 : + : 10 : 1 : 3. Am 9. Juli war der ganze Teich fast überdeckt im Verhältnis 1 : + : 1 : 1 : 3. Am 6. August wurde folgendes Verhältnis festgestellt 1 : + : 1 : 1 : 10, und am 7. September war an der untersuchten Stelle die ganze Breite des Teiches mit mehreren Schichten von *Wolffia punctata* überdeckt, während die übrigen Arten nur noch ganz vereinzelt anzutreffen waren. Am 29. September waren die Verhältnisse ähnlich, am 8. November jedoch war der größte Teil der *Wolffia*-Glieder zu Boden gesunken oder schwebte unter der Wasseroberfläche. Dafür konnte sich nun *Azolla* ausbreiten, die bis zum 10. Januar den ganzen Teich mit rotgefärbten Sprossen überdeckt hatte. Sowohl am 4. Dezember wie am 10. Januar waren nur noch ganz wenige Lemnaceen anzutreffen. Im Frühjahr beginnen *Lemna gibba* und *L. minor* II zuerst mit dem Wachstum. Im Laufe des Sommers werden offenbar gewisse Nährstoffe knapp, und dadurch wird das Wachstum der meisten Lemnaceen gehemmt. Nur *Wolffia punctata* kann sich noch ungehindert weiter vermehren.

5. Wasserstand

Der Wasserstand der kalifornischen Gewässer ist im Frühjahr (März bis Mai) am höchsten, im Herbst (September bis Oktober) am niedrigsten. Der Unterschied im Wasserstand kann bei stehenden Gewässern bis zu 3 m betragen. Man findet jedoch zahlreiche Gewässer

(Quellsysteme, Bewässerungskanäle usw.), die andere Perioden aufweisen. Ein tiefer Wasserstand ist oft mit einer hohen Salzkonzentration verbunden. Austrocknende und rasch zurückweichende Gewässer werden von Lemnaceen gemieden, ebenso Orte, die periodisch überschwemmt werden. Rasches Sinken des Wasserstandes bewirkt, daß die Lemnaceen am Ufer zurückbleiben und dort austrocknen. Vertrocknete Lemnaceen-Glieder sind aber nicht mehr lebensfähig. Die meisten periodisch austrocknenden Gewässer weisen deshalb keine Lemnaceen auf. Nur an drei Orten wurden in solchen Gewässern Lemnaceen beobachtet, die Früchte trugen und möglicherweise dadurch die Trockenheit überdauern konnten. 7 km nordöstlich Los Baños an der Miller Road liegt ein seichter Teich neben einem Wassergraben. Ende Mai 1954 war der Teich ausgetrocknet. Auf dem noch feuchten Schlamm konnten zahlreiche fruchtende Glieder von *Lemna gibba* 6729 gefunden werden. Bis in den August hinein lag der Teich ganz trocken. Am 7. September führte der Wassergraben ziemlich viel Wasser, und der Teich war wieder mit Wasser gefüllt (offenbar durch seitlich durchdrückendes Wasser vom Graben her). An den Rändern des Teichs konnten bereits wieder einzelne wachsende Glieder von *L. gibba* beobachtet werden. Einen zweiten Fundort von fruchtender *L. gibba* in einem austrocknenden Teich fand ich am 10. Juli 1954 1 km nordwestlich von Jacksonville, Tuolumne Co. (Stamm 6745). Auch *L. perpusilla* wurde einmal in einem Reisfeld zwischen Dos Palos und Firebaugh fruchtend angetroffen, kurz vor Trockenlegung des Feldes. Ob *L. gibba* und *L. perpusilla* an diesen Orten wirklich überdauern, wurde nicht einwandfrei nachgewiesen, da nicht feststeht, ob nach der Trockenperiode die gebildeten Samen wieder auskeimen. Neue Glieder könnten ja auch durch Vögel eingeschleppt werden.

6. Gesellschaften

Die verschiedenen Arten überlappen sich offenbar in den ökologischen Ansprüchen so weit, daß sie untereinander fast alle möglichen Kombinationen von Gesellschaften eingehen können. Einzig *Lemna trisulca* wurde in Kalifornien nur mit *L. minor* I und II oder allein angetroffen. Zum Teil mögen daran die verschiedenen Temperaturbedürfnisse schuld sein. *L. trisulca* meidet Gewässer, die sich stark erwärmen. Zum Teil müssen dafür aber auch verschiedene Nährstoffansprüche verantwortlich sein. Es wurde beispielsweise an zwei Orten beobachtet, daß *L. trisulca* und *L. cyclostasa* in der gleichen Gegend auftreten, nie aber in den gleichen Gewässern zusammen vorkommen. Bei Victorville (San Bernardino Co.) findet man *L. trisulca* im Mohave River zusammen mit *L. minor* II und *L. minor* I. *L. cyclostasa* kommt in beschatteten Teichen vor, wenige Dutzend Meter davon entfernt. Am Baldwin Lake (San Bernardino Co.) trifft man *L. trisulca* allein in

offenbar ziemlich salzhaltigen Tümpeln und wenige Meter daneben *L. cyclostasa* ebenfalls allein in einem Quellbach zwischen Pflanzen von *Trifolium involucratum* Ort. Im übrigen wachsen aber die Lemnaceen in allen möglichen Kombinationen. So tritt beispielsweise *L. cyclostasa* von 40 beobachteten Fundstellen 11mal allein auf, 17mal zusammen mit *L. gibba* (29) (hinter jedem Artnamen steht in Klammern die Zahl der von dieser Art insgesamt beobachteten Standorte), 14mal mit *L. minor* I (23), 11mal mit *Wolffiella lingulata* (11), 7mal mit *L. minor* II (12), 6mal mit *Spirodela polyrrhiza* (9), 4mal mit *L. perpusilla* (8) und 4mal mit *Wolffia punctata* (4). An 16 Orten ist *L. cyclostasa* mit mehr als einer Art gemischt, an 11 Orten mit mehr als zwei, an 5 Orten mit mehr als drei und an einem Ort mit fünf Arten. Meistens ist eine Art stark entwickelt, und die anderen treten nur vereinzelt auf. In einem langsam fließenden Graben bei Stockton (Fundort von 6589) ist beispielsweise *L. cyclostasa* in bester Entwicklung und an schattigen Stellen alleinherrschend. An sonnigen Stellen tritt *L. gibba* in größeren Gruppen auf, vereinzelt auch *L. minor* I und *L. perpusilla* und sehr selten *Spirodela polyrrhiza*. Unter der *Lemna*-Decke findet man meistens auch *Wolffiella*-Glieder, ebenso auch auf offenen Flächen, wo die *Lemna*-Glieder durch den Wind weggeweht wurden.

Auch zu anderen Wasserpflanzen bestehen keine strengen gesellschaftlichen Bindungen. Zwar kann man die Lemnaceen nur in kleineren Gewässern ohne andere Blütenpflanzen antreffen. In größeren Gewässern brauchen sie andere Pflanzen zum Schutz gegen Wasserbewegungen. Lemnaceen leben in Kalifornien häufig mit folgenden Pflanzen zusammen, jedoch ohne eine Gesetzmäßigkeit: *Azolla*, *Sparanium*, *Typha*, *Sagittaria*, *Scirpus acutus* Muhl. und andere Cyperaceen, *Polygonum*, *Nasturtium officinale* R. Br., *Jussiaea californica* Jepson, *Hydrocotyle*, *Oenanthе sarmentosa* Presl. und *Utricularia*.

7. Blüten

Über das Blühen von Lemnaceen liegen in der Literatur eine ganze Reihe von Beobachtungen vor, auf die wir hier nicht weiter eingehen können. Eine Übersicht über die ältere Literatur findet man bei S a e g e r (1929) und H i c k s (1932 a). Die in der Natur gemachten Beobachtungen sind zum Teil widersprechend. Einzelne Beobachter melden, daß Sonnenlicht, andere, daß Schatten die Blütenbildung begünstige. So fand H i c k s (1932 a) bei *Lemna minor* und *L. trisulca* Blüten nur an sonnigen Stellen. *Spirodela polyrrhiza* blüht nach G i l l m a n (1881) einzig im Schatten. Meist sind Blüten nur von wärmeren Orten und ganz bestimmten Gewässern erwähnt; in angrenzenden Gewässern können sie aber bereits fehlen. Daraus wird auf eine besondere chemische Zusammensetzung des Wassers geschlossen, in dem Lemnaceen blühen.

Verschiedene Blühwilligkeit von Lemnaceen in benachbarten Tümpeln wurde von mir auch oft angetroffen, am auffälligsten in unserem Versuchsgarten in Zürich. Zur Kultivierung von Wasserpflanzen bestehen zahlreiche in die Erde eingesenkte Wasserbehälter, die mit vielen von den Vögeln verschleppten *Lemna minor*-Gliedern bedeckt sind. Nur in einem der Gefäße entwickelten die Glieder im Jahre 1955 auch Blüten. In diesem Gefäß befanden sich *Potamogeton natans*-Pflanzen, die sich sehr üppig entwickelten. In anderen Gefäßen entwickelten sich die gleichen Pflanzen etwas weniger gut. Daß das Gefäß mit den blühenden *Lemna minor*-Pflanzen offenbar etwas Besonderes enthielt, muß auch aus einer anderen merkwürdigen Tatsache geschlossen werden. Verschiedene Frösche und Kröten benutzten nämlich nur gerade dieses Gefäß zur Laichablage. Die äußeren Bedingungen in allen Gefäßen waren mehr oder weniger die gleichen, so daß diese Beobachtungen nicht erklärt werden können. Aus den zahlreichen Beobachtungen im Felde und in Kulturen im Freien und unter kontrollierten Bedingungen erkennt man, daß nicht alle Lemnaceen die gleichen Bedingungen zum Blühen erfordern. Zwar können in der Natur in den gleichen Gewässern mehrere Arten gleichzeitig blühen, doch sind die blühenden Glieder verschiedener Arten oft unter lokal anderen Bedingungen zu finden. Der bereits erwähnte langsam fließende Graben östlich von Stockton (Standort von *Lemna cyclostasa* 6589) enthält die folgenden Arten in der Reihenfolge abnehmender Häufigkeit: *Lemna cyclostasa* (weitaus am häufigsten), *Wolffiella lingulata*, *L. gibba*, *L. perpusilla*, *L. minor* I, *Spirodela polyrrhiza*. *L. cyclostasa* blühte von Anfang Mai bis Ende August fast nur im Schatten einer Brücke. An anderen Orten trat *L. cyclostasa* auch häufig auf, aber meist ohne Blüten. *Wolffiella lingulata* blühte von Anfang August bis Mitte November. Besonders im August und September blühte die Art reichlich an unbeschatteten Stellen, aber in dichten Mischbeständen mit anderen Lemnaceen (*L. perpusilla* blühte dort gleichzeitig). *L. gibba* blühte von Anfang Juni bis Mitte August an wenig beschatteten Stellen, *L. perpusilla* vom August bis Oktober überall, wo sie auftrat. *L. minor* I und *Spirodela polyrrhiza* wurden nicht blühend beobachtet. Beide Arten traten aber nur vereinzelt auf. Einheitlich für alle Arten während der verschiedenen Blütezeiten waren höchstens die Salzkonzentration und das pH des Wassers. Das pH und die Salzkonzentration haben auf das Blühen offenbar keinen Einfluß, trifft man doch blühende Pflanzen verschiedener Arten zwischen pH 4,7 und 8,2 und bei Salzkonzentrationen, die einer 0,06- bis 0,0005molaren Lösung KCl entsprechen. Dagegen ist für gewisse Arten sicher eine hohe Temperatur notwendig. *Lemna gibba* und *L. minor* I, etwas weniger *L. perpusilla* und *L. minor* II, brauchen hohe Wassertemperaturen, um zu blühen. Bei *L. minor* I waren die Temperaturen von blühenden Kulturen tagsüber durchwegs mehr als 25°.

Tabelle 26
Blütezeiten von Lemnaceen in Kalifornien (Central Valley und Küstenzone)

Art	Anzahl Fundorte	Blütezeit
<i>Lemna gibba</i>	15	Mai bis August (an der Küste blühte 1 Stamm auch im November)
<i>Lemna minor</i> I.	9	Juni bis September
<i>Lemna minor</i> II.	3	Mai bis August
<i>Lemna perpusilla</i>	7	Juli bis September
<i>Lemna cyclostasa</i>	11	Mai bis September
<i>Wolffiella lingulata</i>	4	Juli bis Dezember

L. cyclostasa und *Wolffiella lingulata* wurden auch in kühleren Gewässern blühend gefunden. Dementsprechend blühten auch die meisten Arten nur in den Sommermonaten. *Wolffiella lingulata* wurde als einzige Art an der Küste auch im Dezember blühend angetroffen. Über die beobachteten Blütezeiten der einzelnen Arten in Kalifornien gibt Tabelle 26 Auskunft. *Spirodela polyrrhiza* und *Wolffia punctata* wurden in Kalifornien nie blühend gefunden. Die verschiedenen Arten unterscheiden sich auch im Lichtbedarf, der zum Blühen notwendig ist. *Lemna gibba* und *L. minor* I blühen meistens nur in der Sonne, *L. cyclostasa* fast nur im Schatten. Über die Abhängigkeit von der Tageslänge läßt sich aus den Beobachtungen nicht viel herauslesen. Das Fehlen der Blüten im Winter kann auch durch die tiefen Temperaturen erklärt werden.

In Kalifornien begannen viele Kulturen nach zwei bis drei Wochen zu blühen, wenn sie ins Gewächshaus gebracht und in Emailbecken mit Brunnenwasser und etwas Erde kultiviert wurden. Von *Lemna gibba*, *L. minor* I, *L. minor* II, *L. cyclostasa*, *L. perpusilla* und *Wolffiella lingulata* wurden so im Frühjahr und Sommer blühende Kulturen erhalten, von *L. cyclostasa* und *Wolffiella* auch im Winter. Nur *L. gibba*, *L. minor* I und einzelne Stämme von *L. perpusilla* blühten während mehrerer Monate. Diese Arten blühten im Gewächshaus während der warmen Jahreszeit auch im zweiten Jahre wieder.

Die weitverbreitete Ansicht (z. B. von Thompson, 1898, S. 23), blühende Glieder seien kleiner oder unterschieden sich sonstwie von rein vegetativen, kann ich nicht bestätigen. Alle blühenden Glieder von *Lemna*-Arten liegen innerhalb der Variation der rein vegetativen Glieder. *Lemna trisulca* fand ich zwar nie blühend, doch kann sie in Kultur auch charakteristische, an der Oberfläche schwimmende Glieder ausbilden, die nicht blühen. *L. gibba* konnte ich noch in 1,5 mm langen und ganz rot gefärbten Gliedern blühend und fruchtend sehen, aber ebenso blühte sie in 5 mm langen Gliedern. Blühende Glieder können ganz flach oder dick aufgeblasen sein.

8. Ausbildung von Früchten

In der Natur ist die Fruchtbildung häufig bei *Lemna gibba* und *L. perpusilla*. Bei diesen beiden Arten konnten auch Früchte in austrocknenden Gewässern gefunden werden, so daß anzunehmen ist, daß sie Trockenlegungen überdauern können. Bei anderen blühend angebotenen Arten war die Fruchtbildung äußerst gering. In den meisten Fällen konnten überhaupt keine Früchte gefunden werden. Über die Art der Bestäubung bei Lemnaceen wurden schon viele Beobachtungen und Vermutungen mitgeteilt, die sich zum Teil widersprechen. Die Blüten sollen durch Schnecken, kleine Insekten oder durch das Wasser bestäubt werden. Die Lemnaceen blühen protogyn. Zuerst reift die Narbe, dann reifen hintereinander die beiden Staubblätter (bei *Wolffia* und *Wolffiella* nur eines). Dadurch kann die Selbstbestäubung verhindert werden. Bei *Lemna gibba* und *L. perpusilla* ist die Selbstbestäubung nicht ausgeschlossen, bilden gewisse Stämme dieser Arten doch auch in keimfreien Kulturen Früchte. Möglicherweise sind die nichtfruchtenden Stämme selbststeril. Da alle Glieder eines Gewässers oft zum gleichen Klon gehören, können sie nicht befruchtet werden.

