

## ZUR OLIGOTROPHIE DES SKADAR (SKUTARI)-SEES

von

**Siniša Stanković**, Beograd.

In demselben Heft dieser Zeitschrift veröffentlicht G e s s n e r (1934) eine beachtenswerte Mitteilung über die produktionsbiologischen Verhältnisse des Skadarsees, eines der größten stehenden Karstgewässer der Balkanhalbinsel. Auf Grund seiner chemischen und Planktonuntersuchungen, die er gelegentlich einer Exkursion nach dem Skadargebiet während des VII. Limnologenkongresses 1934 in Jugoslavien ausführte, weist G e s s n e r darauf hin, daß der Skadarsee in produktionsbiologischer Hinsicht ganz eigenartige Verhältnisse bietet. Obwohl es seiner Lage und der Morphologie seines Beckens nach kaum zu erwarten wäre, erwies sich der See als oligotroph. Seine Oligotrophie ist durch die chemische Zusammensetzung des Wassers (P-, N-, Fe- und Si-Armut) sowie auch durch die niedrige Phytoplanktonproduktion gekennzeichnet. Die Oligotrophie des Skadarsees deutet G e s s n e r als Folge einer primären Nährstoffarmut (betreffend hauptsächlich P und N); da ähnliche Fälle der oligotrophen Seen mit primärer Nährstoffarmut nach G e s s n e r am seltensten zu finden sind, stellt der Skadarsee ein interessantes Beispiel dar, das weiteren Untersuchungen wert wäre. Doch weist der Skadarsee auch andere eigenartige produktionsbiologische Besonderheiten auf. „Sind also die produktionsbiologischen Verhältnisse des Skadarsess schon an und für sich dadurch interessant, daß sie weder mit der Lage noch der Morphologie dieses Seebeckens übereinstimmen, so werden sie geradezu zum Rätsel, wenn man die Fischproduktion dieses Gewässers heranzieht“. (G e s s n e r). Der relativ hohe jährliche Fischertrag des Sees, nach einer im Jahre 1918 von E. D o l j a n zusammengestellten Statistik errechnet (etwa 15 bis 30 kg pro Ha), steht in keinem Einklang mit der Oligotrophie des Sees, und G e s s n e r hebt das auffällige Mißverhältnis zwischen Plankton- und Fischproduktion, zwischen Oligotrophie und relativ hohen

Fischertrag des Sees hervor. Es liegt darin ein wichtiges produktionsbiologisches Problem, „welches eine weitere Erforschung als dringend erwünscht erscheinen läßt“. Gessner gibt der Hoffnung Ausdruck, daß quantitative Untersuchungen über die Bodentierwelt des Sees das meiste zur Lösung dieses Problems beitragen werden.

Die interessante Mitteilung Gessner's, die auch gewisse wichtige regional-limnologische Fragen des Karstes berührt, gibt mir die Anregung, meine Erfahrungen über die limnologischen Eigentümlichkeiten des Skadarsees hier kurz mitzuteilen, um eine erschöpfendere Charakterisierung dieses interessanten Sees zu gestatten. Es sei gleich betont, daß es sich hier eigentlich um die viel allgemeinere regionale Probleme der Karstlimnologie handelt. Die Karstseen, wohl auch andere Karstgewässer des Mittelmeergebietes, stellen ganz auffallende regionale Erscheinungen dar, die von den Gewässern gemäßigter und tropischer Gebiete sowohl klimatisch als auch erd- und bodenkundlich stark abweichen. Die Entstehung und die Morphologie des Beckens der Karstseen, ihre Hydrographie und ihr Wasserhaushalt sind gewiss als spezifische Karsterscheinungen zu betrachten, die, zusammen mit dem Klima und der Breitenlage, den Stoffwechsel dieser Seen bedingen. Der ganze Stoffkreislauf und sein Mechanismus in diesen Seen steht unter einem anderen Faktorenkomplex, als es in den Seen der gemäßigten Breiten der Fall ist. Die produktionsbestimmenden Faktoren und ihre Haushaltart der meist stark astatischen Karstseen bieten ein ganz anderes Bild als in den limnologisch gut untersuchten Gebieten Mittel- und Nordeuropas. Es sei hier nur auf die Temperatur-, Licht- und der Nährstoffhaushalt hingewiesen. Deswegen lassen sich gewisse, an den mehr oder weniger harmonischen Seen gemäßigter Breiten ausgearbeitete typologische Begriffe nicht ohne weiteres auf die Karstseen anwenden; zum mindesten reichen sie gar nicht aus, um diese Seen limnologisch genau zu charakterisieren. Dazu noch, stellen die Karstseen zur Zeit ein limnologisch fast unberührtes Gebiet dar. Die bisherigen Untersuchungen der Karstgewässer beziehen sich vorwiegend auf die Fragen der reinen Hydrographie. Deswegen harrt die limnische Typologie der Karstgebiete, wohl auch jene der ganzen Mittelmeerregion, noch ihres Ausbaues.

Der Skadarsee stellt einen typischen Karstsee dar, dessen produktionsbiologische Merkmale, noch fast unbekannt, nur

regional zu verstehen sind. Sein Studium hebt u. a. drei folgende Fragen auf:

1. Läßt sich die Disharmonie der erwähnten Teilproduktionen (Plankton- und Fischproduktion) dieses Sees auch in der Produktion der Bodenfauna beobachten?

2. Ist die Oligotrophie, sowie das Mißverhältnis der Teilproduktionen des Skadarsees eine Ausnahme oder stellen sie eine regionale Erscheinung dar?