9. Bildung von Turionen

In der Natur beginnt die Turionenbildung (wie auch J a c o b s , 1947, festgestellt hat) an unbeschatteten Stellen zwischen Juni und August und zieht sich bis weit in den Herbst hinein, d. h. bis die normalen Glieder wegen der Kälte das Wachstum einstellen. Zur Turionenbildung muß genügend Licht vorhanden sein. An schattigen Plätzen werden keine Turionen gebildet. In Gewässern unter Bäumen tritt die Turionenbildung oft erst nach dem Laubfall ein. Der Stamm 6592 von *Spirodela polyrrhiza* hat an offenen Plätzen bereits im Juni Turionen gebildet. Der Stamm 6593, der sich physiologisch wie 6592 verhielt, produzierte erst im Oktober Turionen nach dem Laubfall der beschattenden Weiden.

C. Überwinterungsversuch in Zürich

In Zürich pflanzten wir 20 Stämme im Freien in 50 cm tiefe und 50 cm breite zylindrische Kübel, um die Überwinterungsfähigkeit der verschiedenen Arten und Stämme zu prüfen. Die Gefäße wurden in die Erde eingesenkt. Der Boden des Gefäßes wurde mit einer 10 cm dicken Erd- bzw. Torfschicht überdeckt und das Gefäß mit Wasser gefüllt. Jeder Stamm wurde in je zwei Kübeln mit einer Torf- bzw. Erdschicht kultiviert. Die Oberfläche der Gefäße wurde mit einem Gitter gegen Verunreinigungen geschützt. Über den Winter mußte man den Wasserspiegel zweimal je 20 cm senken, da die Niederschläge bedeutend größer waren als die Verdunstung.

Der Versuch begann im Juli 1955. In jedes Gefäß wurden 100 Glieder ausgesetzt. Die Temperaturverhältnisse während der Versuchsdauer sind in Tabelle 27 angeführt. (Die Angaben wurden mir freundlicherweise von der Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt in Zürich zur Verfügung gestellt.) In den Gefäßen mit Torf wuchsen die Lemnaceen bedeutend besser als in jenen mit gewöhnlicher Erde. Der erste scharfe Frost trat Mitte November auf (Temperaturen bis -10°) und stoppte jedes Wachstum. Alle ausgewachsenen Glieder wurden abgetötet und sanken zu Boden. Während des relativ milden Dezembers und Januars konnte man keine Lemnaceen sehen. Im Februar lagen die Temperaturen fast dauernd unter 0° . In den Gefäßen bildete sich eine über 30 cm dicke Eisschicht, die sich aber nie bis zum Gefäßboden ausdehnte. Am Grunde des Gefäßes sank die Temperatur also nie unter 0° .

Tabelle 27

Die Mitteltemperaturen und die mittleren täglichen Minima und Maxima in den Monaten September 1955 bis Juli 1956 in Zürich

Monat	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	VII
Mittel-temperaturen $^{\circ}\text{C}$	13,5	7,8	2,6	3,6	1,9	-8,7	4,5	6,9	13,1	13,3	17,0
Mittl. Maxima $^{\circ}\text{C}$	19,5	12,7	6,0	6,2	4,8	-5,3	9,2	11,4	18,2	17,6	22,3
Mittl. Minima $^{\circ}\text{C}$	10,1	4,8	-0,2	1,1	-0,7	-12,6	0,2	2,3	7,9	9,3	12,8

Das Frühjahr war recht kühl. Am 25. Mai betrug die Oberflächentemperatur des Wassers an der Sonne 23° , die Temperatur am Grunde des Gefäßes aber bloß 12° . Am 9. Juni wurde bei bedecktem Himmel im ganzen Gefäß 15° gemessen. Der kalte und regenreiche Sommer 1956 hinderte die meisten Kulturen an einer üppigen Entfaltung. Der Versuch wurde deshalb anfangs Juli eingestellt.

Der Winter 1955/56 war in der zweiten Hälfte bedeutend kälter als normal. Sehr viele nichteinheimische Pflanzen erfroren, weil sie während der warmen Monate Dezember und Januar bereits zu treiben begonnen hatten. Da die Lemnaceen von Ende November an dauernd unter der Wasseroberfläche blieben, spielten diese Temperaturverhältnisse keine Rolle. Indessen war das kalte Frühjahr von größerem Einfluß; denn die überlebenden Lemnaceen-Glieder wurden gehindert, an die Oberfläche zu steigen, um sich zu vermehren.

Eine Übersicht über die Ergebnisse des Versuches wird in Tabelle 28 gegeben. Aus der Tabelle erkennen wir folgendes:

1. Die einheimischen Stämme *Lemna trisulca* 6624, *L. minor* 6625 und *Spirodela polyrrhiza* 6628 überlebten den Winter sehr gut. Die Zahl der jungen Tochterglieder (oder Turionen), die im Frühjahr zu wachsen begannen, entsprach mindestens 1 % der im

Oktober noch lebenden Glieder. Die neuen Glieder begannen spätestens am 20. April wieder zu wachsen.

2. Stämme aus Gegenden mit wärmerem Klima überdauerten den Winter gut, schlecht oder gar nicht. *Spirodela polyrrhiza* 6613 aus dem heißen Central Valley (mit nur ganz leichten Frösten im Winter) und *Lemna gibba* 6583 aus der kühlen, aber frostfreien Küstenzone Kaliforniens überwinterten praktisch ebensogut wie die einheimischen Stämme. *L. perpusilla* 6746 konnte trotz großer Gliederzahl im Herbst den Winter nicht überdauern.

Tabelle 28
Überwinterungsversuch in Zürich

Art	Stamm	Ungefähre Gliederzahl im Oktober in je 100	Aufsteigende Keime im Frühjahr	% der überlebenden Keime	Datum des Aufsteigens
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	6613	5 ¹	50	(10)	20.4.
	6628	1 ¹	25	(25)	20.4.
<i>Spirodela oligorrhiza</i>	6631	200	12	0,05	10.6.
<i>Lemna gibba</i>	6583	20	50	2,5	20.4.
	6861	40	80	2	1.4.
<i>Lemna minor</i> I	6601	1 ¹	50	(50)	20.4.
<i>Lemna minor</i> II	6625	40	50	1,25	1.4.
	7004	120	0	<0,008	
<i>Lemna perpusilla</i>	6746	150	0	<0,006	
<i>Lemna cyclostasa</i>	6589	50	15	0,3	20.5.
	6597	200	50	0,1	20.4.
	6717	160	0	<0,006	
	6737	10	0	<0,1	
	6752	100	0	<0,01	
<i>Lemna trisulca</i>	6624	45	95	2	1.4.
<i>Wolffia arrhiza</i>	6862	1	0	<1	
<i>Wolffia columbiana</i>	6722	1	0	<1	
<i>Wolffia punctata</i>	6592	50	0	<0,02	
<i>Wolffiella floridana</i>	7000	4	0	<0,2	
<i>Wolffiella lingulata</i>	6748	2	0	<0,5	

¹ Viele Turionen schon abgesunken.

3. Der Stamm 6631 von *Spirodela oligorrhiza* zeigt, daß bisweilen prozentual auch nur ganz wenige Glieder überwintern. Man kann von einem Stamm kaum behaupten, er könne überwintern oder nicht, sondern man kann höchstens ausrechnen, wie groß die Zahl der Glieder im Herbst sein muß, damit wenigstens einige davon überwintern. Manche der in unserem Versuch nicht über-

lebenden Stämme hätten den Winter vielleicht überdauert bei einer größeren anfänglichen Gliederzahl (z. B. *Wolffia arrhiza*).

4. Für die Konkurrenzfähigkeit eines Stammes spielt das Datum des Wachstumsbeginns im Frühjahr eine Rolle. Stämme mit spätem Wachstumsbeginn sind nicht konkurrenzfähig oder produzieren bis zum Herbst zu wenig neue Glieder, als daß sie nochmals überwintern könnten. Dies gilt besonders für *Spirodela oligorrhiza* 6631, die sich bis zum Juli 1956 nicht mehr auf 100 Glieder vermehren konnte. Dies war aber im Juli 1955 die Ausgangszahl.
5. Innerhalb der Arten können Unterschiede auftreten. Der einheimische Stamm 6625 von *Lemna minor* II überwinterte gut, der Stamm 7004 aus Louisiana (keine Fröste) dagegen nicht, obwohl im Herbst etwa 12 000 Glieder vorhanden waren. *L. cyclostasa* verhielt sich nicht einheitlich. Die Stämme 6589 und 6597 aus dem Central Valley bzw. Great Basin von Kalifornien überwinterten zu 0,3 %. Sie begannen Anfang Mai bzw. Ende April zu wachsen. Die Stämme 6717, 6737 und 6752 aus Guatemala, Washington bzw. Nebraska hatten keine überlebenden Glieder im Frühjahr 1956.

V. Vergleich der physiologischen und ökologischen Ergebnisse

A. Charakterisierung der einzelnen Arten und Rassen

Die nachfolgende Zusammenfassung soll einen Überblick geben über physiologische und ökologische Merkmale verschiedener Arten und Rassen der Lemnaceen. Es werden nur wenige morphologische Eigenschaften erwähnt, die durch die Variation innerhalb einer Art besonders auffallen. Die geographische Verbreitung wurde aus der Literatur zusammengestellt. Zweifelhafte Angaben sind nicht berücksichtigt.

1. *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleiden

a) Morphologie

Spirodela polyrrhiza ist die größte Art unter den Lemnaceen. Ihre Glieder werden im günstigsten Fall bis 10 mm lang und 8 mm breit. Meist, namentlich bei geringer Lichtintensität, sind sie bedeutend kleiner. Die Turionen sind rundlich-nierenförmig, 1 bis 3 mm im Durchmesser. Sie sind dunkel olivgrün gefärbt. Da sie fast keine Lufthöhlen, dafür große Mengen gespeicherter Stärke enthalten, sind sie schwerer als das Wasser und sinken zu Boden. Die Anzahl der Wurzeln variiert

zwischen 0 und 16. Die Wurzeln werden höchstens 25 mm lang. Morphologische Unterschiede zwischen den einzelnen Stämmen sind nur wenige faßbar. Allgemein sind die Glieder der amerikanischen Stämme etwas dünner als die der europäischen. Wo die Nerven auf der Oberseite des Gliedes zusammentreffen, tritt bei starker Lichtintensität ein roter Pigmentfleck auf, der den europäischen Stämmen fehlt.

b) Physiologie

Es wurden sechs Stämme aus verschiedenen USA-Staaten und vier Stämme aus Europa untersucht. Charakteristische Merkmale für *Spirodela polyrrhiza* sind die hohe maximale Wachstumsrate, das hohe Temperaturoptimum in Nährlösungen mit Zucker (zirka 30°), das sehr hohe Temperaturmaximum (37°), das hohe Temperaturminimum (12° bis 17°) und das sehr gute Dunkelwachstum. Caseinhydrolysat und Hefenextrakt hemmen das Wachstum. Bei niederen Temperaturen und im Licht bei ungenügender Nährlösung werden Turionen gebildet. Innerhalb der Art sind nur wenige Unterschiede vorhanden. In Lösungen ohne Zucker bei niederen Lichtintensitäten wachsen die europäischen Stämme etwas langsamer als die amerikanischen. Dafür ist die maximale Wachstumsrate etwas größer. Die amerikanischen Stämme unterscheiden sich auch in den Minimaltemperaturen. Der Stamm 6731 aus Oregon hat eine etwas höhere, der Stamm 7003 aus Louisiana eine etwas tiefere Minimaltemperatur als die meisten andern Stämme.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Amerika (von Venezuela und Westindien bis Britisch-Kolumbien), Europa (nördlich bis zum 63° NB in Skandinavien), Afrika (über den ganzen Kontinent), Asien (über den ganzen Kontinent mit Einschluß Indonesiens, aber ohne die nördlichsten Gebiete).

In Kalifornien: Selten, aber in allen klimatischen Gebieten mit Ausnahme der Gebirgsgegenden.

d) Ökologie

Spirodela polyrrhiza wächst in fast allen klimatischen Zonen, die von der Familie besiedelt werden. Nur in sommerkühlen Gebieten vermag sie nicht zu gedeihen. Sie braucht zur Entwicklung eine durchschnittliche tägliche Maximaltemperatur der Wasseroberfläche von mindestens 15°. Kalte, lange Winter sind dagegen für die Verbreitung kein wesentliches Hindernis, da sie im Turionenzustand überdauert werden können. Im mittleren Kalifornien ist die Art vom November bis März im Turionenzustand. An der Küste von Oregon wurden keimende Turionen noch Mitte Juni beobachtet. Halbschattige bis sonnige Standorte werden bevorzugt. Blüten wurden in Kalifornien nie beobachtet. Sie sind äußerst selten.

2. *Spirodela oligorrhiza* (Kurz) Hglm.

a) Morphologie

Spirodela oligorrhiza wird von Hegelm a i e r (1868) in fünf Sippen aufgeteilt. Die meisten von Hegelm a i e r angeführten Differentialmerkmale sind stark von Außenfaktoren abhängig (Größe und Dicke der Glieder, Anzahl der Seitennerven und Wurzeln, Pigmentgehalt). Ob man die Einteilung nach Hegelm a i e r aufrechterhalten kann, erscheint fraglich. Die Glieder werden in Kultur bis 5 mm lang und 4 mm breit. Im Garten von Herrn Dr. N o b s , Grass Valley, Kalifornien, gewachsene Glieder des Stammes 6631 waren bis 7 mm lang und 5 mm breit. Unter ungünstigen Bedingungen messen die Glieder im Durchmesser nur 1 mm. Turionen fehlen. Die Wurzelzahl schwankt zwischen 0 und 10, die Länge der Wurzeln erreicht bis 30 mm.

b) Physiologie

Zur Untersuchung kamen nur zwei in Amerika eingeschleppte Stämme, die man physiologisch nicht unterscheiden kann. Charakteristische Merkmale sind die ziemlich hohe maximale Wachstumsrate, ein sehr flaches und relativ tiefes Optimum in Nährlösungen mit Zucker (zirka 23° bis 26°), ein ziemlich hohes Temperaturmaximum (34°) und ein nicht sehr tiefes Temperaturminimum. Das Dunkelwachstum wird nicht beeinflußt durch Caseinhydrolysat und Hefenextrakt.

c) Geographische Verbreitung

Südliches Asien, Indonesien, Australien, Neuseeland, Ozeanien. Zum Teil auch an anderen Orten, mit Aquarien verschleppt.

d) Ökologie

Spirodela oligorrhiza meidet winterkalte Zonen.

3. *Lemna gibba* L.

a) Morphologie

Typisch für *Lemna gibba* ist die Fähigkeit, durch Vergrößerung der Hohlräume die Unterseite herauszuwölben. Solche bauchigen Formen treten nicht immer auf. Die Glieder können auch ganz flach sein und sich dann äußerlich nur wenig von *Lemna minor* unterscheiden. Bauchige Formen kommen wahrscheinlich durch ein Zusammenwirken von mehreren Faktoren zustande. Weder pH, noch Ionenkonzentration, noch Temperatur oder Lichtintensität sind allein dafür verantwortlich. Die Glieder sind 1 bis 5,5 mm lang und 1 bis 4 mm breit. Jedes Glied besitzt 3 bis 5 Nerven. Die Wurzeln werden bis 15 cm lang. Turionen

werden keine gebildet. Unter ungünstigen Bedingungen (z. B. bei kühlen Temperaturen oder bei hohem Licht und Nährstoffmangel) entstehen oft kleine, wurzellose und stark pigmentierte Glieder, die gewöhnlich nicht zu Boden sinken. Die kalifornischen Stämme zeigen eine charakteristische Pigmentierung auf der Gliedoberfläche, die den italienischen Stämmen fehlt. Die italienischen Stämme sind in belichteten Kulturen meist bauchig, die kalifornischen nicht.

b) Physiologie

Untersucht wurden sechs Stämme aus Kalifornien und zwei Stämme aus Italien. Charakteristisch für alle Stämme ist ein tiefes Temperaturminimum (unter 4°) und ein gutes Wachstum in der Dunkelheit. Caseinhydrolysat und Hefenextrakt beeinflussen das Wachstum nicht. Bei Verdünnung der Nährlösung nimmt das Wachstum rasch ab. Bei kontinuierlicher Belichtung von 9000 Lux und Temperaturen über 24° blühen fast alle Stämme. Die italienischen und kalifornischen Stämme unterscheiden sich in sehr vielen Merkmalen. Die Wachstumsrate der kalifornischen Stämme ist fast unter allen Bedingungen größer als diejenigen der italienischen Stämme. Die optimale Temperatur in der Dunkelheit liegt für die italienischen Stämme höher, ebenso die Maximaltemperatur (33° gegenüber 30° bis 32° bei den kalifornischen Stämmen). Kleinere Unterschiede zwischen den kalifornischen Stämmen betreffen die Maximaltemperatur und die Blühwilligkeit.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Amerika (von den Südstaaten der USA bis Chile und Argentinien), Europa (nördlich bis 61° NB in Skandinavien, aber nur in Südeuropa häufig), Afrika (durch den ganzen Kontinent), Asien (südlichere Gebiete), Australien und Neuseeland.