3. Ist die beobachtete Oligotrophie des Skadarsees als primäre oder als eine Folge der die Produktion hemmenden Faktoren im Sinne der Alkalitrophie (N a u m a n n) zu deuten?

Im Folgenden möchte ich die oben gestellten Fragen zu beantworten versuchen, soweit es die bisherigen äußerst spärlichen Kenntnisse über die Karstlimnologie gestatten.

### Der Boden des Skadarsees und seine Besiedelung.

Während des Sommers 1928 (September) hatte ich Gelegenheit, die Bodenfauna des Skadarsees quantitativ zu untersuchen. Es wurde dabei ein Bodengreifer nach B i r g e - E k m a n (225 cm<sup>2</sup> Fangfläche) verwendet und insgesamt 48 Bodenproben an verschiedenen Punkten (hauptsächlich im nördlichen und im mittleren Teile) des Sees genommen. Die Durchmusterung der Proben ergab folgendes Resultat (s. Tabelle):

Zahl der Proben	Tiefenzone	Chironomidenlarven		Oligochäten		Gasteropoden		Übrige		Gesamt	
		Zahl Ind./m <sup>2</sup>	Gewicht mg./m <sup>2</sup>	Zahl Ind./m <sup>2</sup>	Gewicht (ohne Gasteropoden) mg./m <sup>2</sup>						
		14	0-2m	759	1269	879	1279	—	—	31	40
15	2-4m	133	106	386	844	164	?	13	6	703	956
19	4-7m	164	138	284	608	524	?	20	10	972	756
48	Mittel	328	457	488	880	248	?	22	20	1086	1357

Es wird hier nicht näher in die qualitative Zusammensetzung der Bodenfauna eingegangen, da sie mehr tiergeographisches Interesse hat. Regional-limnologisch scheint besonders das von Z a v ř e l (1932) studierte Chironomidenmaterial dieser Proben interessant zu sein. Z a v ř e l fand in diesem Material, neben einigen anderen Formen (*Chironomus ignotus*, *Cryptochironomus defectus*,

*Polypedilum*-Arten, *Clinotanypus* und *Tanitarsus* — „Attersee“), zwei *Microchironomus*-Arten, *conjugens* und *laccophilus*, die auch in mehreren anderen Balkanseen (Ohrid, Prespa, Dojran) vorkommen. Nach Zavřel scheint „die Verbreitung beider *Microchironomus*-Arten in den Balkanseen mit ihrem Trophiegrade parallel zu gehen“. So überwiegt die Art *laccophilus* in dem stark eutrophen Dojransee entschieden; dagegen tritt sie in dem oligotrophen Ohrid- und Prespasee ganz zurück, während die zweite Art, *conjugens* stark überhand nimmt. Auch im Skadarsee überwiegt die Art *conjugens* und stellt hier die leitende Chironomidenform vor (nach Zavřel in 63,8% aller Fänge vertreten). Ob diese *Microchironomus*-Arten für die typologische Kennzeichnung der balkanischen Seen wirklich ausgewertet sein können, bleibt z. Z. noch dahingestellt; es ist immerhin hervorzuheben, daß die für den oligotrophen Ohrid- und Prespasee charakteristische Art, *conjugens*, die leitende Chironomidenform des Skadarsee darstellt.

Neben den Chironomiden, Oligochäten und Gasteropoden, umfaßt der als „Übrige“ bezeichneter Teil der Bodenfauna noch die in den Proben mehr vereinzelt vertretenen Acarinen, Hemipteren, Trichopterenlarven, Hirudieen, Lamellibranchiaten (*Dreissensia* und *Pisidium*), Nematoden und Mysideen (*Diamysis*). Merkwürdigerweise fehlen in den Proben die Amphipoden und die Isopoden vollkommen, die aber in der litoralen Pflanzenzone beobachtet wurden. Leider war es fast unmöglich in dieser Zone quantitativ zu arbeiten.

Was die quantitative Verteilung der Bodentierwelt betrifft, so ist aus der obigen Tabelle Folgendes zu entnehmen:

In allen Tiefenzonen des sonst sehr seichten Sees überwiegen die Oligochäten, sowohl betreffs der Zahl der Individuen als auch des Gewichtes. Die Chironomidenlarven nehmen die zweite Stelle ein, obwohl sie in den obersten Zonen den Oligochäten nicht nachstehen. Die Gasteropoden und besonders die Vetreter der anderen Gruppen treten stark zurück, hauptsächlich in Bezug auf die Zahl der Individuen.

In vertikaler Hinsicht, stellt die oberste (0—2 m) Zone entschieden die am reichsten besiedelte Zone dar, mit durchschnittlich 1669 Ind/m<sup>2</sup> und mehr als 2,5 gr/m<sup>2</sup> (ohne Gasteropoden). Diese Werte sind wohl als Mindestwerte anzusehen, da die Proben aus der seichten Litoralzone hauptsächlich von den pflanzenfreien Stellen stammen. Die Unmöglichkeit, die Proben zwischen den

Wasserpflanzen sowie auch am groben Geröll- und Steinboden zu nehmen, erklärt die scheinbare Abwesenheit der Gasteropoden und der *Dreissensia* in dieser Zone, da diese Tiere sowohl zwischen den Wasserpflanzen als auch an den Litoralsteinen regelmäßig beobachtet wurden. Dasgleiche gilt für die Amphipoden und die Isopoden, die vorwiegend in der litoralen Vegetationszone vorzukommen scheinen.

Die ganze übrige, ungeheuer große Bodenfläche der tieferen Zonen (2—7 m) ist viel dünner besiedelt, mit weniger als 1000 Ind/m<sup>2</sup>, bzw. weniger als 1 gr/m<sup>2</sup>. Eine etwas größere Zahl der Ind/m<sup>2</sup> in der tiefsten Zone (4—7 m; 972 gegenüber den 703 der 2—4 m Zone) kommt von den Gasteropoden, die in dieser Zone besonders zahlreich vorkommen (524 Ind/m<sup>2</sup>).

In horizontaler Hinsicht, ist die Bodenfauna der tieferen Zonen (2—7 m) ziemlich gleichmäßig verteilt. Lokale Verschiedenheiten in der Verteilung der Bodenfauna lassen sich nur in der seichten litoralen Zone beobachten. Abgesehen von den oben erwähnten, nicht näher untersuchten Stellen, zeigen die Proben aus dem nord-östlichen sehr seichten Teile dieser Zone viel höhere Zahlen, besonders an den Punkten nahe der Mündungen der Morača (bei Insel Vranjina) zeigen 3063 bis 4470 Ind/m<sup>2</sup>, bzw. 4,884 bis 8,658 gr/m<sup>2</sup> (hauptsächlich Chironomidenlarven). Ähnliche Zahlen sind auch in den Proben vor der Mündung der Plavnica zu beobachten. Dieser ganze nord-östliche Teil des Sees hat ein flaches und im Winter regelmäßig überschwemmtes Ufer, das sich in die große Zeta-Ebene erstreckt. Der westliche Teil der Litoralzone des Sees, dessen Ufer vorwiegend felsig ist, weist dagegen eine bei weitem spärlichere Besiedelung auf, deren Zahlen oft unter den Mittelwerten (s. Tabelle) liegen.

Aus den mittleren Besiedelungswerten aller Tiefenzonen (s. Tabelle), die kaum 1000 Ind/m<sup>2</sup>, bzw. 1,3 gr/m<sup>2</sup> übersteigen, geht klar hervor, daß der Boden des Skadarsees, und zwar im Sommer, relativ dünn besiedelt ist. Noch kleinere Werte hat Rössler (1931), gelegentlich einer im Jahre 1931 ausgeführten fische-reichen Untersuchung des Sees, gefunden (239 bis 691 Ind/m<sup>2</sup>; Juni).

Gewiß sind die gefundenen Mittelwerte nur mit Vorbehalt zu nehmen, da sie sich zuerst nur auf eine beschränkte Jahresperiode beziehen. Außerdem wurden ganz beträchtliche Bodenflächen, besonders im nord-westlichen und nördlichen seichten

Teile des Sees, die mit überaus üppiger Wasservegetation bewachsen sind (s. Fig. 1), aus technischen Gründen nicht näher untersucht. Der dichte und stellenweise relativ breite Vegetationsgürtel umfaßt besonders die Mündungen der Zuflüsse; auch die am südwestlichen Ufer gelegenen Buchten sind mit Vegetation bewachsen. Besonders stark ausgebildet sind die meist zonenmäßig verteilten Bestände von Wasserrosen (*Nymphaea*, *Nuphar*) und *Trapa natans*. Seewärts folgt die Zone der untergetauchten Pflanzen mit folgenden, gelegentlich beobachteten Arten: *Potamogeton fluitans*, *perfoliatus*, *crispus* und *natans*; *Ceratophyllum demersum*,

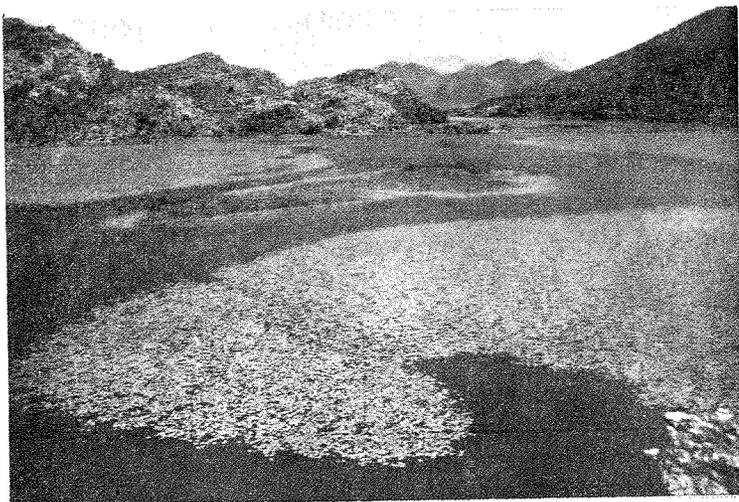


Fig. 1. Litorale Vegetationsbestände im nördlichen Teile des Skadarsees.

*Myriophyllum verticillatum* u. a. Inwieweit diese Pflanzenzone mit Tieren besiedelt ist, entzieht sich meiner Kenntnis; immerhin dürfte dieser wichtige Teil des Litorals eine sowohl quantitativ wie qualitativ (u. a. Amphipoden, Isopoden, Insektenlarven; *Dreissensia* und Gasteropoden) reichere Fauna beherbergen.

Mit diesen Einschränkungen läßt sich die Bodentierwelt des Skadarsees als quantitativ arm bezeichnen; die ermittelten Werte zeigen offenbar, daß die Besiedlungsdichte des Bodens sich innerhalb der üblichen Grenzen der Oligotrophie hält. Das gewonnene Bild der tierischen Bodenbesiedelung scheint also in gutem Einklang mit der beobachteten Nährstoffarmut des Wassers und mit der geringen Phytoplanktonproduktion zu stehen.