In Kalifornien: Durch das ganze Gebiet mit Ausnahme der Gebirgsgegenden, besonders häufig in küstennahen Gebieten mit nicht sehr extremen Temperaturen.

d) Ökologie

Lemna gibba geht allgemein etwas weniger weit nordwärts als *L. minor*, *L. trisulca* und *Spirodela polyrrhiza*. Die Art ist sehr konkurrenzfähig bei mittleren Temperaturen von 5° bis 20°. Unbeschattete Orte werden bevorzugt. *L. gibba* erträgt in Kalifornien neben *L. minor* I die höchsten Salzkonzentrationen, sie fehlt aber in wenig konzentrierten Lösungen. Blüten und Früchte sind sehr häufig während der warmen Sommermonate zu beobachten.

4. *Lemna minor* L.

a) Morphologie

Die Glieder von *Lemna minor* werden bis 6 mm lang und bis 4,5 mm breit, die Wurzeln bis 12 cm lang. *Lemna minor* läßt sich in zwei Gruppen teilen, deren wichtigste Merkmale in Tabelle 29 einander gegenübergestellt sind. Kleinere morphologische Unterschiede können auch innerhalb der beiden Gruppen festgestellt werden. Sie betreffen bei *L. minor* I vor allem den Grad der Pigmentierung. Bei *L. minor* II kann eine Gruppe unterschieden werden, die Turionen ausbildet (6580, 6742, 6852). Der Stamm 7004 ist als einziger Stamm von *L. minor* II bei starkem Licht auf der Unterseite pigmentiert.

Tabelle 29
Unterschiede zwischen *Lemna minor* I und II

<i>Lemna minor</i> I	<i>Lemna minor</i> II
Mindestens 3 deutliche Papillen auf der Oberseite entlang des Mittelnervs	Am Verzweigungspunkt der Nerven auf der Gliedoberseite 1 stark aufgewölbte Papille und zahlreiche kleinere entlang der Nerven.
Nie mehr als 3 Nerven	3, bei großen Gliedern bis 5 Nerven
Gliedunterseite stark belichteter Pflanzen pigmentiert	Gliedunterseite fast nie pigmentiert
Turionen bildend	Keine Turionen bildend (mit Ausnahme der Rasse aus dem Osten der USA)
In Kultur bei Langtagbedingungen und Temperaturen über 25° blühend	In Kultur unter den für <i>Lemna minor</i> I angeführten Bedingungen nicht blühend

b) Physiologie

Untersucht wurden 6 Stämme von *Lemna minor* I aus Nordamerika und 14 Stämme von *L. minor* II, teils aus Nordamerika (9), teils aus Europa (5). Charakteristisch für alle Stämme sind mittlere Wachstumsraten unter den meisten Bedingungen. Die Minimaltemperatur liegt unter 13°, die Maximaltemperatur zwischen 28° und 35°. Für das Dunkelwachstum werden Caseinhydrolysat und Hefenextrakt benötigt. In verdünnten Lösungen fällt das Wachstum rasch ab, besonders bei *L. minor* I. *L. minor* II hat allgemein höhere Wachstumsraten in Lösungen mit Zucker bei Temperaturen unter 24°. Innerhalb von *L. minor* I können drei Gruppen festgestellt werden. Die Stämme 6734 und 6736 aus Washington und Oregon wachsen weitaus am schnellsten von allen Stämmen, vor allem bei tieferen Temperaturen und niedriger Lichtintensität. Die Stämme 6573 und 6853 (wahrscheinlich auch 6739)

aus Montana und Manitoba (und Wyoming) wachsen am langsamsten. Die Stämme 6619 und 6727 aus dem Central Valley halten eine Mitte zwischen den anderen Gruppen. Stamm 6601 aus dem Great Basin wurde nur unter wenigen Bedingungen geprüft und verhält sich ähnlich wie die Stämme 6734 und 6736. *L. minor* II bildet zwei Gruppen. Eine Gruppe, bestehend aus den Stämmen 6580, 6742, 6852 (aus New Jersey und Pennsylvania), wächst bei Temperaturen über 14° unter allen Bedingungen rascher als die übrigen Stämme von *L. minor*. Bei tiefen Temperaturen und in alten Nährlösungen bilden sie teilweise Turionen aus, ähnlich wie *L. minor* I. Sie haben auch höhere Maximaltemperaturen als andere Stämme der gleichen Art (35°). Die restlichen Stämme kommen von Europa und verschiedenen Gebieten der USA und unterscheiden sich nur ganz wenig voneinander. Die Stämme 6568 (aus Washington) und 7008 (aus der Poebene) haben etwas geringere Maximaltemperaturen als die übrigen Stämme (28° gegenüber 30° bis 31°). Stamm 6579 (aus Dänemark) wächst im Dunkeln unter 24° etwas rascher als die anderen Stämme (der Unterschied ist allerdings nicht gesichert). Der Stamm 6728 (aus Maryland) wächst im Licht nicht ganz so schnell wie die Stämme 6580, 6742 und 6852, aber etwas schneller als die übrigen Stämme. Der Stamm 7004 hat offenbar eine höhere Minimaltemperatur als andere Stämme und konnte deshalb in Zürich nicht überwintern.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Lemna minor I: Nur in Nordamerika (von Kanada bis Mexiko). *L. minor* II: Nordamerika, Europa (nördlich bis 64° NB in Skandinavien), Afrika (Nordafrika, Abessinien, Südafrika), Asien (von Sibirien bis China und Nordindien), Australien, Neuseeland.

In Kalifornien: Lemna minor I: In allen klimatischen Zonen, steigt in der Sierra Nevada bis 2050 m (West Walker River). *L. minor* II: Vor allem in der Nähe der Küstenzone.

d) Ökologie

Lemna minor stößt neben *L. trisulca* am weitesten in die kalten Gebiete vor. In der tropischen Zone fehlt die Art dagegen. *L. minor* I besiedelt mehr die kontinentaleren Gebiete. Sie erträgt einen langen, harten Winter, erfordert aber einen ziemlich warmen Sommer. Während der Wintermonate bleibt die Art in kühlen Gebieten im Turionenzustand. *L. minor* II wächst in Gebieten ohne scharfe Fröste das ganze Jahr hindurch. Sie bevorzugt Gegenden mit milden Wintern, vermag aber auch kalte Winter zu ertragen. *L. minor* I wächst mit Vorliebe an unbeschatteten Stellen; *L. minor* II trifft man sowohl am Schatten wie in der Sonne. *L. minor* I wächst oft noch in recht konzentrierten Lösungen, während *L. minor* II meistens allzu salzhaltige Gewässer meidet. Blüten

sind bei *L. minor* I in der warmen Jahreszeit recht häufig. *L. minor* II blüht unregelmäßig meist im frühen Sommer und oft nur vereinzelt. Früchte treten bei beiden Gruppen sehr selten auf.

5. *Lemna perpusilla* Torr.

a) Morphologie

H e g e l m a i e r (1868) trennt von *Lemna perpusilla* eine besondere Art *L. paucicostata* ab. Das einzig sichere Unterscheidungsmerkmal sind die Anzahl der Samenrippen. Da die zur Bestimmung notwendigen Samen meist fehlen, mußte auf eine weitere Unterteilung von *L. perpusilla* verzichtet werden. Äußerlich sind die Glieder denjenigen von *L. minor* sehr ähnlich, doch ist ihre Farbe meist heller. Charakteristisch ist die breitgeflügelte Wurzelscheide. Die Glieder werden bis 6,5 mm lang und bis 4,5 mm breit. Die Wurzeln werden, im Gegensatz zu denjenigen von *L. minor*, nie länger als 2 cm. Immer sind drei Nerven vorhanden. Die Glieder sind nie pigmentiert. Zwischen den Stämmen konnten keine leicht faßbaren morphologischen Unterschiede festgestellt werden.

b) Physiologie

Die sechs untersuchten Stämme kommen von Kalifornien (4), Texas und South Carolina. Charakteristisch für alle Stämme ist die hohe maximale Wachstumsrate, das hohe Temperaturoptimum in zuckerhaltigen Nährlösungen (zirka 30°), das hohe Temperaturmaximum (34°), das hohe Temperaturminimum (12° bis 18°) und das sehr gute Dunkelwachstum. Caseinhydrolysat und Hefenextrakt sind für das Dunkelwachstum notwendig. Die Art bildet keine Turionen. In Kultur werden bei hoher Lichtintensität und Temperaturen über 24° von allen Stämmen Blüten gebildet. Zwischen den Stämmen sind verschiedene Unterschiede festzustellen. Im Dunkeln wachsen die Stämme 6746 und 7001 bedeutend rascher als die anderen Stämme (6609, 6612, 6748, 7006). Stamm 6612 hat das langsamste Wachstum. Stamm 6612 wächst im Dunkeln bei 16,5° bereits nicht mehr, Stamm 7006 dagegen noch als einziger Stamm bei 13,5°. Die Stämme 6746 und 7001 blühen auch bei niederen Lichtintensitäten und im Kurztag und können auch in Kultur fruchten. Die anderen Stämme wurden einzig bei 9000 Lux (kontinuierliche Belichtung) blühend beobachtet (Stamm 7006 wurde bei 9000 Lux nicht untersucht), Früchte waren bei diesen Stämmen nicht zu sehen.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Tropen und Subtropen der ganzen Erde. Hie und da auch in nördlichere Gebiete verschleppt.

In Kalifornien: Auf den Süden und das warme Gebiet des Central Valley beschränkt.

d) Ökologie

Lemna perpusilla wächst nur in wärmeren Gebieten und meidet Gebiete mit langen, kalten Wintern. Sie wächst vor allem an unbeschatteten Stellen und im Halbschatten. Blüten sind sehr häufig während der Sommermonate. Oft wird sie auch fruchtend angetroffen. Sie kann offenbar als Frucht auch Trockenperioden überdauern.

6. *Lemna cyclostasa* (Ell.) Chev.

a) Morphologie

L. cyclostasa (= *L. valdiviana* Phil.) ist eine recht polymorphe Artengruppe. Die vielfach vorgenommene Abtrennung der kleinen, rundlichen Formen als *L. minima* Phil. (z. B. Thompson, 1898) ist nach unseren Untersuchungen nicht gerechtfertigt. Die Größenmerkmale und die Längen-Breiten-Verhältnisse sind zu variabel, als daß damit die Arten sauber getrennt werden könnten. Falls die Artengruppe aufgeteilt werden soll, muß das nach anderen Gesichtspunkten geschehen. Die Glieder sind 0,5 bis 4,5 mm lang und 0,5 bis 2,5 mm breit. Die Wurzeln werden nicht über 1,5 cm lang. Jedes Glied besitzt höchstens einen Nerv. Es wurden nie pigmentierte Glieder beobachtet. *L. cyclostasa* bildet keine Turionen. Die verschiedenen Stämme unterscheiden sich in der Größe und in der Dicke voneinander. Der Stamm 6717 (aus Guatemala) bildet recht dicke Glieder aus, die Stämme 7002 (aus Louisiana), 7005 (aus Florida) und 6752 (aus Nebraska) zeichnen sich durch sehr dünne Glieder aus. Größenunterschiede sind allerdings nur brauchbar, wenn die Stämme unter den gleichen Bedingungen wachsen. Stämme von weit auseinanderliegenden Orten sind gut voneinander unterscheidbar.

b) Physiologie

14 verschiedene Stämme wurden untersucht, davon 9 aus Kalifornien und je 1 aus Washington (6737), Louisiana (7002), Florida (7005), Nebraska (6752) und Guatemala (6717). Diese Stämme besitzen nur wenige gemeinsame Merkmale. Alle Stämme zeigen, verglichen mit anderen Arten, ein gutes Wachstum bei niederen Lichtintensitäten zwischen 14° und 26° in Lösungen ohne Zucker. Bei 2000 Lux und 24° ist in Lösungen ohne Zucker bereits 64 bis 86 % der maximalen Wachstumsrate erreicht. Fast alle Stämme der anderen Arten haben einen geringeren Prozentsatz. Fast kein Stamm von *Lemna cyclostasa* verhält sich genau wie der andere. Maximale Wachstumsraten können sehr groß sein (bei den Stämmen 6726 und 6747 aus dem Hüggebiet der

Sierra Nevada) oder recht klein (bei den Stämmen 6597 und 6600 aus dem Great Basin). Die maximale Wachstumsrate der übrigen Stämme liegt dazwischen. Das Optimum liegt in zuckerhaltiger Lösung zwischen 24° und 30°, je nach Stamm, das Maximum zwischen 28° und 33°, das Minimum zwischen zirka 4° und 10°. Das Dunkelwachstum ist langsam bis sehr schnell. Caseinhydrolysat und Hefenextrakt sind entweder notwendig oder haben keinen Einfluß auf das Wachstum.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Nord- und Südamerika (nördlich vereinzelt bis Washington, Michigan und Massachusetts).

In Kalifornien: In allen klimatischen Zonen, doch vor allem im Central Valley und an der Küste; in der Sierra Nevada bis 2250 m (Fales Hot Spring).

d) Ökologie

Lemna cyclostasa besiedelt Gebiete mit gemäßigtem bis sehr warmem Klima. Sie erträgt etwas längere Winter als *L. perpusilla*, doch geht sie nicht so weit nördlich wie *L. minor*, *L. trisulca* und *Spirodela polyrrhiza*. Sie gedeiht im Unterschied zu *Sp. polyrrhiza* und *L. perpusilla* auch in Gebieten mit kühlen Sommern (aber milden Wintern). In Kalifornien ist *L. cyclostasa* schattenliebend, sie kann aber auch an unbeschatteten Plätzen vorkommen. Sie wächst noch in Gewässern, die sehr nährstoffarm sind. Blüten findet man hie und da, gewöhnlich nur an einzelnen Gliedern, vom Mai bis Ende September. Früchte sind selten.

7. *Lemna trisulca* L.

a) Morphologie

Charakteristisch ist die submerse Lebensweise. Die Glieder bleiben in langen Ketten zusammenhängend und sind oft lang gestielt. Die Glieder sind 3 bis 10 mm lang (ohne Stiel) und 1,5 bis 4 mm breit. Der Stiel ist 3 bis 15 mm lang. Die Wurzeln werden bis 2 cm lang. Die Glieder haben immer drei Nerven. *Lemna trisulca* bildet keine Turionen. Stämme unterscheiden sich in der Größe der Glieder und in der Länge des Stiels. Aber auch hier müssen die Stämme unter den gleichen Bedingungen gezogen werden, weil diese beiden Merkmale sehr stark durch äußere Faktoren beeinflußt werden.

b) Physiologie

Es wurden je zwei Stämme aus Amerika (6601, 6722) und aus Europa (6624, 7013) untersucht. Charakteristisch ist die niedere Wachstumsrate unter den meisten Bedingungen. Die Maximaltemperatur ist

niedrig (27° bis 30°), ebenso die Minimaltemperatur (unter 8°). Für das Dunkelwachstum braucht *Lemna trisulca* Hefenextrakt und Caseinhydrolysat. Sie braucht auch im Licht Zucker für das Wachstum. Der Stamm 6722 aus Nebraska hat eine höhere Maximaltemperatur (30°) und etwas schnelleres Wachstum im Dunkeln als die anderen drei Stämme.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Nordamerika (den Gebirgen entlang bis Mexiko), Europa (bis 64° NB in Skandinavien, nach Süden spärlicher werdend), Afrika (Algerien, Mauritius), Asien (südwärts bis Japan und Bengalen, Indonesien), Australien.