Ebenswohl scheint dieses Bild sich in Einklang mit der Natur der Bodenablagerungen bringen zu lassen.

Die rezenten Sedimente des Skadarsees, — wohl auch jene anderer Balkanseen, — sind bisher nicht näher untersucht. Eine kurze Zusammenfassung meiner flüchtigen diesbezüglichen Beobachtungen scheint für das Verständnis der Bodenbesiedelung nicht ohne Interesse zu sein.

Obwohl der Skadarsee keine Tiefenregion zeigt, lassen sich die pelagischen Ablagerungen von den litoralen gut scheiden. Diese letzteren kenne ich besonders aus dem nördlichen Teile des Sees, mit flachen und teilweise sogar während der Trockenzeit versumpften Ufern, wo mehrere z. T. stärkere Zuflüsse (Rijeka, Morača, Plavnica) münden. Die Untersuchung mehrerer Bodenproben zeigt, daß die litoralen Ablagerungen dieses Seeteiles vorwiegend aus minerogenen Komponenten (gröbere oder feinere Sandpartikelchen) bestehen. Natürlich handelt es sich hier um die, die Tiefe von 15 cm nicht übertretenden Oberflächenschichten. Zwischen den organogenen Komponenten, deren Beimischung lokal relativ beträchtlich sein kann, überwiegen die gröberen Pflanzenfragmente. Planktogene Bestandteile sind so gut wie gar nicht vorhanden. So zeigt der reichliche Siebrest mehrerer Proben nahe der Mündung des Morača-Flusses folgende organogene Elemente: sehr viele grobe Laubfragmente der Landpflanzen (*Quercus pubescens*, *Fagus*, *Salix*); Fragmente von *Potamogeton*, *Ceratophyllum*, *Trapa* und Moosen; grober Pflanzendetritus (allochthoner und litorigener Herkunft). Kottballen sind sehr selten; ausserdem sind Reste von Diatomeen (*Melosira*, *Navicula*, *Amphora*, *Epithemia*, *Cymbella*, *Pleurosygma* u. a.) in den Proben sehr spärlich vertreten.

Auch die pelagischen Ablagerungen sind durch eine ganz überwiegende Masse von minerogenem Material gekennzeichnet, das vorwiegend aus feinen und sehr feinen Partikelchen (Ton- und Staubgröße?) besteht. Durch ihr hellgraues Aussehen und feste, tonartige Konsistenz in lufttrockenem Zustande, machen diese Ablagerungen auf den ersten Blick den Eindruck von fast reinem Ton. Mikroskopisch zeichnen sie sich durch große Armut an organogenen Komponenten aus. Neben der relativ reichlicheren Beimischung von litorigenem (manchmal auch allochthonem Pflanzendetritus, beobachtet man ganz spärliche Mengen von amorphem Detritus, dann ebensowohl ganz geringe Reste von Diatomeen-

schalen (*Navicula*, *Pinnularia*, *Melosira*, *Cyclotella*). Von zoogenen Komponenten kommen nur seltene Reste von Ostrakodenschalen zum Vorschein. Kotballen sind etwas zahlreicher vorhanden als in den litoralen Ablagerungen. Die sehr kleinen Mengen von organogenem Material verleihen kaum den pelagischen Ablagerungen des Skadarsees das Aussehen des eigentlichen limnischen Faulschlammes.

Die Armut der Bodenblagerungen des Skadarsees an organischen Stoffen tritt noch mehr zum Vorschein, wenn man ihre chemische Zusammensetzung untersucht. H. Dr. S. Nikolić, Beograd, hatte die Liebenswürdigkeit, eine pelagische Sedimentprobe aus dem Skadarsee (Tiefe 7 m) nach organischer Substanz-, CaO- und Fe-Gehalt zu untersuchen. Er fand dabei (in %):

Organische Substanz	
(als Humus berechnet)	2,71
CO <sub>3</sub>	11,00
Fe	2,64

Die pelagischen Sedimente des Skadarsees sind also relativ sehr arm an organischer Substanz, jedenfalls ebenso arm als die Tiefensedimente des Bodensees (Hummel, 1923) oder jene des Plattensees (Emszt, 1911). Auffallend ist die Tatsache, daß auch die litoralen Ablagerungen des Skadarsees durchschnittlich noch kleineren Gehalt an organischer Substanz aufzuweisen scheinen. Carikov (1930) hat gelegentlich seiner bodenkundlichen Untersuchungen im Skadargebiete mehrere litorale Bodenproben des Sees chemisch untersucht. Ich führe hier seine, für uns wertvollen Befunde an (alle Proben stammen aus den verschiedenen Punkten des nordöstlichen litoralen Teile des Sees).

Aus den obigen Zahlen ist leicht zu entnehmen, daß — abgesehen von den zwei letzten Probennummern mit ungewöhnlich hohem Gehalt an Humus (Azonaler Torfboden in der Bucht von Hum), — der Gehalt der litoralen Sedimente anorganischen Stoffen niedrig ist; nur lokal (№ 3) kann dieser Gehalt etwas höher sein, nämlich in der Nähe der Plavnica-Mündung. Gerade an diesen Punkten zeigt die Besiedelungsdichte der Bodenfauna höhere Werte (s. Tabelle, S.71). Übrigens sind die obigen Analysen noch in einer anderen Hinsicht vom Interesse. Der Gehalt aller untersuchten Ablagerungen des Skadarsees an kohlensaurem Kalk (nach dem CO<sub>2</sub>-Gehalt berechnet) ist relativ groß sowohl in den litoralen als auch in der pelagischen Region. Der Gehalt an CO<sub>2</sub>