In Kalifornien: Fast nur in den nördlichen Teilen und in Gebirgsgegenden (Sierra Nevada, San Bernardino Mts.); in der Sierra Nevada bis 2600 m (Ground Hog Meadows, Tulare Co.). In den Rocky Mountains in Colorado liegt der höchste Fundort auf 2850 m (Trappers Lake, Garfield Co.).

d) Ökologie

Lemna trisulca meidet warme Gewässer und ist deshalb in sehr warmen Gebieten nicht zu finden. Sie gedeiht auch noch in ziemlich salzhaltigen Gewässern. In der Natur beherbergt sie oft in ihren Lufträumen eine Grünalge (*Chlorochytrium Lemnae* Cohn). Ob diese Alge *L. trisulca* den Zucker liefert?

8. *Wolffia arrhiza*

a) Morphologie

Die Glieder werden 0,5 bis 1,5 mm groß. Sie bilden unter ungünstigen Bedingungen wenig unterscheidbare stärkehaltige Glieder, die zu Boden sinken (Turionen).

b) Physiologie

Wolffia arrhiza wurde nur in zwei Stämmen untersucht (aus den Niederlanden und aus NW-Deutschland); sie unterscheiden sich nicht. Sie hat bei niederen Lichtintensitäten ein niederes Wachstum. Die Maximaltemperatur liegt bei etwa 31°, die Minimaltemperatur bei etwa 16°. Das Dunkelwachstum ist möglich ohne Caseinhydrolysat und Hefenextrakt, es wird aber durch die Zugabe dieser beiden Stoffe gefördert. Bei Verdünnung der Lösung nimmt das Wachstum nur langsam ab.

c) Geographische Verbreitung

Europa (atlantische und mediterrane Klimazone), Afrika (Algerien, Angola), Asien (Vorderindien, Hinterindien, Indonesien).

9. *Wolffia columbiana* Karst.

a) Morphologie

Die Glieder werden 0,5 bis 1,5 mm groß. *Wolffia columbiana* bildet Turionen aus, die sich nur wenig von den gewöhnlichen Gliedern unterscheiden, jedoch zu Boden sinken.

b) Physiologie

Es wurde nur ein Stamm aus Nebraska untersucht (6722). Unter allen Bedingungen zeigte *Wolffia columbiana* eine ziemlich niedere bis sehr niedere Wachstumsrate. Die Maximaltemperatur liegt bei etwa 31°, die Minimaltemperatur bei etwa 16°. Das Dunkelwachstum ist möglich ohne Caseinhydrolysat und Hefenextrakt, es wird aber durch die Zugabe dieser beiden Stoffe gefördert. Bei Verdünnung der Lösung nimmt das Wachstum sehr langsam ab.

c) Geographische Verbreitung

Amerika (nordwärts bis Kalifornien, Minnesota und Connecticut, südwärts bis Venezuela und Kolumbien).

10. *Wolffia punctata* Grisebach

a) Morphologie

Die Glieder werden 0,3 bis 0,8 mm groß. *Wolffia punctata* ist wahrscheinlich die kleinste Blütenpflanze. Sie bildet Turionen, die sich von gewöhnlichen Gliedern wenig unterscheiden.

b) Physiologie

Es wurden zwei Stämme aus Kalifornien untersucht (6592 und 6724). Sie verhalten sich identisch. *Wolffia punctata* wächst von allen untersuchten Wolffien am raschesten. Die Maximaltemperatur liegt bei 32°, die Minimaltemperatur bei 16°. Das Dunkelwachstum ist gut mit Hefenextrakt und Caseinhydrolysat. Ohne diese Zugaben kann *W. punctata* nur langsam wachsen. Bei Verdünnung der Lösung nimmt das Wachstum äußerst langsam ab.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Nordamerika (nordwärts bis Kalifornien, Utah, Michigan, Kentucky und Virginia, südwärts bis Mexiko).

In Kalifornien: Nur entlang der Hügelzone der mittleren Sierra Nevada.

d) Ökologie

Die Art bevorzugt eher schattige Gebiete und wenig konzentrierte Gewässer. Blüten wurden in Kalifornien nicht gefunden.

11. *Wolffiella floridana* (J. D. Smith) Thompson

a) Morphologie

Wolffiella floridana hat sehr schmale Glieder; sie werden 2 bis 8 mm lang und 0,6 bis 1,5 mm breit. Sie bildet keine Turionen aus.

b) Physiologie

Es wurde nur ein Stamm aus Texas untersucht. Unter allen Bedingungen wurden sehr niedere Wachstumsraten festgestellt. Die Maximaltemperatur liegt bei etwa 31°, die Minimaltemperatur bei etwa 10°. Das Dunkelwachstum ist möglich ohne Caseinhydrolysat und Hefenextrakt, es wird aber gefördert durch die Zugabe dieser beiden Stoffe. Bei Verdünnung der Lösung nimmt das Wachstum nur sehr langsam ab.

c) Geographische Verbreitung

Nordamerika (von Texas und Florida nordwärts bis Missouri, Ohio und Delaware).

12. *Wolffiella lingulata*

a) Morphologie

Die Glieder werden 3 bis 8 mm lang und 1 bis 5 mm breit. Turionen werden nicht gebildet.

b) Physiologie

Wolffiella lingulata hat unter den meisten Bedingungen eine niedere Wachstumsrate. Das Wachstum ist aber durchwegs rascher als bei *Wolffiella floridana*. Gutes Dunkelwachstum. Caseinhydrolysat und Hefenextrakt hemmen das Wachstum. Bei Verdünnung der Lösung fällt die Wachstumsrate nur sehr langsam.

c) Geographische Verbreitung

Allgemein: Nordamerika (Kalifornien, Mexiko).

In Kalifornien: Auf die wärmeren Gebiete (Süden, Central Valley) beschränkt.

d) Ökologie

Wolffiella lingulata meidet Gebiete mit kalten Wintern; sie kommt fast nur in Gesellschaft von *Lemna cyclostasa* vor. Die Pflanzen blühen an gewissen Stellen nicht selten und wohl während des ganzen Jahres.

B. Ausbreitung und Vermehrung der Lemnaceen

Die nachfolgenden Ausführungen geben einen Überblick über Ausbreitung und Vermehrung der Lemnaceen.

1. Ausbreitung

Neue Gewässer werden auf drei Wegen mit Lemnaceen besiedelt:

- a) durch das Gewässer selbst
- b) durch Vögel und kleinere Säuger und
- c) durch den Menschen.

Zu a): Einzelne Glieder werden mit dem Wasser entlang eines Baches oder Flusses über weite Strecken verfrachtet und können in ruhigen Buchten oder Seitenarmen abgesetzt werden und sich dort erneut vermehren. Sehr oft erhalten auf diese Weise bewässerte Reiskulturen ihre Lemnaceen-Flora. Die Verbreitungsmöglichkeit durch Wassertransport ist natürlich auf ein Gewässersystem beschränkt. Im Meer gehen die Glieder zugrunde.

Zu b): Die Verpflanzung von Lemnaceen durch Vögel und kleinere Säuger, die im Wasser leben, ist über kürzere Distanzen recht häufig (J a c o b s , 1947). Die Vögel und Säuger schleppen an ihrem Feder- resp. Haarkleide klebende Glieder von Lemnaceen von einem Gewässer zum anderen. Da die Glieder (Turionen inbegriffen) sehr rasch austrocknen und dadurch zugrunde gehen, ist eine Verschleppung auf größere Distanzen sehr selten. Nur bei sehr nassem Wetter bleiben die Glieder für längere Zeit lebensfähig und können so über mehrere Kilometer getragen werden. Die für die meisten Lemnaceen seltenen Früchte haben für die Ausbreitung keine große Bedeutung. Die Samen würden zwar ein Austrocknen überstehen. Die Klebefähigkeit am Gefieder der Vögel ist aber bedeutend schlechter als für Glieder. Ob die Samen den Darmtrakt der Vögel passieren und keimfähig bleiben, wurde nie untersucht.

Zu c): Der Mensch verschleppt Lemnaceen vor allem in Aquarien. Mit kleinen Zierfischen werden oft auch Lemnaceen-Glieder in alle Welt versandt und gelangen dann sehr leicht von dort in die umliegenden Gewässer. So wurde im Jahre 1953 im Katzenbach bei Zürich *Spirodela oligorrhiza* entdeckt. Die Pflanze ist allerdings seither wieder verschwunden. Fruchtende Arten können auch mit Reissaatgut verschleppt werden. Das neuentdeckte Vorkommen von *Lemna paucicostata* Hglm. (aus der Gruppe der *L. perpusilla*) in den Reisfeldern der Poebene (K o c h , 1952) ist ein Beispiel für diese Ausbreitungsart.

Daß eine Ausbreitung über größere Distanzen selten vorkommt, kann aus der heutigen Verbreitung der Lemnaceen geschlossen werden. Verschiedene Arten sind geographisch lokalisiert (z. B. *Lemna minor* I

in Nordamerika, *Wolffiella floridana* in den südöstlichen Staaten der USA), andere haben gut ausgebildete geographische Rassen (z. B. *L. gibba* in Kalifornien und Italien, *L. minor* II in den Oststaaten der USA). Auffällig sind indessen die morphologisch und physiologisch fast identischen Stämme von *L. minor* II aus Europa und dem westlichen Nordamerika. Das Fehlen von besonders ausgebildeten Rassen ist auch dann bemerkenswert, wenn man annimmt, daß *L. minor* II in einem der beiden Gebiete erst kürzlich eingeschleppt wurde.

2. Vermehrung

a) Sexuelle Vermehrung

Mit Ausnahme von *Lemna gibba* und *L. perpusilla* blühen und fruchten Lemnaceen selten und unregelmäßig in der Natur. Bei gewissen Arten sind Blüten fast nie zu finden (z. B. *Spirodela polyrrhiza*). Verschiedene Arten und verschiedene Stämme einer Art sind verschieden blühwillig. Die meisten Stämme brauchen zum Blühen eine relativ hohe Temperatur und Massenentwicklung. Nur *Lemna cyclostasa* und *Wolffiella lingulata* wurden auch bei tieferen Temperaturen blühend gefunden. *L. gibba* und *L. perpusilla* wurden ausnahmsweise auch bei nur spärlicher Entwicklung blühend angetroffen. Der Lichtbedarf und die Tageslänge, die für das Blühen notwendig sind, sind von Art zu Art und oft auch von Stamm zu Stamm verschieden. *L. gibba* und *L. minor* I sind wohl Langtagpflanzen. Allerdings wurden einmal auch im November noch blühende *L. gibba* an der Küstenzone Kaliforniens gefunden. *L. gibba* braucht offenbar auch ziemlich hohe Lichtintensitäten. *L. cyclostasa* hingegen blüht vor allem im Schatten. Gewisse Stämme von *L. perpusilla* erwiesen sich im Versuch als unabhängig von der Tageslänge. Da der Fruchtsatz bei den meisten Arten sehr selten ist, spielt die sexuelle Vermehrung, zumindest in gemäßigten Gegenden, keine Rolle. Nur *L. gibba* und *L. perpusilla* bilden in Kalifornien an verschiedenen Orten regelmäßig Früchte. Sie können wahrscheinlich auch Trockenperioden überdauern.

b) Vegetative Vermehrung

Die vegetative Entwicklung ist für alle Lemnaceen von entscheidender Bedeutung. Die einzelnen die vegetative Vermehrung beeinflussenden Faktoren werden nachfolgend kurz behandelt.

1. Temperatur

Wie für die Vermehrung aller höheren Pflanzen spielt die Temperatur auch für die Vermehrung der Lemnaceen eine wesentliche Rolle. Sie bestimmt während der Wachstumsperiode die Wachstumsgeschwin-

digkeit, und sie begrenzt durch Extreme das Wachstum. Aus den zahlreichen physiologischen Versuchen geht hervor, daß für das beste Wachstum eine mittlere Temperatur zwischen 20° und 30° benötigt wird. Oberhalb und unterhalb dieser Temperaturen fällt das Wachstum bei den meisten Stämmen ziemlich rasch ab. Bei länger einwirkenden Durchschnittstemperaturen von über 30° stellen sich oft Schädigungen ein. Die wenigsten Stämme dürften durch zu hohe Temperaturen an der Verbreitung gehindert werden. Auch in den heißesten Gebieten von Kalifornien steigt die Temperatur der Wasseroberfläche im Sommer nur selten und nur während kurzer Zeit über 30°. Für kurze Zeit können aber von allen Lemnaceen Temperaturen ertragen werden, die weit über der Maximaltemperatur liegen. Stämme, deren Maximaltemperatur oberhalb 32° liegt (z. B. *Spirodela polyrrhiza*, *Lemna perpusilla*), können ohne weiteres in heißen Gebieten wachsen. Über das Vorkommen von Lemnaceen in tropischen Gegenden ist allerdings nur wenig bekannt. Das Fehlen von *Lemna trisulca* in sehr warmen Gebieten muß wahrscheinlich mit der tiefen Maximaltemperatur dieser Art (28° bis 30°) erklärt werden. Die Unterschiede der Maximaltemperaturen, die zwischen und innerhalb der Arten bestehen, haben meistens keine besondere Bedeutung.

Lemnaceen verhalten sich gegenüber tiefen Temperaturen sehr verschieden. Die meisten Stämme von *Lemna minor* II und *L. gibba* stellen das Wachstum erst bei Temperaturen unter 4° ein, *L. perpusilla* bereits zwischen 12° und 16°. Auch *Spirodela polyrrhiza* und die untersuchten *Wolffia*-Arten wachsen nicht mehr unterhalb einer Temperatur von 12° bis 18°. Verschiedene Arten (*Spirodela polyrrhiza*, *L. minor* I, *Wolffia*-Arten) bilden besondere Dauersprosse (Turionen) und überdauern so die kalte Jahreszeit. Die Aussichten, einen Winter zu überleben, sind für verschiedene Stämme einer Art und vor allem für verschiedene Arten verschieden. Für alle Stämme beginnt die Ruhezeit mit den ersten Frösten. Die meisten ausgewachsenen Glieder werden durch starke Fröste abgetötet und sinken mit den zum Teil noch lebenden Tochtergliedern auf den Grund des Gewässers. Das Wachstum beginnt erst wieder, wenn die Wassertemperatur eine bestimmte Höhe erreicht hat. Die Glieder der Lemnaceen können auch noch bei Temperaturen, bei denen sie nicht mehr wachsen, für eine gewisse Zeit lebensfähig bleiben. *Lemna perpusilla*, während 4 Monaten in der Dunkelheit bei 13,5° gehalten, blieb nicht lebensfähig; aber *Wolffia punctata* zeigte in einer Massenkultur noch verschiedene lebensfähige Keime, nachdem sie während zweier Monate in der Dunkelheit bei 5° aufbewahrt worden war (Minimaltemperatur etwa 16°). Bei Temperaturen hinunter bis 0° wurden bei keiner Lemnaceen-Pflanze sofortige Kälteschäden entdeckt. Auch kurzes Einfrieren zeitigt nur an dünnblättrigen Arten Schäden. Bei mehrmaligem oder länger andauerndem Frost werden die Glieder

allerdings so geschädigt, daß sie durchsichtig werden (Eindringen von Wasser in die Lufthöhlen) und zu Boden sinken. Einzelne kleinere Keime bleiben am Leben, vor allem junge Glieder, die noch durch die Tasche des Muttergliedes geschützt sind. Am widerstandsfähigsten sind die von verschiedenen Arten gebildeten Turionen. Sie sinken zum Teil schon vor den ersten Frösten zu Boden und besitzen einen bedeutenden Stärkevorrat. Die Turionen von *Spirodela polyrrhiza* können nach J a c o b s (1947) während dreier Monate Temperaturen von -4° ertragen, anscheinend ohne geschädigt zu werden. Turionen von *Lemna minor* I mögen ähnlich widerstandsfähig sein, während solche von *Wolffia*-Arten wahrscheinlich bedeutend empfindlicher sind und sich auch im Bau nur wenig von den frostempfindlichen gewöhnlichen Gliedern unterscheiden. Durch das Absinken auf den Boden entziehen sich die Lemnaceen der winterlichen Kälte. Sinken sie genügend tief, so fällt die Temperatur für sie nie unter 0° . In Zürich war die Eisschicht der in den Boden eingesenkten Kübel auch während der sehr scharfen Frostperiode vom Februar 1956 nie mehr als 35 cm dick. Aber auch wenn die Glieder am Grunde noch einfrieren, ist dort die Temperatur kaum viel unter 0° . Die Lemnaceen sind deshalb weitgehend der Kälte entzogen, und für sie ist es nicht wichtig, wie kalt die Luft im Winter wird. Dagegen ist die Länge des Winters von großer Bedeutung. So lange die Temperatur unter der Minimaltemperatur einer Rasse bleibt, ist für die Glieder die Stoffbilanz vermutlich negativ. Je länger aber die Stoffbilanz negativ bleibt, desto mehr besteht die Gefahr des Verhungerns. Turionen mit großem Stärkevorrat überdauern den langen Winter besser und können sofort sprießen, sobald die Temperatur über die Minimaltemperatur steigt. Geschwächte kleine Glieder ohne Stärkevorrat brauchen im Frühjahr oft mehrere Wochen, bis sie genügend Kohlenhydrate produziert haben, um mit dem Wachstum zu beginnen. Die Möglichkeit der Überwinterung wird also nicht durch die tiefen Temperaturen begrenzt, sondern durch die Anzahl der Tage, an denen die Temperatur nicht über die Minimaltemperatur des Stammes steigt, und durch den Stärkevorrat der einzelnen Glieder.