Station und Tiefe der Bodenschichten	H <sub>2</sub> O hydr.	Hu-mus	N	P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O	CO <sub>2</sub>	pH
№ 1							
0—50 cm	1,73	0,947	0,142	0,129	0,071	13,021	8,2
50—100 "	2,15	0,908	0,179	0,139	0,205	11,542	8,3
100—200 "	2,04	1,055	0,143	0,133	—	13,316	8,4
№ 2							
0—25 cm	2,10	1,094	0,125	0,127	0,147	17,051	8,4
25—50 "	1,73	1,052	0,116	—	—	16,201	8,6
50—75 "	2,02	1,074	0,116	0,127	0,151	15,507	8,5
75—100 "	1,73	0,863	0,116	—	—	26,552	8,6
100—125 "	1,42	1,091	0,107	0,124	0,155	19,422	8,4
№ 3							
0—25 cm	4,12	3,337	0,474	0,106	0,173	9,943	8,2
25—50 "	5,70	3,433	0,425	0,106	0,317	1,374	7,1
50—75 "	5,79	2,844	0,481	—	—	1,296	7,2
75—100 "	7,48	6,455	0,828	0,109	0,249	2,714	7,4
№ 4							
0—25 cm	4,67	1,771	0,219	0,091	0,270	5,390	8,5
25—50 "	2,86	1,229	0,126	—	—	14,811	8,5
50—75 "	3,52	1,092	0,163	0,115	0,208	10,145	8,5
75—100 "	4,28	0,733	0,182	—	—	8,160	8,5
100—125 "	4,36	1,299	0,204	0,118	0,209	8,036	8,2
№ 5							
0—30 cm	7,61	4,117	0,772	0,272	0,540	3,766	6,9
30—60 "	5,26	0,980	0,166	0,191	0,349	3,474	8,2
60—90 "	5,41	0,915	0,166	—	—	3,557	8,1
90—125 "	4,04	0,816	0,109	0,185	0,242	7,282	8,2
№ 6							
0—35 cm	13,63	17,625	2,127	0,065	0,379	3,400	6,9
35—70 "	4,97	1,780	0,266	0,116	0,234	8,003	8,0
70—105 "	5,26	1,400	0,221	—	—	6,053	7,7
105—140 "	6,16	1,625	0,324	0,115	0,287	6,635	8,0
140—180 "	5,63	1,355	0,240	—	—	5,413	8,2

im Litoralboden schwankt von 3,4 bis 17,051<sup>0/0</sup> (und sogar bis 26,552<sup>0/0</sup>) in den tieferen Bodenschichten), was einem Karbonatgehalt von etwa 7 bis 38,75<sup>0/0</sup> (bzw. bis 60,37<sup>0/0</sup>) entspricht. Auch die pelagischen Ablagerungen zeigen einen Karbonatgehalt von 24,97<sup>0/0</sup>. Die Bodenablagerungen des Skadarsees sind also als mergelartige Gebilde zu betrachten, was für einen Karstsee nicht überrascht. Zu erwähnen sind auch die schon früher beschriebenen Molluskenkalke (1933), im Litoral des Skadarsees; ich kenne solche Böden besonders im süd-westlichen Teile des Sees, wo die Menge der Molluskenschalen (besonders Schalengrus von *Dreissensia*) bis 7738 gr/m<sup>2</sup> steigen kann. Reine Seekreide wurde

in den Oberflächenschichten des Seebodens nicht beobachtet; Carikov fand tief im Boden (6 m Bodentiefe) der Bucht von Hum bis 80% Karbonatgehalt.

Gewiß sind die hier angeführten Eigenschaften der Bodenablagerungen des Skadarsees als ganz vorläufige Angaben zu nehmen. Immerhin reichen sie aus, um diese Ablagerungen als minerogene, sehr kalkhaltige und an organischen Stoffen arme Gebilde zu bezeichnen; die anorganischen Komponenten von hauptsächlich allochthonen organogenen (nämlich planktogenen) Bestandteile ganz zurücktreten. Solche Eigenschaften des Skadarsee-Bodens stehen mit dem entworfenen Bild der Bodenbesiedelung offenbar in Einklang.

---

Wir sind somit zu dem Ergebnis gekommen, daß das sommerliche Bild des Bodens des Skadarsees und seiner Besiedelung analoge oligotrophe Züge zeigt, gleichwie der Nährstoffgehalt des Wassers selbst und die Planktonproduktion. Auch der Reichtum aller Tiefenschichten des Wassers an Sauerstoff spricht für den oligotrophen Charakter des Sees. Umsomehr scheint der relativ große Fischertrag des Skadarsees in einem, auf den ersten Blick rätselhaft erscheinenden Mißverhältnis mit dem Trophiegrad des Sees zu stehen. Dieses Mißverhältnis soll nun näher besprochen werden.

Sowohl die von E. Doljan im Jahre 1918 ausgearbeitete Fischereistatistik des Skadarsees als auch spätere, von mir (1929) und von Rössler (1931) veröffentlichte Zahlen, beruhen auf keinen zuverlässigen Angaben. Doljan berechnet den jährlichen Fischertrag auf 600—800.000 kg, bzw. 15 bis 30 kg pro ha. Nach Rössler beträgt dieser, für das Jahr 1927, etwa 850.000 kg, bzw. 24 kg pro ha. Nach meinen, ganz unsicheren Angaben, stellen die durchschnittlichen entsprechenden Zahlen für die Jahren 1926 und 1928 einen Jahresertrag von etwa 600.000 kg, bzw. 16 kg pro ha vor. Auf Grund aller diesen Angaben können wir, mit größtem Vorbehalt, einen durchschnittlichen jährlichen Fischertrag des Skadarsees auf rund 20 kg pro ha berechnen. Von dieser Ziffer entfallen mindestens 60 bis 70% auf die Uklei (*Alburnus scoranza* Heck.), deren Ernährung, — die zwar noch nicht untersucht ist, — vermutlich in hohem Maße planktonisch sein muß. Wenn man das Verhältnis zwischen der Bodenbesiedelung und dem Fischertrag (vorläufig ohne Uklei) berechnet (F/B

Koeffizient im Sinne Alim's), so ergibt sich ein sehr hoher Quotient von ungefähr  $\frac{1}{2}$ . Mit allem Vorbehalt, zeigt dieses, gewiss auf Grund ungenügender Angaben berechnetes Verhältnis, daß die Bodentierwelt des Skadarsees in höchstem Maße von der Fischen ausgenutzt werden muß, was für einen seichten See nicht überrascht (Vgl. auch Lundbeck, 1926). Deshalb müssen wir die gefundenen Werte der Bodenbesiedelung des Skadarsees mit dieser Einschränkung deuten, um eine richtige Vorstellung der Bodenproduktion dieses Sees zu bekommen. Die Menge der von den Fischen aufgenommenen Bodentiere ist augenblicklich eine unbekannte Größe, die aber ganz beträchtlich sein muß. Daß

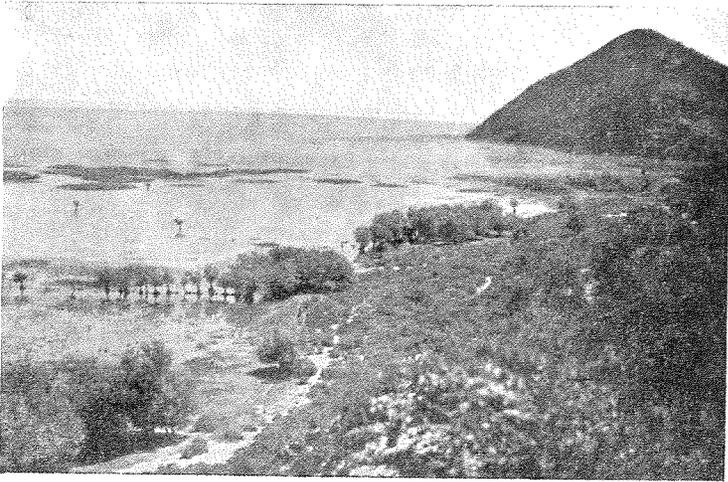


Fig. 2. Die überschwemmte n. w. Uferteile des Skadarsees.

sie aber allein genügt, den Fischreichtum des Sees zu erklären, ist schwer anzunehmen. Jedenfalls müssen wir noch mehrere andere Momente in Betracht ziehen. Zumal ist noch nichts näheres über die tierische Besiedelungsdichte der litoralen Vegetationszone des Sees bekannt, die doch größer als jene der freien Seebodenfläche zu sein scheint. Es kann angenommen werden, daß eine bedeutende Menge von Fischen sich hauptsächlich in dieser Zone ernährt.

Weiter ist hervorzuheben, daß der Skadarsee ausgesprochen astatisch ist. Das Niveau des Sees unterliegt im Laufe des Jahres starken Schwankungen (um etwa 5 bis 6,5 m). Ebenso schwankt auch sein Umfang in hohem Maße. Die Überschwemmung der

flachen und teilweise sumpfigen Uferteile des Sees, die durchschnittlich 6 Monate (November-Mai) dauert, vergrößert seine Fläche um rund 10.000 ha (s. Fig. 2). Die auf dieser weiten Fläche während der Überschwemmung produzierte Menge an Nährtieren kommt zweifellos dem Fischbestande des Sees zu gute.

Durch alle diese Erwägungen erscheint das besprochene Mißverhältnis zwischen Fischertrag und Trophiegrad des Sees stark gemildert, wenn auch nicht ganz aufgehoben. Zweifellos ist der Fischertrag des Skadarsees, im Verhältnis zu dem sommerlichen Bild anderer Teilproduktionen als relativ hoch zu bezeichnen; er stellt aber unter den flachen Karstseen des dinarischen Gebietes keine Ausnahme vor, was sogleich gezeigt werden soll.

### **Bodenbesiedelung und Fischproduktion anderer flacher Karstseen.**

Zum Vergleich mit den produktionsbiologischen Verhältnissen des Skadarsees, nehme ich vier nachstehend angeführte flache größere Karstseen, die ich besonders bezüglich ihrer Bodenfauna zu untersuchen Gelegenheit hatte. Alle diese Seen, deren ganz geringe mittlere Tiefe nicht mehr als 3 m beträgt, lassen sich ohne weiteres mit dem Skadarsee vergleichen. Sowie dieser letztere, stellen auch diese Seen mehr oder weniger typische Polje-Seen, d. h. ständig überschwemmte Karstpoljen vor. Auch diese Seen sind durch starke Schwankungen der Wasserführung gekennzeichnet, und ihre Ausdehnung schwankt im Laufe des Jahres sehr beträchtlich. So z. B. haben die zwei, in der großen Krupa-Niederung (untere Neretva, Herzegovina) liegenden benachbarten Seen, *Deransko* und *Svitavsko*, bei dem niedrigen Wasserstand (Hochsommer) eine Ausdehnung von nur 487 (*Deransko*), bzw. kaum mehr als 50 ha (*Svitavsko*) und, — abgesehen von mehreren schlundlochartigen Vertiefungen („oka“ genannten), — eine Tiefe, die nicht 3—4 m übersteigt. Im Winter dagegen, als Folge des Anschwellens zahlreicher Karstquellen an den Seerändern („oka“), steigt das Wasser beider Seen und überflutet den größten Teil der Krupa-Niederung. Zu dieser Zeit verbinden sich die beiden Seen zu einer einheitlichen Wasserfläche, die fast 3800 ha umfaßt. „Auch die Hochfluten der Neretva sind imstande, die ganze Ebene für kurze Zeit noch viel höher unter Wasser zu setzen“ (Daneš, 1905). Zu Beginn des Sommers schrumpft diese große Wasser-