Die Temperaturen während der Vegetationsperioden beeinflussen indirekt ebenfalls die Überwinterungsfähigkeit eines Stammes. Falls sich ein Stamm im Sommer sehr stark vermehren kann, ist es ihm möglich, auch Gebiete zu besiedeln, in denen nur ein ganz kleiner Prozentsatz seiner Glieder überwintert. Umgekehrt begrenzt das Fehlen von warmen Sommertemperaturen die Verbreitung von Lemnaceen, die den Winter zwar gut überdauern könnten, aber sich während der Vegetationsperiode zu wenig vermehren.

Aus Feldbeobachtungen geht hervor, daß das Wachstum bei tiefen Temperaturen oft nicht durch die Mitteltemperatur begrenzt wird. *Spirodela polyrrhiza* (6593) beispielsweise muß nach physiologischen Un-

tersuchungen spätestens bei 14° das Wachstum einstellen. In der Natur wurden aber noch im November im Schatten wachsende Glieder entdeckt, als die mittlere Lufttemperatur bereits unterhalb 12° lag. Indessen steigt die Temperatur in Kalifornien auch im November noch fast jeden Tag über 15°. Die Turionen keimen auch aus, bevor die Mitteltemperatur 15° erreicht. Im Überwinterungsversuch in Zürich keimten die ersten Turionen in der zweiten Hälfte des Aprils (Mitteltemperatur vom April 1956: 6,9°). Die mittlere Maximaltemperatur lag im April bei 11,4°. An sonnigen Tagen wurden aber an der Wasseroberfläche zum Teil Temperaturen über 20° gemessen. Wahrscheinlich geben bei tiefen Temperaturen vor allem die täglichen Maximaltemperaturen den Ausschlag. Die Pflanzen brauchen für das Wachstum eine gewisse Temperatursumme oberhalb der Minimaltemperatur (für *Spirodela polyrrhiza* zirka 14°). Es scheint nicht wichtig, wie tief die Temperaturen während der Nacht fallen, solange keine Fröste auftreten. Auch bei Landpflanzen ist oft die Temperatursumme oberhalb einer minimalen Temperatur wichtiger als die Mitteltemperatur. So liegt zum Beispiel in kontinentalen Gebieten die Baumgrenze höher als in ozeanischen, obwohl die Mitteltemperatur nicht entsprechend höher ist. Aber die jeden Tag erreichten Maximaltemperaturen sind bedeutend höher.

Die Temperaturen während der Vegetationsperiode bestimmen weitgehend die Konkurrenzfähigkeit eines Stammes. Bei Temperaturen bis zu 14°, die nicht durch Frostperioden unterbrochen werden, ist eindeutig *Lemna gibba* am konkurrenzfähigsten, gefolgt von *L. minor* II und Stämmen von *L. cyclostasa*. An der Küste von Kalifornien, von Santa Cruz an nordwärts (monatliche Mitteltemperaturen während des ganzen Jahres zwischen 10° und 14°), findet man auch nur diese drei Arten in guter Entwicklung. Bei höheren Temperaturen (15° bis 25°) werden Stämme von *L. perpusilla* und *L. cyclostasa* am konkurrenzfähigsten, bei Temperaturen von 30° und mehr schließlich *L. perpusilla* und *Spirodela polyrrhiza*. *L. perpusilla* ist in der Tat auch in warmen Gebieten besonders häufig. *Spirodela polyrrhiza* tritt dagegen in Gebieten mit milden Wintern nicht sehr häufig auf. Vielleicht wird für sie der milde Winter oft verhängnisvoll. Die Temperaturen werden gerade so kühl oder die Nährstoffe so knapp, daß Turionen gebildet werden, die zu Boden sinken. Andere Lemnaceen-Arten werden durch Temperaturen bis zu 0° nicht stark behindert, so daß sich während des ganzen Jahres an manchen Orten eine mehr oder weniger kompakte Lemnaceendecke halten kann, die kein Licht zum Boden gelangen läßt. Nach J a c o b s (1947) können aber die Turionen im Dunkeln nicht keimen. *Spirodela polyrrhiza* ist deshalb in solchen Gewässern nicht lebensfähig. Dies trifft auch für *Wolffia*-Arten zu, jedoch nicht für *Lemna minor* I, da diese Art erst bei tieferen Temperaturen und auch dann nicht ausschließlich Turionen produziert.

2. Licht

Blütenpflanzen, die auf einer anorganischen Nährlösung wachsen, benötigen eine gewisse Lichtenergie. Es wurde nicht untersucht, wie groß diese minimale Energie sein muß. Sie ist wohl von Rasse zu Rasse verschieden. Aus unseren Versuchen geht hervor, daß eine 18stündige Belichtung von 1000 Lux (von Tageslicht-Fluoreszenzröhren) für alle untersuchten Arten noch genügt. Das Wachstum ist allerdings langsam und dürfte bei kürzerer Lichtdauer oder geringerer Intensität bald gegen Null fallen. In der Natur sind aber Standorte von Lemnaceen (vor allem *Lemna cyclostasa*) mit 500 Lux und weniger keine Seltenheit. Auch trifft man bei vielen Arten (z. B. *L. cyclostasa*, *Wolffia punctata*) viele Schichten übereinander. Die unteren Schichten oder submers wachsende Arten, wie *Wolffiella lingulata*, erhalten nur noch wenig oder kein Licht mehr. Es muß deshalb angenommen werden, daß bereits organische Stoffe im Wasser vorhanden sind, die die unteren Schichten ernähren. Man kann sich sehr gut vorstellen, daß von Pflanzen, die am Licht wachsen (seien es nun Lemnaceen oder Algen), Zucker oder andere energiespendende organische Stoffe ins Wasser diffundieren und dann von den im Dunkeln lebenden Pflanzen wieder aufgenommen werden.

In unseren Versuchen haben die meisten Stämme von *Lemna cyclostasa* bei relativ niederen Lichtintensitäten die maximale Wachstumsrate erreicht und sind deshalb im Schatten allen anderen Arten überlegen. *Spirodela polyrrhiza*, *L. minor* I und *L. gibba* erreichen die maximale Wachstumsrate bei hohen Temperaturen erst bei hohen Lichtintensitäten. Diese beiden Arten sind an schattigen Stellen nur wenig konkurrenzfähig. In Kalifornien treten sie in Mischkulturen mit *L. cyclostasa* fast ausschließlich an unbeschatteten Stellen auf. Unter Brücken und Bäumen findet man dann nur *L. cyclostasa*.

Der Einfluß des Lichtes auf die Blütenbildung wurde bereits besprochen.

3. Konzentration der Nährstoffe

Leider ist über den Einfluß der Zusammensetzung der Nährlösung auf verschiedene Lemnaceen nichts bekannt. Es ist aber anzunehmen, daß die verschiedenen Arten und Rassen verschiedene Nährstoffansprüche haben. Rao (1953) analysierte das Wasser von sechs Teichen. Dabei zeigte es sich, daß Lemnaceen weitaus am besten in einem Teich gediehen, der wenig Sauerstoff (1,6 mg/l), dafür viel Ammonium (0,25 mg/l), Albuminoid (0,71 mg/l) und oxydierbare organische Substanzen (13,4 mg/l) enthielt. Wie früher dargelegt, vermögen die Lemnaceen den Zucker auszunützen. Im Schatten und bei mehrschichtigen Lemna-Decken in den unteren Schichten beschleunigt ein allfälliger Kohlenhydratgehalt des Wassers das Wachstum bei Lemnaceen. Es

bleibt zu untersuchen, ob der Unterschied in der Wachstumsförderung durch Zucker bei verschiedenen Lemnaceen eine ökologische Bedeutung hat. Daß einzelne Arten für das Wachstum im Dunkeln organische Stickstoffquellen und Vitamine brauchen, dürfte sich nur selten ökologisch auswirken, da bereits bei wenig Licht diese Stoffe entbehrlich werden und nur noch das Wachstum einiger submerser Arten (*Wolffia*-Arten, *Wolffiella floridana*, *Lemna trisulca*) fördern.

Über den Einfluß der Konzentration auf das Wachstum erhalten wir aus unseren Untersuchungen einigen Aufschluß. Aus Feldbeobachtungen ergibt sich, daß *Lemna gibba* und *L. minor* I im Durchschnitt in konzentrierteren Lösungen wachsen als andere Arten und solche mit geringer Salzkonzentration meiden. Andere Lemnaceen, zum Beispiel *Wolffia punctata*, trifft man nur in sehr nährstoffarmen Gewässern. Die Resultate der Versuche bestätigen diese Beobachtungen, gedeiht doch *W. punctata* in stark verdünnten Lösungen ($1/_{1000}$) ohne große Wachstumsverzögerung, während *L. minor* I und *L. gibba* bereits in hundertfach verdünnten Lösungen nur noch schlecht wachsen. Bei einer zufälligen Mischkultur von *L. minor* I und *W. punctata* wuchs *L. minor* I zuerst gut, stellte später das Wachstum aber ein, während *W. punctata* sich noch lange weiter vermehrte. Nach zwei Wochen bedeckte *W. punctata* bereits eine bedeutend größere Fläche als *L. minor* I, obschon das einzelne Glied von *L. minor* I größer ist und unter den gegebenen Bedingungen schneller wachsen sollte als *W. punctata*. Zuerst wurde daran gedacht, daß *W. punctata* möglicherweise ein für *L. minor* I hemmendes Ausscheidungsprodukt liefere. Die Versuche mit Nährlösungen verschiedener Konzentration zeigten aber klar, daß *W. punctata* eben bedeutend besser als *L. minor* I imstande ist, Nährstoffe aus verdünnten Lösungen zu verwerten. In konzentrierteren Lösungen sind *Wolffia*- und *Wolffiella*-Arten nicht konkurrenzfähig. In verdünnten Lösungen wachsen sie aber rascher als andere Lemnaceen. Sie können sich deshalb in der Natur vor allem in Gewässern mit geringen Salzkonzentrationen halten. *Wolffia punctata* kann in Kalifornien in Gewässern, die im Frühjahr viele besser überwinternde Arten beherbergen, gegen den Herbst zu (Erschöpfung gewisser Nährstoffe) vorherrschend werden.

4. Bewegungen des Wassers

Die Lemnaceen können sich nicht verankern und sind deshalb sehr empfindlich gegenüber Wasserbewegungen. Offene, dem Wind ausgesetzte Flächen tragen keine Lemnaceen, da die Pflanzen an die Ufer geweht werden und dort vertrocknen. Jedes größere Gewässer, in dem Wellen entstehen, besitzt höchstens an ganz geschützten Stellen eine Lemnaceen-Flora. Auch in fließenden Gewässern können Lemnaceen nur wachsen, wenn sie bei anderen Wasserpflanzen Halt finden. Häu-

figer Wechsel des Wasserstandes ist der Entwicklung der Lemnaceen ebenfalls ungünstig, da immer wieder viele Glieder am Ufer zurückbleiben und vertrocknen. Gewässer, die hie und da überschwemmen oder austrocknen, verunmöglichen die Entwicklung der Lemnaceen. Nur *Lemna gibba* und *L. perpusilla*, die regelmäßig Früchte bilden, können das Austrocknen ertragen.

Durch die Bewegungen des Wassers wird der Lebensraum der Lemnaceen gewaltig eingeschränkt. Von Lemnaceen bevorzugt werden kleine, ruhige Teiche, stagnierendes Wasser in Kanälen und Gräben und Zonen dichter Überwachsung mit anderen Wasserpflanzen. Langwurzelige Lemnaceen, wie *Lemna gibba* und *L. minor*, können sich in anderen Wasserpflanzen besser verankern als kurzwurzelige oder solche ohne Wurzeln.

5. Biotische Faktoren

Verschiedene Lebewesen beschränken das Vorkommen und die Vermehrung von Lemnaceen. Zahlreiche Tiere ernähren sich von Lemnaceen. Nach J a c o b s (1947) verzehren folgende Tiere die Lemnaceen in großen Mengen: Bisamratte, verschiedene Entenarten und Hühnervögel, Fische (z. B. Karpfen), Schnecken und Insektenlarven. Diese Tiere können die Vermehrung der Lemnaceen stark verzögern oder gar verhindern. Besonders in fisch- und schneckenreichen Gewässern ist es für Lemnaceen äußerst schwierig, sich neu anzusiedeln, da die etwa durch Vögel neu hergebrachten Glieder sofort vertilgt werden. Ein Besiedelungsversuch eines Waldteiches in der Nähe von Los Trancos, Kalifornien, mit Lemnaceen endete wahrscheinlich auf diese Weise. *Elodea* und andere Wasserpflanzen gediehen sehr üppig im Teich. Von zwölf verschiedenen Lemnaceen-Arten wurden je zirka 100 Glieder ausgepflanzt. Nach einem Monat war kein einziges Glied mehr aufzufinden, obwohl die äußeren Bedingungen recht günstig für das Wachstum von Lemnaceen waren. Offenbar sind die Glieder von den zahlreichen Fischen oder von Schnecken oder Vögeln gefressen worden.

Auch die Konkurrenz anderer Pflanzen kann das Vorkommen von Lemnaceen beschränken. Besonders wo fädige Algen (*Spirogyra*, *Zygonema*) watteartig die ganze Wasseroberfläche überdecken, ist kein Platz mehr für Lemnaceen. Höhere Pflanzen (*Azolla*, *Eichornia*, *Jussiaea* usw.) können zwar die Ausbreitung der Lemnaceen eindämmen, aber nicht verhindern, weil sie keine ganz geschlossenen Decken über die Wasseroberfläche bilden können.

Die Lemnaceen unter sich können um den Platz (eventuell auch das Licht) und um die Nährstoffe konkurrieren. Im Kampf um den Platz und das Licht entscheidet das schnellere Wachstum, im Kampf um die Nährstoffe die Fähigkeit, Nährstoffe aus verdünnteren Lösungen auszunützen. In Tabelle 30 sind die Konkurrenzfähigkeiten der ver-

schiedenen Arten unter verschiedenen Bedingungen einander gegenübergestellt. Jede Art hat bestimmte Bedingungen, unter denen sie besonders konkurrenzfähig ist. Die Tabelle 30 ist mehr ein Hinweis und nicht eine vollständige Übersicht, da nicht alle Standortsfaktoren berücksichtigt sind. Immerhin fällt auf, daß gewisse Arten nirgends oder nur unter einer der angeführten Bedingungen konkurrenzkräftig sind, so vor allem die submers wachsenden Arten (*Wolffiella*, *Lemna trisulca*). Da diese aber nicht auf der Oberfläche des Wassers wachsen, ist ihnen die Platzkonkurrenz erspart. Die Nährstoffe vermögen sie aber in stark verdünnten Lösungen gut auszunützen. Wahrscheinlich diffundiert von anderen Lemnaceen Zucker in das Wasser hinaus und kann von *Wolffiella* und *Lemna trisulca* ausgenützt werden. *Wolffiella* und *L. trisulca* sind deshalb auf das Licht nur wenig angewiesen.

Tabelle 30

Konkurrenzfähigkeit der Lemnaceen unter verschiedenen Bedingungen

- = Vorkommen nicht möglich
 + = nicht konkurrenzfähig, aber Gedeihen möglich
 ++ = mittlere Konkurrenzfähigkeit
 +++ = hohe Konkurrenzfähigkeit

Lemna gibba a) Stämme aus Kalifornien

b) Stämme aus Italien

Lemna minor II a) Stämme aus Europa, Washington, Kalifornien, Louisiana

b) Stämme aus New Jersey und Pennsylvania

Art	Optimale Lichtintensität bei:					Niedere Licht- intensi- tät	Kalter Winter	Wenig Nähr- stoffe
	< 7°	7°-15°	15°-24°	24°-30°	30°			
<i>Spirodela polyrrhiza</i>	—	—	+	+++	+++	++	+++	++
<i>Spirodela oligorrhiza</i>	—	++	+++	++	++	++	+	+
<i>Lemna gibba</i> a)	+++	+++	+++	+++	+, —	+	++	+
b)	+++	+++	++	++	++	+	++	+
<i>Lemna minor</i> I	+, —	++, +	++	++	++	+	+++	+
<i>Lemna minor</i> II a)	+++	+++	++	++	+, —	++	++, —	++
b)	—	++	+++	+++	++	++	+++	++
<i>Lemna perpusilla</i>	—	—	+++	+++	+++	+++	—	++
<i>Lemna cyclostasa</i>	+, —	+++	+++	+++	++	+++	+, —	+++
		++	++	++	+, —			
<i>Lemna trisulca</i>	+++	++	+	+, —	—		++	
<i>Wolffia arrhiza</i>	—	—	++	++	+	+	+	++
<i>Wolffia columbiana</i>	—	—	+	+	+	+	+	+++
<i>Wolffia punctata</i>	—	—	++	++	+	++	—	+++
<i>Wolffiella floridana</i>	—	+	+	+	+	+	—	+++
<i>Wolffiella lingulata</i>	—	+	+	+	+	+	—	+++

Die Konkurrenz der Lemnaceen unter sich tritt oft gegenüber der Wirkung anderer Faktoren zurück. Jedes Jahr muß, wenigstens in Gebieten mit kühlen Wintern, das Gewässer wieder neu besiedelt werden. Das Gewässer wird dann oft erst gegen den Herbst zu von Lemnaceen überdeckt, so daß in diesem Fall wenigstens keine Konkurrenz um den Platz und das Licht vorhanden ist.

C. Rassen- und Artbildung bei Lemnaceen

Damit eine Art sich ausbreiten kann, darf sie nicht zu eng begrenzte Ansprüche an die Umgebung stellen. Indessen wird eine Individualpflanze selten über eine größere Spanne von ökologischen Bedingungen konkurrenzfähig sein. Unter verschiedenen ökologischen Bedingungen finden sich deshalb verschiedene spezialisierte Typen, die wir Ökotypen oder ökologische Rassen nennen. Auch diese Rassen sind nicht einheitlich. Sie setzen sich zusammen aus sehr vielen Individualpflanzen, die gegenüber der Umwelt etwas verschieden reagieren. An einem gegebenen Standort ändern sich die Faktoren stets etwas. Dadurch werden immer neue Genkombinationen innerhalb derselben Rasse begünstigt. Ferner werden die Gene durch die sexuelle Fortpflanzung ständig vermischt. Gene können auch noch zwischen verschiedenen Rassen ausgetauscht werden. Es können sich also keine völlig einheitlichen Typen bilden. Parallel mit den verschiedenen ökologischen Ansprüchen können bei den einzelnen Rassen verschiedene morphologische Merkmale auftreten. Sind die Rassen morphologisch gut zu unterscheiden und ist der Genaustausch zwischen solchen Rassen selten geworden, so können die Rassen als Arten taxiert werden. Sind die verschiedenen Rassen mehr lokal als ökologisch getrennt, so sprechen wir von geographischen Rassen.

In Entwicklung begriffene Arten sind uneinheitlich und auch morphologisch sehr variabel. Innerhalb der Arten findet eine Spezialisierung statt. Es bilden sich zahlreiche Rassen. Am Ende der Entwicklung stehende Arten sind morphologisch einheitlich, stark spezialisiert und umfassen keine oder nur ganz wenig Rassen. Sie sind auf eine bestimmte Lebensweise eingeschränkt worden und haben alle anderen Möglichkeiten verloren. Zu einer erfolgreichen Änderung der Lebensweise müßten eine ganze Reihe von Merkmalen abgeändert werden. Damit wird aber eine solche Veränderung wenig wahrscheinlich.

Die Familie der Lemnaceen steht morphologisch so weit isoliert, daß ihre systematische Stellung innerhalb der Monokotyledonen nicht mehr klar ist. Trotz weiter geographischer Verbreitung ist die Familie stark spezialisiert. Sie ist sehr stark an das Leben auf oder knapp unter der Wasseroberfläche angepaßt. Vegetative und sexuelle Organe sind auf ein Minimum reduziert. Innerhalb der Familie bestehen Unter-

schiede im Grade der Reduktion. Lawalrée (1945) bezeichnet allerdings die einfachsten Formen (Wolffien) nicht als reduziert, sondern als ursprünglich. Mir scheint diese Ansicht jedoch nicht richtig. In den klimatischen Ansprüchen und in der geographischen Verbreitung stimmen die Gattungen größtenteils überein. Nur *Wolffiella* ist auf warme Gebiete in Amerika und Afrika beschränkt (vier Arten in Amerika, eine in Afrika und eine beiden Kontinenten gemeinsam). Innerhalb der Gattungen sind die Arten teilweise auf gewisse geographische und klimatische Gebiete begrenzt. In der Gattung *Wolffia* zum Beispiel sind vier Arten auf Amerika, drei auf Afrika und eine auf Südostasien beschränkt; nur eine einzige Art ist über Eurasien und Afrika verbreitet. Bei *Lemna* sind drei Arten, bei *Spirodela* ist eine Art fast über die ganze Erde verbreitet. Daneben gibt es aber auch in diesen Gattungen verschiedene geographisch und klimatisch lokalisierte Arten: *Lemna perpusilla* ist fast ausschließlich auf sehr warme Gebiete beschränkt; *L. cyclostasa* kommt nur in Amerika vor. Daß innerhalb der Gattungen nicht nur morphologische Differenzierungen stattgefunden haben, zeigen unsere physiologischen Untersuchungen. Die Arten unterscheiden sich deutlich in ihrem physiologischen Verhalten. Wie weit sich physiologische Unterschiede in verschiedenen ökologischen Ansprüchen auswirken, kann nicht immer festgestellt werden. In einzelnen Fällen allerdings konnten gewisse Beziehungen zwischen physiologischen Unterschieden zweier Arten und verschiedenen ökologischen Ansprüchen hergestellt werden (siehe vorhergehendes Kapitel).

Die einzelnen Arten sind physiologisch nicht einheitlich. Die Unterschiede innerhalb einer Art sind aber meistens kleiner als zwischen den Arten. Bei vielen Arten ist es geradezu erstaunlich, wie wenig Unterschiede man zwischen einzelnen weit auseinanderliegenden Stämmen findet. Von *Lemna minor* II wurden drei physiologisch oder morphologisch unterscheidbare Rassen untersucht, die geographisch voneinander getrennt sind. Davon war die eine Rasse in unseren Untersuchungen durch neun Stämme aus Kalifornien, Washington, Dänemark, der Schweiz und Italien vertreten. Zwar zeigten sich zum Teil einzelne kleinere Abweichungen zwischen den Stämmen. Die Stämme 6568 aus Washington und 7008 aus der Poebene ertragen nicht ganz so hohe Temperaturen wie die anderen Stämme. Aber auch Stämme aus Washington oder Europa (z. B. 6570, 6578, 6579, 6625) halten ebenso hohe Temperaturen aus wie Stamm 6591 aus Kalifornien. Die erwähnte Abweichung scheint nur von geringer ökologischer Bedeutung zu sein, und physiologisch sind diese Stämme doch ziemlich einheitlich. Obwohl die Fundorte bis zu einem halben Erdumfang auseinander und sowohl in der subtropischen als auch in der kühl gemäßigten Zone liegen, unterscheiden sich die morphologischen und physiologischen Eigenschaften nicht wesentlich.

Ökologische Rassen sind innerhalb der Lemnaceen selten. Die meisten Rassen bei Lemnaceen sind geographischer Art, und die physiologischen Unterschiede betreffen Merkmale, die mit dem Klima wenig erkennbare Beziehungen haben. *Lemna gibba* besiedelt in Amerika und Europa ganz ähnliche klimatische Zonen. Die Wachstumsraten unterscheiden sich aber unter verschiedenen Bedingungen recht bedeutend. Dies hat offenbar keinen großen Einfluß auf die klimatischen Ansprüche der verschiedenen Rassen. Noch weniger können die Unterschiede zwischen den europäischen und amerikanischen Stämmen von *Spirodela polyrrhiza* mit dem Klima in Beziehung gebracht werden. Es handelt sich also auch hier nur um geographische Rassen. Ökologische Bedeutung haben Unterschiede in der Minimaltemperatur. Sowohl bei *Lemna minor* II wie bei *L. cyclostasa* können einzelne Stämme in Zürich nicht überwintern. Der Stamm 7004 von *L. minor* II aus Louisiana unterscheidet sich von anderen Stämmen durch die Pigmentierung der Gliedunterseite bei hoher Lichtintensität und wenig Nährstoffen. Am natürlichen Standort tritt fast nie Frost ein, und die Glieder können das ganze Jahr hindurch wachsen. Die Schwierigkeiten, einen strengen Winter zu ertragen, hemmen also diese Rasse dort nicht; doch wird ihre geographische Verbreitung dadurch ziemlich eingeengt. Beim Stamm 6719 von *Lemna cyclostasa* aus Guatemala liegen die Verhältnisse ähnlich. Ob auch den verschiedenen Minimaltemperaturen der amerikanischen Stämme von *Spirodela polyrrhiza* eine ökologische Bedeutung zukommt, ist ungewiß. Unterhalb der Minimaltemperaturen werden von *Spirodela* nur noch für kurze Zeit Turionen gebildet. Es wäre denkbar, daß in nördlichen Gebieten *Spirodela* möglichst frühzeitig Turionen bilden muß, soll sie nicht von plötzlich einbrechenden Kälteperioden überhaupt an der Turionenbildung gehindert werden. Auf der anderen Seite sollte in Gegenden mit milden Wintern auf eine Turionenbildung möglichst verzichtet werden können, damit die Wachstumsperiode das ganze Jahr hindurch andauern kann. Möglicherweise ist deshalb die Minimaltemperatur vom Stamm 6731 aus Oregon über 16,5°, während sie beim Stamm 7003 aus Louisiana unter 13,5° liegt. Unterschiede in den Maximaltemperaturen haben meist eine geringere ökologische Bedeutung, da nur an wenigen Orten die Wassertemperatur für längere Zeit auch die niederste Maximaltemperatur übersteigt. Immerhin findet man Stämme mit niederen Maximaltemperaturen vor allem in kühleren Gegenden. Neben *Lemna minor* II haben auch *L. gibba*, *L. trisulca* und *L. cyclostasa* solche Stämme. Zwei Stämme von *Lemna gibba* mit etwas niedriger Maximaltemperatur stammen von der kühlen Küstenzone (6566, 6585). Andere Stämme von *L. gibba* aus der Küstenzone haben höhere Maximaltemperaturen. Bei *L. cyclostasa* erreichen vor allem die Stämme 6752 aus Nebraska und 6597 aus dem Great Basin nicht ganz so hohe Maximaltemperaturen. Möglicherweise hat auch die mittlere

Wachstumsrate einen gewissen Einfluß auf die Verbreitung einer Art. Es fällt auf, daß bei *Lemna minor* I und *L. cyclostasa* die am langsamsten wachsenden Stämme auf kühle Gebiete beschränkt sind (6573, 6739, 6853 von *L. minor* I aus Montana, Wyoming und Manitoba, 6597, 6600 von *L. cyclostasa* aus dem Gebiet des Great Basin). Das Wachstum dieser Stämme ist vor allem bei hohen Temperaturen geringer als dasjenige aller übrigen. Deshalb sind sie an Orten, wo meistens kühle Temperaturen herrschen, anderen Stämmen nur wenig unterlegen. Auch besteht an solchen Orten mit langen und strengen Wintern keine große Konkurrenz unter Lemnaceen. Gesamthaft betrachtet treten aber ökologische Unterschiede innerhalb einer Art zurück gegenüber den rein geographischen Rassen.

Von allen Arten bildet *Lemna cyclostasa* am meisten Rassen. In Kalifornien allein können mindestens deren vier unterschieden werden. Von den Stämmen außerhalb Kaliforniens, die alle geographisch ziemlich weit auseinander liegen, sind nur diejenigen aus Louisiana (7002) und Florida (7005) einander physiologisch ähnlich. Die Unterschiede zwischen benachbarten Stämmen betreffen zwar meist nur wenige Merkmale; die Extreme liegen aber so weit auseinander, daß *L. cyclostasa* physiologisch kaum mehr gegenüber anderen Arten abgetrennt werden kann. *L. cyclostasa* ist offenbar die am wenigsten stabilisierte Art. Doch scheinen auch hier die Rassen mehr geographisch als ökologisch bedingt zu sein.

Die Rassenbildung bei Lemnaceen soll nun verglichen werden mit derjenigen bei *Achillea*. Die Artengruppe der *Achillea millefolium* L. ist eines der am besten untersuchten Beispiele über ökologische Rassenbildung bei Blütenpflanzen. Andere bisher untersuchte Pflanzengruppen verhielten sich ähnlich (vgl. die Zusammenstellung bei Clausen, Keck und Hiesey, 1940 und 1948). Nach den genannten Autoren (1948) können in Kalifornien über zirka 300 km von der Küste bis zum Great Basin mindestens elf ökologische Rassen von *Achillea* gut unterschieden werden, die sich an morphologischen Merkmalen fast nicht erkennen lassen. Werden sie aber alle am gleichen Standort kultiviert, so reagieren sie ganz verschieden auf die dort herrschenden Außenfaktoren. Unterschiede findet man in den Blütezeiten, in der Stengelhöhe, in der Stengelzahl, in der Wachstumszeit usw. Auch Individuen vom gleichen Standort verhalten sich etwas verschieden. Am ursprünglichen Standort zeigen sie aber zweckmäßige Reaktionen; sie sind dort konkurrenzfähiger als Pflanzen anderer Standorte. Hiesey (1953 b) prüfte unter kontrollierten Bedingungen den Einfluß von verschiedenen Tag- und Nachttemperaturen und Lichtlängen auf verschiedene ökologische Rassen. Er konnte viele Zusammenhänge zwischen dem Klima des ursprünglichen Standortes und den physiologischen Eigenschaften der Rassen nachweisen.

Demgegenüber sind ökologische Rassen bei Lemnaceen oft kaum zu erkennen. Die in Stanford in Gewächshäusern gehaltenen Kulturen von Stämmen verschiedener Herkunft, aber zur gleichen Art gehörig, zeigten keine nennenswerten Unterschiede in der jahreszeitlichen Entwicklung. Beim Überwinterungsversuch in Zürich konnten allerdings bei zwei Arten einzelne Stämme aus Gebieten mit milden Wintern nicht überdauern, während andere Stämme der gleichen Art im Frühjahr wieder weiterwuchsen. Es gab aber auch Arten, bei denen Stämme von warmen Gegenden genau so gut überwinterten wie einheimische.