fläche zu mehreren nicht beständigen Sümpfen, und zu den zwei genannten Seen zusammen, die die Krupa (Neretvazufluß) entwässert.

Auch die zwei anderen Seen zeigen sehr große Schwankungen ihrer Wasserführung. Der Proložac-See liegt im nordwestlichen Teile des Polje von Imotski (Dalmatien); nach Gavazzi (1904) mißt er in niederschlagsreichen Jahren bis 450 ha. Im Hochsommer sinkt seine Fläche auf 333 ha und auch weniger (170 ha). In trockenen Jahren „verliert sich das Wasser so weit, daß vom See nur einige Lachen und der Brunnen (im Norden) bleiben“ (Gavazzi, 1904). Die mittlere Tiefe des Sees beträgt, nach Gavazzi, 2,7 m; nur der brunnenförmige nördliche Teil (ständig überschwemmte Doline) des Sees mißt eine Tiefe von mehr als 40 m. Der See wird außer durch die Karstquellen, besonders durch einen periodischen Bach gespeist, der im Sommer trocken liegt.

Bei dem Petersko-See, der im nordwestlichen Teile des großen Eordäa-Beckens (griechisch Mazedonien) liegt, und etwa 400 ha einnimmt (Tiefe 3 m), steigt das Wasserniveau um mehr als 2 m (Cvijić, 1911).

Es handelt sich also hier um offenbar astatische Gewässer, die für das Karstgebiet typisch sind, und denen auch der Skadarsee gehört.

Die folgende Tabelle gibt Auskunft über die Bodenbesiedelung dieser Seen im Sommer.

SEE	Zahl der Proben		Tiefenzone	Chironom. Larven		Oligochäten		Mollusken		Übrige		Gesamt	
	Zahl	Größe in ha		Zahl	Gewicht mg/m <sup>2</sup>	Zahl	Gewicht mg/m <sup>2</sup>	Zahl	Gewicht mg/m <sup>2</sup>	Zahl	Gewicht mg/m <sup>2</sup>	Zahl	Gewicht mg/m <sup>2</sup>
Deransko	12	487	0-3 m	355	319	622	2121	89	?	151	62	1217	2502
Svitavsko	6	30	0-2 m	178	546	133	888	—	—	—	—	311	1434
Petersko	19	415	0-3 m	906	972	977	1390	—	—	22	22	1905	2384
Proložac	14	383	0-10 m	728	1953	2247	3951	—	—	43	178	3018	6082

Auch in diesen Seen, — mit der Ausnahme von Proložac, — ist die sommerliche Bodenbesiedelung als relativ dünn zu bezeichnen. Wie im Skadarsee, dominieren hier die kleinen Oligochäten

und Chironomidenlarven; in den zwei letzten Seen (Petersko und Proložac) wurden auch *Plumosus*-Larven beobachtet, die in den zwei ersteren, sowie auch im Skadarsee gänzlich zu fehlen scheinen.

Am meisten interessanten Verhältnisse bieten die zwei ersten Seen, Deransko und Svitavsko dar. Mit überaus üppiger Vegetation bewachsen (*Phragmites*, *Typha*, *Juncus* und besonders *Nuphar*; s. Abb. 3; auch *Potamogeton*- und *Myriophyllum*-Wiesen), die nur kleinere freie Wasserflächen läßt, zeigen diese Seen ganz klares, bis zum Grunde (3—4 m) durchsichtiges Wasser, die in

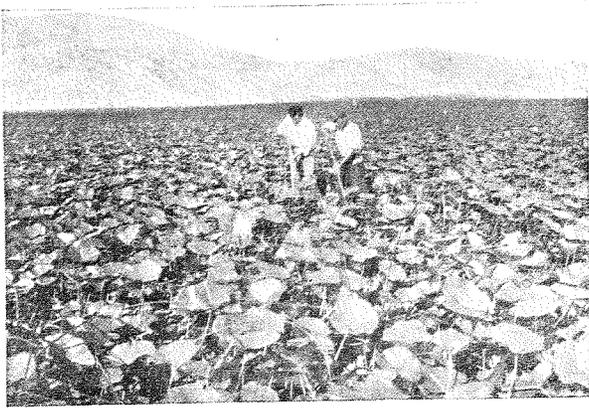


Fig. 3. *Nuphar*-Bestand im Svitavsko-See.