Die Rassenbildung bei Lemnaceen ist bedeutend geringer als bei anderen bis heute untersuchten Blütenpflanzen. Dies hat folgende Ursachen:

1. Wie erwähnt, schränkt die starke Spezialisierung die Entwicklungsmöglichkeiten einer Art ein. Das hohe Alter der Lemnaceen — *Spirodela* ist bereits aus der oberen Kreide (vor mindestens 60 Millionen Jahren) bekannt (Bell, 1949) — erlaubte es, alle Möglichkeiten auszuschöpfen. Was Neues entstehen konnte, ist seither wohl entstanden. In vielen Arten haben sich die Eigenschaften stabilisiert.

2. Die starke Reduktion der Lemnaceen erschwert das Erkennen von besonderen Rassen. Morphologisch sind die meisten Stämme schwierig auseinanderzuhalten. Merkmale, wie Länge und Anzahl der Stengel, Anzahl der Blätter usw., fallen weg. Parallel der morphologischen Reduktion vereinfachen sich viele Lebensvorgänge, die bei weniger reduzierten Pflanzen Anlaß zur Differenzierung von klimatischen Rassen geben können. Namentlich der Transport des Wassers, der Nährsalze und des Zuckers bilden kein Problem mehr. Der ganze Wachstumsvorgang beschränkt sich auf die Ausbildung von neuen Gliedern und deren Flächenausdehnung. Zum Vergleich mit den Lemnaceen müßte man vielleicht eher Mikroorganismen, wie Algen, Bakterien und Pilze, heranziehen. Doch sind mir fast keine vergleichenden Rassenuntersuchungen bei solchen Organismen bekannt. Eine neue Arbeit von Kern (1957) vergleicht morphologische, physiologische und parasitologische Merkmale verschiedener Stämme und Arten der Ascomycetengattung *Leucostoma*. Diese Gattung steht anscheinend in sehr starker Entwicklung. Die Merkmale der einzelnen Stämme sind nicht in gesetzmäßiger Weise korreliert, so daß eine Unterteilung der Gattung sehr schwierig ist. Im Unterschied zu Lemnaceen können Arten nicht physiologisch charakterisiert werden.

3. Die fast ausschließlich vegetative Vermehrung vermindert die Möglichkeit der Rassenbildung. Die Lemnaceen sind nicht auf die Ausbildung von Blüten und Früchten angewiesen. Blütenbildung und Samenausreifung sind aber sehr empfindlich gegenüber Außenfaktoren und bilden wichtige Merkmale klimatischer Rassen.

4. Die vegetative Fortpflanzung bringt es mit sich, daß die Lemnaceen oft über weite Gebiete nur aus einem Klon bestehen. Auch die regelmäßig fruchtenden Rassen von *Lemna perpusilla* und *L. gibba* bilden größtenteils reine Linien, da die Pflanzen immer wieder durch eigenen Pollen bestäubt werden oder durch Pollen benachbarter Glieder, die aber zum gleichen Klon gehören. Zwar wird sich das Erbgut innerhalb der Klone immer wieder mutativ verändern. Da diese Veränderungen aber nur in kleinen Schritten vor sich gehen, sind die Möglichkeiten einer Entwicklung sehr gering. Denn für eine Entwicklung braucht es eine günstige Kombination von veränderten Merkmalen, wie sie nur in Populationen bei der durch die sexuelle Fortpflanzung ermöglichten Gendurchmischung entstehen kann.

5. Die Gliederzahlen der Lemnaceen sind periodisch großen Schwankungen unterworfen. Über den Winter wird zum Beispiel die Gliederzahl der einheimischen Stämme in Zürich auf etwa $\frac{1}{100}$ eingeschränkt. Dies muß automatisch zu einer Verarmung an Allelen führen. Wo strenge Winter fehlen, wird die Gliederzahl oft durch periodische Überschwemmungen, durch zeitweise zu niedere oder zu hohe Nährstoffkonzentrationen der Gewässer usw. eingeschränkt. In den meisten Gewässern bilden die Lemnaceen deshalb keine Populationen, sondern bestehen nur aus einem oder ganz wenigen Klonen. Damit aber ein Klon seinen Standort behaupten kann, muß er auch zeitweise veränderten klimatischen Bedingungen gerecht werden. Bei sexuell sich fortpflanzenden Arten muß das innerhalb der Population möglich sein. Die ökologische Amplitude eines Klons entspricht deshalb mindestens derjenigen einer Population.

6. Am Standort der Lemnaceen treten hin und wieder für schwimmende Wasserpflanzen Katastrophen auf. Hochwasser in Flüssen, Altläufen, Kanälen, kleinen Tümpeln usw. schwemmt die Lemnaceen-Flora aus ihrer natürlichen Umgebung weg. In trockenen Jahren können Gewässer austrocknen oder solche Salzkonzentrationen erreichen, daß keine Lemnaceen mehr am Leben bleiben. Da weite Gebiete von solchen Katastrophen betroffen werden, muß die Neubesiedlung mit Lemnaceen oft von weit entfernten Gebieten her erfolgen. Wären die Lemnaceen klimatisch zu stark spezialisiert, so unterbliebe eine Neubesiedlung, und das Verbreitungsgebiet der Lemnaceen würde fortwährend eingeschränkt. Nur klimatisch wenig spezialisierte Formen haben Aussicht, größere Gebiete rasch wieder neu zu besiedeln.

Verdankungen

Den Anstoß zur vorliegenden Arbeit erhielt ich im Jahre 1953 von Herrn Dr. Wm. M. Hiesey aus Stanford, Kalifornien. Zusammen mit Herrn Dr. M. A. Nobs hat er für mich zahlreiches Material ge-

sammelt, bevor ich die Arbeit begann, und mich später auf vielen Exkursionen begleitet. Er war auch sonst stets außerordentlich hilfsbereit. Herrn Dr. H i e s e y und Herrn Dr. N o b s gilt mein besonderer Dank.

Während 15 Monaten arbeitete ich in Stanford, Kalifornien, im Department of Plant Biology der Carnegie Institution of Washington, während vier Monaten in Pasadena am Californian Institute of Technology (Earhart Laboratory) und seit Frühjahr 1955 am Institut für spezielle Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich. Den Direktoren dieser Institute, den Herren Dr. C. S. F r e n c h (Stanford), Prof. Dr. F. W. W e n t (Pasadena) und Prof. Dr. E. G ä u m a n n (Zürich) danke ich für die wohlwollende Unterstützung und die zahlreichen Ratschläge, ebenso den Herren Dr. J. C l a u s e n, H. M i l n e r, Dr. J. H. C. S m i t h und Dr. H. V i r g i n aus Stanford sowie Herrn Dr. H. H e s s aus Zürich. Herrn Dr. R. B a c h (Zürich) danke ich für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes.

In der Ausarbeitung der Versuchsanlagen waren mir in Stanford Herr L. K r u g e r und in Zürich Herr Obergärtner F. H u m m behilflich, wofür ihnen auch hier bestens gedankt sei.

Mein Aufenthalt in Amerika wurde durch Stipendien der American Swiss Foundation for Scientific Exchange und der Carnegie Institution of Washington ermöglicht. Die Arbeiten in Zürich wurden unterstützt durch Stipendien des Schweizerischen Nationalfonds und des Zentenarfonds der Eidgenössischen Technischen Hochschule. Allen angeführten Institutionen danke ich auch an dieser Stelle.

Zusammenfassung

1. *60 Stämme aus vier Gattungen und 12 Arten von Lemnaceen sind physiologisch und ökologisch untersucht worden.* Sie stammen von verschiedenen klimatischen Zonen aus Amerika (vor allem Kalifornien) und Europa. Insbesondere wurden die Wachstumsraten unter verschiedenen Temperaturen und Lichtintensitäten geprüft. Außerdem wurden in Kalifornien während eines Jahres regelmäßig ökologische Aufzeichnungen gemacht. Die Arten werden am Schluß physiologisch und ökologisch charakterisiert, und die physiologischen und ökologischen Ergebnisse werden miteinander verglichen.
2. *Verschiedene Arten unterscheiden sich in zahlreichen physiologischen Eigenschaften. Auch innerhalb der Arten zeigen sich physiologische Unterschiede.* Die Unterschiede betreffen: Wachstumsraten bei verschiedenen Temperaturen und Lichtintensitäten, maximale Wachstumsraten, Temperaturoptima in zuckerhaltigen Lösungen, Temperaturmaxima, Temperaturminima, Wachstums-

abnehmen bei Verdünnung der Nährlösungen, Wachstumsraten bei Zuckerzugabe, Bedarf an organischen Stoffen für das Dunkelwachstum, Blütenbildung.

3. *Die physiologischen Unterschiede sind im allgemeinen bedeutend größer zwischen Arten als innerhalb einer Art.* Nur die Stämme von *Lemna cyclostasa* haben ganz wenige gemeinsame physiologische Merkmale, die für die Art charakteristisch sind. Bei andern Arten gibt es Stämme, die aus geographisch und klimatisch sehr verschiedenen Gegenden stammen und sich physiologisch gleich verhalten (z. B. *Lemna minor* II-Stämme aus Kalifornien, Washington und Europa).
4. *Verschiedene Arten reagieren verschieden auf Veränderungen der Konzentration der Nährlösung* (Tabelle 7, Abbildung 12).
5. *Bei Kulturen, die bei niederer Lichtintensität wachsen, wird das Wachstum durch die Kohlenhydratbildung begrenzt.* Die Lemnaeen können durch die Gliedunterseite Zucker aus der Nährlösung aufnehmen. Bei niederer Lichtintensität wurde die Wachstumsrate durch Zucker erhöht (Abbildung 18). Die Erhöhung der Wachstumsrate entsprach der Wachstumsrate im Dunkeln unter gleichen Bedingungen. Bei höheren Lichtintensitäten nahm die Wirkung von Zuckerzugaben ab und verschwand in der Nähe der Lichtsättigungsgrenze ganz.
6. *Mit zunehmender Lichtintensität vergrößert sich die Wachstumsrate logarithmisch abnehmend.* Die maximale Wachstumsrate wurde bei 24° und kontinuierlicher Belichtung je nach Stamm bei 2000 bis über 9000 Lux erreicht. Bei tiefen Temperaturen lag die Lichtsättigungsgrenze tiefer als bei hohen.
7. *Bei niederen Lichtintensitäten nimmt die Wachstumsrate linear mit der Dauer der täglichen Belichtung zu* (Abbildung 14).
8. *Bei maximalem Wachstum wird je nach Rasse oder Art die Gliederzahl in 25 Stunden bis 6 Tagen verdoppelt* (Tabelle 9). Submerse Arten (*Lemna trisulca*, *Wolffiella*-Arten) erreichten keine hohen maximalen Wachstumsraten.
9. *Die Temperaturoptima liegen in unseren Versuchen in Nährlösungen ohne Zucker zwischen 20° und 30° (wohl um etwa 26°).* Unterschiede zwischen Arten und Stämmen konnten nicht festgestellt werden. In Nährlösungen mit Zucker schwanken die Optima je nach Art und Stamm zwischen 23° und 32°.
10. *Die Maximaltemperaturen liegen je nach Stamm zwischen 26° und 37°* (Tabelle 20).
11. *Die Minimaltemperaturen liegen je nach Stamm zwischen weniger als 4° und etwa 18°* (Tabelle 19).

12. Für das Wachstum im Dunkeln muß der Nährlösung 1 % Zucker zugegeben werden. Verschiedene Stämme brauchten daneben noch eine organische Stickstoffquelle (Caseinhydrolysat) und gewisse Vitamine (Hefenextrakt). Die Wachstumsrate erreichte im Dunkeln $\frac{1}{7}$ bis $\frac{1}{2}$ der Rate an der Lichtsättigungsgrenze (Tabelle 12).
13. *Lemna gibba*, *L. minor* I und *L. perpusilla* blühten unter bestimmten Lichtbedingungen und bei hohen Temperaturen in Kultur. Einzelne Stämme von *L. gibba* und *L. perpusilla* bildeten auch Früchte.
14. Die geographische Verbreitung der Lemnaceen in Kalifornien ist festgehalten (Abbildungen 45 bis 53).
15. Die Lemnaceen besiedeln ganz ruhige Gewässer. In bewegten Gewässern können sie sich nur zwischen anderen Wasserpflanzen halten. Das pH der in Kalifornien von Lemnaceen besiedelten Gewässer schwankt zwischen 3,5 und 8,2; die Salzkonzentration dieser Gewässer betrug bis zu 0,05molar. Einzelne Arten (*Lemna gibba*, *L. minor* I) bevorzugen Gewässer mit hohen, andere (z. B. *Wolffia punctata*) Gewässer mit niederen Salzkonzentrationen.
16. Sechs Arten wurden in Kalifornien blühend getroffen. *Lemna gibba* und *L. minor* I blühen vor allem an unbeschatteten Orten, *L. cyclostasa* und *Wolffiella lingulata* meist im Halbschatten. *L. gibba* und *L. perpusilla* bilden häufig Früchte aus, die anderen Arten nur ganz selten.
17. Eine Reihe von Stämmen wurde auf ihre Überwinterungsfähigkeit im Klima von Zürich geprüft. Einheimische Stämme überlebten den Winter gut. Stämme aus frostfreien Gebieten überlebten den Winter zum Teil ebensogut, zum Teil mit geringerem Prozentsatz, und zum Teil gingen sie ganz zugrunde (Tabelle 28).
18. Die physiologischen und ökologischen Untersuchungen zeigten, daß bei Lemnaceen nur spärlich und wenig deutlich ökologische Rassen gebildet werden, im Unterschied zu bisher bekannten Beispielen anderer Blütenpflanzen (z. B. *Achillea*). Die meisten physiologischen Unterschiede zwischen den Stämmen haben wahrscheinlich keine ökologische Bedeutung. Die Rassen sind in der Mehrzahl wohl zufällig entstanden und geographisch isoliert worden.
19. Die geringe Rassenbildung bei Lemnaceen wird erklärt durch die starke morphologische Spezialisierung und das hohe Alter der Lemnaceen, durch die starke Reduktion aller Organe und durch die Unabhängigkeit der Lemnaceen-Vermehrung von der Blütenentwicklung. Das Fehlen von eigentlichen Populationen und die periodisch auftretenden Schwankungen der Gliederzahl in einem Gewässer haben klimatisch wenig anspruchsvolle Rassen zur Folge.

Summary

1. 60 strains of 4 genera and 12 species of Lemnaceae have been examined physiologically and ecologically. They were obtained from different climatic zones of America (mainly California) and Europe. The growth rate under different temperature and light intensity conditions was examined. Ecological notes taken over the course of a year in California supplemented the physiological experiments. Each species is characterised ecologically and physiologically at the end and the physiological and ecological results are compared.
2. Different species are separable on numerous physiological characters; within each species there are further particular distinctions for some of the strains. These include: Growth rates at different temperatures and light intensities, maximum growth rates, temperature optima in sugar solutions, temperature maxima and minima, reduction of growth by the dilution of the nutrient solution, growth rates on addition of sugar, organic substances required for growth in the dark, flower formation.
3. Physiological differences are generally larger between species than within species. *Lemna cyclostasa* is an exception as its strains have only a few common physiological characters that delimit the species. In other species there are strains coming from different places and climates which are physiologically similar (e. g. *L. minor* II strains from California, Washington and Europe).
4. Species react differently to changes in the concentration of nutrient solution (Table 7; Figure 12).
5. Carbohydrate production limits the growth of cultures growing under low light intensity conditions. Sugar which was added to the culture solution could be taken up through the lower parts of the plants. It increased the growth rate under low light (Figure 18). The increase was the same as the growth rate in darkness in solutions with sugar. At higher light intensity it fell off and disappeared near the region of light saturation.
6. With increasing light intensity the growth rate goes up and reaches asymptotically a maximal value. This maximal growth rate was attained at 24° between 2000 and well over 9000 Lux depending on the strain. At lower temperatures the region of light saturation was lower than at higher.
7. At low light intensities the growth rate becomes linear with the duration of light (Figure 14).
8. For each strain or species the maximum growth rate is between a doubling of the number of fronds in 6 days or in 25 hours

- (Table 9). Submerged species (*Lemna trisulca*, *Wolffiella* spp.) did not attain a high maximum growth rate.
9. *Temperature optima in sugar free nutrient solutions are between 20° and 30° (around 26°).* Differences could not be discerned between species and strains. When sugar was added to the nutrient solution the optimum temperatures increased to between 23° and 32° depending on species or strains.
 10. *The maximum temperature for each strain is between 26° and 37° (Table 20).*
 11. *The minimum temperature for each strain is between under 4° and about 18° (Table 19).*
 12. *For growth in the dark addition of sugar is necessary (1 % sucrose).* Several species and strains required the addition of organic nitrogen (casein hydrolysate) and certain vitamins (yeast extract). Growth rate in the dark was $\frac{1}{7}$ to $\frac{1}{2}$ that under conditions of light saturation.
 13. *Lemna gibba*, *L. minor* I and *L. perpusilla* flowered in culture under certain light conditions and at high temperature. Some strains of *L. gibba* and *L. perpusilla* also fruited.
 14. The geographical distribution of the *Lemnaceae* in California is mapped (Figures 45—53).
 15. *The Lemnaceae colonize still water.* In running and agitated water they can only remain between other water-plants. In California the pH of water supporting Lemnaceae is between 3.5 and 8.2. The concentration of these waters may reach 0.05 molar. Certain species (*Lemna gibba*, *L. minor* I) favoured high concentrations, others (*Wolffia punctata*) low concentrations.
 16. *6 species were found flowering in California.* *Lemna gibba* and *L. minor* I bloomed in unshaded places, *L. cyclostasa* and *Wolffiella lingulata* generally in semi shaded. *L. gibba* and *L. perpusilla* frequently formed fruits, the other species seldom.
 17. A number of strains were examined for their ability to overwinter in Zürich. Indigenous strains survived the winter well (1 to 10 % surviving fronds). Strains from frost free areas overwintered equally as well or with greater mortality, in some cases they succumbed (Table 28).
 18. Physiological and ecological experiments showed that *few ecological races were present within the Lemnaceae*, in contrast to other flowering plants (e. g. *Achillea*). Most of the physiological differences between the strains seem unlikely to have any ecological importance. The strains seem to have appeared by chance, their isolation is principally geographical.

19. The small number of races in *Lemnaceae* is explained by their obvious morphological specialisation and antiquity, their reduction of all organs and their independence of flowering for reproduction. The absence of distinct populations and the periodic fluctuations in numbers of fronds on water have resulted in few exacting races.

Literaturverzeichnis

- Arber, A., 1919. On the vegetative morphology of *Pistia* and the *Lemnaceae*. Proc. Roy. Soc., **91**, 96—103.
- Ashby, E., 1929 a. The interaction of factors in the growth of *Lemna*. III. The inter-relationship of duration and intensity of light. Ann. Bot., **43**, 333—354.
- 1929 b. IV. The influence of minute quantities of organic matter upon growth and reproduction. Ann. Bot., **43**, 805—816.
- und Oxley, T. A., 1935. VI. An analysis of the influence of light intensity and temperature on the assimilation rate and the rate of frond multiplication. Ann. Bot., **49**, 309—336.
- und Wangermann, Elisabeth, 1951. Study in the morphogenesis of leaves. VII. Correlative effects of fronds in *Lemna minor*. New Phytol., **50**, 200—209.
- Bell, W. A., 1949. Uppermost cretaceous and paleocene floras of Western Alberta. Canada Department of Mines and Resources. Geological Survey Bull., **13**, 1—229.
- Bierhuizen, J. F., 1954. Observations on potassium deficiency in *Lemna minor* L. Mededelingen van de Landbouwhogeschool te Wageningen, **54**, 311—319.
- Bitcover, E. H., und Sieling, D. H., 1951. Effect of various factors on the utilization of nitrogen and iron by *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. Plant Physiology, **26**, 290—303.
- Blackman, G. E., und Robertson-Cunninghame, R. C., 1954. Interactions in the physiological effects of growth substances on plant development. Journ. Exp. Bot., **4**, 184—203.
- Bottomley, W. B., 1912. Some effect of organic growth promoting substances (auximones) on the growth of *Lemna minor* in mineral culture solutions. Proc. Roy. Soc., London B, **89**, 481—507.
- 1920. The growth of *Lemna* plants in mineral solution and in their natural medium. Ann. Bot., **34**, 345—366.
- Bristol-Roach, B. M., 1928. On the influence of light and glucose on the growth of a soil *alga*. Ann. Bot., **42**, 317—345.
- Brooks, J. S., 1940. The cytology and morphology of the *Lemnaceae*. Thesis, Cornell University.
- Burlew, J. S., 1953. Algal culture. Carnegie Inst. Wash. Pub., **600**, Washington DC, 357 S.
- Clark, N. A., 1925. The rate of reproduction of *Lemna major* as a function of intensity and duration of light. Jour. Phys. Chem., **29**, 935—941.
- 1926. Plant growth promoting substances, hydrogen-ion concentration, and the reproduction of *Lemna*. Plant Physiology, **1**, 273—279.
- und Frähm, E. E., 1940. Influence of auxins on reproduction of *Lemna major*. Plant Physiology, **15**, 735—741.
- Thomas, B. A., und Frähm, E. E., 1938. The formation of Vitamins A, B and C in *Lemna* grown in the absence of organic matter. Iowa State Coll. Jour. Sci., **13**, 9—16.

- Clausen, J., Keck, D. D., und Hiesey, Wm. M., 1940. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western North American plants. Carnegie Inst. Wash. Pub., **520**, 452 S.
- — — 1948. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. Carnegie Inst. Wash. Pub., **581**, 129 S.
- Davis, E. A., Dedrick, J., French, C. S., Milner, H. W., Myers, J., Smith, J. H. C., und Spoehr, H. A., 1953. Laboratory experiments on *Chlorella* culture. In Burlew, 1953.
- DeCapite, L., 1955. Action of light and temperature on growth of plant tissue cultures in vitro. Am. Jour. Bot., **42**, 869—873.
- Deuber, C. G., 1926. Potassium ferrocyanide and ferric ferrocyanide as sources of iron for plants. Soil Sci., **21**, 23—26.
- Edmondson, Yvette H., und Thimann, K. V., 1950. The biogenesis of the anthocyanins. II. Evidence for the mediation of copper in anthocyanin synthesis. Arch. Biochem., **25**, 79—90.
- Engler, A., 1889. Lemnaceen. Engler-Prantls Natürliche Pflanzenfamilien, II, **3**, 154.
- Fly, C. L., 1935. Organic iron and hydrogen-ion concentration as associated factors affecting the rate of reproduction of *Lemna major*. Oklahoma Acad. Sci. Proc., **15**, 77—80.
- Frahm, E. E., 1938. Plant promoting substances on vitamin content and reproduction of *Lemna*. Iowa State Coll. Jour. Sci., **13**, 63—66.
- Gillman, H., 1881. *Lemna polyrrhiza* again discovered in flower on Detroit River. Amer. Naturalist, **15**, 896—897.
- Goebel, K., 1921. Zur Organographie der Lemnaceen. Flora, **114**, 278—305.
- Gorham, P. R., 1941. Measurements of the response of *Lemna* to growth promoting substances. Am. Jour. Bot., **28**, 98—101.
- 1945. Growth factor studies with *Spirodela polyrrhiza* (L.). Schleid. Am. Jour. Bot., **32**, 496—505.
- 1950. Heterotrophic nutrition of seed plants with particular reference to *Lemna minor* L. Canada Jour. Research C, **28**, 356.
- Hegelmaier, F., 1868. Die Lemnaceen, eine monographische Untersuchung. Leipzig, 169 S.
- Hicks, L. E., 1932 a. Flower production in *Lemnaceae*. Ohio Jour. Sci., **32**, 115—132.
- 1932 b. Ranges of pH tolerance of the *Lemnaceae*. Ohio Jour. Sci., **32**, 237—244.
- 1934. Interaction of factors in the growth of *Lemna*. V. Some preliminary observations upon the interaction of temperature and light on the growth of *Lemna*. Ann. Bot., **48**, 515—523.
- Hiesey, Wm. M., 1953 a. Growth and development of species and hybrids of *Poa* under controlled temperatures. Am. Jour. Bot., **40**, 205—221.
- 1953 b. Comparative growth between and within climatic races of *Achillea* under controlled conditions. Evolution, **VII**, 297—316.
- Hillman, W. S., 1955. The action of Benzimidazole on *Lemna minor*. Plant Physiology, **30**, 535—542.
- Hopkins, E. F., 1931. Manganese and the growth of *Lemna minor*. Science, **74**, 551—552.
- Hutner, S. H., 1953. Comparative physiology of heterotrophic growth. In Loomis, W. E., Growth and differentiation in plants. Iowa State Coll. Press, 417—446.
- Provasoli, L., Schatz, A., und Haskins, C. P., 1950. Some approaches to the study of the role of metals in the metabolism of microorganisms. Proc. Am. Phil. Soc., **94**, 152—170.
- Jacobs, D. L., 1947. An ecological life history of *Spirodela polyrrhiza* (greater duckweed) with emphasis on the turion phase. Ecol. Monographs, **17**, 437—469.

- Kandeler, R., 1955. Über die Blütenbildung bei *Lemna gibba* L. I. Kulturbedingungen und Tageslängenabhängigkeit. Zeitschrift f. Botanik, **43**, 61—71.
- 1956. II. Das Wirkungsspektrum von blühförderndem Schwachlicht. Zeitschrift f. Botanik, **44**, 153—174.
- Kern, H., 1957. Untersuchungen über die Umgrenzung der Arten in der Ascomycetengattung *Leucostoma*. Phytopathologische Zeitschrift, **28**, im Druck.
- Koch, W., 1952. Zur Flora der oberitalienischen Reisfelder. Ber. Schweiz. Bot. Ges., **62**, 628—663.
- Lawalrée, A., 1945. La position systématique des Lemnacees et leur classification. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique, **77**, 27—38.
- Lindemann, W., 1951. The influence of phosphate on the photosynthesis of *Lemna minor*. Proc. Kon. Acad. v. Wetensch. C., **54**, 287—295.
- Linder, A., 1953. Planen und Auswerten von Versuchen. Birkhäuser, Basel/Stuttgart, 182 S.
- Ludwig, F., 1909. Lemnaceen. In Kirchner, O., Loew, E., und Schroeter, C. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, **1**, 57—80.
- Luther, H., 1951. Verbreitung höherer Wasserpflanzen im brackisch Wasser Finnlands. Acta Bot. Fennica, **50**, 1—370.
- McHargue, J. S., und Colfue, R. K., 1932. Manganese essential for growth of *Lemna major*. Plant Physiology, **7**, 697—703.
- Maheshwari, S. C., 1956. The endosperm and embryo of *Lemna* and systematic position of the *Lemnaceae*. Phytomorphology, **6**, 51—55.
- Marie-Victorin, Frère, 1931. Les spadiceflores du Québec (Aracées, Lemnacees). Contrib. Lab. Bot. Univ. Montreal, **19**, 1—60.
- Myers, J., 1953. Growth characteristics of *Algae* in relation to the problems of mass culture. In Burlew, 1953, S. 44.
- Olsen, C., 1930. On the influence of humus substances on the growth of green plants in water culture. Compt. Rend. Trav. Lab. Carlsberg, **18**, 1—16.
- Pirson, A., und Göllner, Elisabeth, 1953. Zellphysiologische Untersuchungen an der *Lemnawurzel* bei verminderter Nitrat- und Phosphatversorgung. Zeitschrift f. Botanik, **41**, 147—176.
- — 1954. Beobachtungen zur Entwicklungsphysiologie der *Lemna minor* L. Flora, **140**, 485—498.
- und Seidel, F., 1950. Zell- und stoffwechselphysiologische Untersuchungen an der Wurzel von *Lemna minor* L. unter besonderer Berücksichtigung von Kalium- und Kalziummangel. Planta, **38**, 431—473.
- Rao, C. B., 1953. On the distribution of *Algae* in a group of six small ponds. Jour. Ecol., **41**, 62—71.
- Saeger, A., 1925. The growth of duckweeds in mineral nutrient solutions with and without organic extracts. Jour. Gen. Physiol., **7**, 517—526.
- 1929. The flowering of the *Lemnaceae*. Bull. Torrey Bot. Club, **56**, 351—358.
- 1933. Manganese and the growth of *Lemnaceae*. Am. Jour. Bot., **20**, 234—245.
- 1937. The concentration of copper in nutrient solutions for *Spirodela polyrrhiza*. Am. Jour. Bot., **24**, 640—643.
- Sewig, R., 1938. Handbuch der Lichttechnik, S. 79. Berlin.
- Sieling, D. H., 1937. The influence of the phosphate-calcium ratio and of humates on chlorosis in *Lemna*. Iowa State Coll. Jour. Sci., **12**, 151—154.
- Steinberg, R. A., 1941. Use of *Lemna* for nutrient studies on green plants. Jour. Agr. Res., **62**, 423—430.
- 1946. Mineral requirements of *Lemna minor*. Plant Physiology, **21**, 42—48.
- Thimann K. V., und Edmondson, Yvette H., 1949. The biogenesis of the anthocyanins. I. General nutritional conditions leading to anthocyanin formation. Arch. Biochem., **22**, 33—53.
- — 1951. III. The role of sugars in anthocyanin formation. Arch. Biochem., **34**, 305—323.

- Thompson, C. H., 1898. A revision of the American *Lemnaceae* occurring north of Mexico. Ann. Rep. Miss. Bot. Gard., **IX**, 21—42.
- Turesson, G., 1922. The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, **3**, 211—350.
- Wangermann, Elisabeth, 1952. Studies in the morphogenesis of leaves. VIII. A note on the effects of length of day and of removing daughter fronds on ageing of *Lemna minor*. New Phytol., **51**, 355—358.
- und Ashby, E., 1951 VII. Effects of light intensity and temperature on the cycle of ageing and rejuvenation in the vegetative history of *Lemna minor*. New Phytol., **50**, 186—209.
- und Lacey, H. J., 1952. Some effects of ultra-violet radiation on *Lemna minor*. Nature, **170**, 126—127.
- — 1953. IX. Experiments on *Lemna minor* with adenine, triiodobenzoic acid and ultra-violet radiation. New Phytol., **52**, 298—312.
- Ward, R. D. C., Brooks, C. F., und Connor, A. J., 1938. The climates of North America. Bornträger, Berlin, 424 S.
- Went, F. W., 1950. The Earhart Plant Research Laboratory. Chronica Botanica, **12**, 93—107.
- 1954. Physical factors affecting growth. In J. Boell, Dynamics of growth processes. Princeton, 130—147.
- White, H. L., 1936 a. The interaction of factors in the growth of *Lemna*. VII. The effect of potassium on growth and multiplication. Ann. Bot., **50**, 175—196.
- 1936 b. VIII. The effect of nitrogen on growth and multiplication. Ann. Bot., **50**, 403—417.
- 1936 c. IX. Further observation on the effect of light intensity on growth and multiplication. Ann. Bot., **50**, 827—848.
- 1937 a. XI. Nitrogen and light intensity in relation to growth and assimilation. Ann. Bot., **1**, 623—648.
- 1937 b. XII. Nitrogen and light intensity in relation to root length. Ann. Bot., **1**, 649—654.
- 1938. XIII. Potassium and light intensity in relation to root length. Ann. Bot., **2**, 911—917.
- 1939. XIV. Potassium and light intensity in relation to growth and assimilation. Ann. Bot., **3**, 619—648.
- und Tempelmann, W. G., 1937. X. Nitrogen and light intensity in relation to respiration. Ann. Bot., **1**, 191—204.
- Wolfe, H. S., 1926. The auximon question. Bot. Gazette, **81**, 228—231.