allen Schichten sauerstoffreich ist. Die Bodenablagerungen sind besonders durch den groben Pflanzendetritus gekennzeichnet; auch feiner Sand ist lokal zu beobachten. Das Nährstoffgehalt wird leider nicht untersucht; jedenfalls ist das Phytoplankton nach Protić's (1925) und meinen Beobachtungen im Sommer quantitativ überaus arm entwickelt. Die beiden Seen sind als oligotroph zu bezeichnen, und doch sind sie relativ fischreich (Karpfen, Aale). Es liegen leider keine zahlenmäßigen Angaben über dem jährlichen Fischertrag; man kann ihn doch auf mindestens 20 kg pro ha schätzen. Jedenfalls ist das Mißverhältnis zwischen dem Fischreichtum und der beobachteten tierischen Bodenbesiedelung noch auffallender als im Skadarsee.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den zwei anderen Seen, Petersko und Proložac. Diese zwei Seen sind unterirdisch entwässert; ihr Wasser ist relativ wenig durchsichtig (Sichttiefe in Petersko 40 cm, in Proložac 80 cm), wenn auch nicht deutlich

vegetationsgetrübt. Der Sauerstoffgehalt nimmt in den grundnahen Wasserschichten merklich ab. Das Phytoplankton ist reichlicher entwickelt als in den zwei vorigen Seen. Die pelagischen Bodenablagerungen, nicht näher untersucht, scheinen auch hier, wie im Skadarsee, hellgrauen, mergelartigen Schlamm darzustellen.

Früher (1931) habe ich den Peterskosee, zusammen mit anderen flachen ägäischen Seen, als (schwach) eutroph bezeichnet, unter anderem auch wegen seinem Fischreichtum, der rund 20 kg/ha jährlich beträgt. Gewiß neigt dieser See, sowohl der Proložac, zur Eutrophie. Doch läßt sich auch im Peterskosee analoges Mißverhältnis zwischen dem Fischertrag und dem sommerlichen Bild der Bodenbesiedelung beobachten. Die Neigung zur Eutrophie dieses Sees läßt sich übrigens durch die gleichen regionalen Ursachen, die die Eutrophie anderer ägäischen Seen bedingen, erklären: er liegt inmitten eines alten großen, ausgetrockneten Seebeckens, deren Boden mit alten, fruchtbaren lakustrischen Sedimenten bedeckt ist. Dazu noch wird der Peterskosee, abgesehen von einigen Karstquellen, durch den kleinen Fluß Zelenička, der aus dem stark eutrophen benachbarten Rudnik-See ausfließt, gespeist.

Den Fischertrag des Proložac-Sees kenne ich nicht. Dieser See neigt auch zur Eutrophie. Sehr wahrscheinlich ist seine höhere Trophiestufe kulturbedingt (Anschwemmungen der bearbeiteten Feldern, Viehtränken u. a.). --

Aus dem gesagten geht klar hervor, daß der große Fischreichtum des Skadarsees, bei der gleichzeitiger verhältnismäßig lichter Plankton- und Bodenbesiedelung keine Ausnahme im Karstgebiet darstellt. Auch andere flache Karstseen sind fischreich und ihr Fischertrag scheint in einem Mißverhältnis zu ihrer Bodenbesiedelung zu stehen. Jedoch erscheint dieses Mißverhältnis stark gemildert, wenn man alle, im vorigen Kapitel besprochene Erwägungen in Betracht zieht. Periodische Uferüberschwemmungen bei den flachen Karstseen einerseits, großer Fischfraß andererseits, verzerren stark das gewonnene Bild ihrer tierischen Bodenbesiedelung, das übrigens nur ein sommerliches Momentbild und keine Jahresproduktion darstellt.

Ich bin geneigt den großen Fischreichtum des Skadarsees, sowie auch anderer flachen Karstseen, vor allem als eine regional bedingte Erscheinung zu betrachten. Er mag ein Ausdruck der besonderen produktionsbiologischen Verhältnisse dieser Seen

sein, deren restlose Erklärung bei der heutigen äußerst spärlichen Kenntnisse nicht möglich erscheint, die aber nur auf regionaler Grundlage zu erreichen ist. Z. Z. möchte ich vor allem auf einen wichtigen regionalen Moment von allgemeiner Bedeutung hinzuweisen. Der Skadarsee, sowie auch andere flache Karstseen, befindet sich in dem mediterranen Klimagebiet, mit sehr mildem, feuchtem Winter und trockenem, heißem Sommer. Abgesehen davon, daß der ausgesprochen astatistische Charakter der Wasserführung dieser Seen durch die karsthydrographischen, und besonders durch die klimatischen Ursachen bedingt ist, sind ihre Temperaturverhältnisse ganz andere als jene der Seen gemäßigter Breiten. Während mehrerer Sommermonaten ist das Wasser dieser Seen stark erwärmt, was an die Verhältnisse der Tropenseen auffallend erinnert. So fand ich bei allen untersuchten Seen eine langdauernde Sommertemperatur in den bodennahen Schichten von über 20°C, und zwar von 22,5° (Petersko) bis 26,5° (Svitavsko). Die Oberflächentemperaturen sind entsprechend höher: 24,5° (Petersko) bis 26,9° (Svitavsko). Im Skadarsee sind die entsprechenden Zahlen (September, pelagische Region) 24,15° (7 m Tiefe, nahe des Bodens) und 26,15° C (Oberfläche). Die Wintertemperaturen sind nicht bekannt; sie müssen aber viel höher als in den flachen Seen gemäßigter Klimagebiete liegen.

Nun wissen wir, — und diese Tatsache tritt bei den modernen produktionsbiologischen Seenforschungen, besonders nach den in den Tropen gemachten Erfahrungen (vgl. Thienemann, 1931) immer mehr in den Vordergrund, — daß die Geschwindigkeit des Stoffumsatzes bei der Temperatursteigerung ganz erheblich wächst (Van Hoff'scher R. G. T. Regel). Aus dieser, für das Verständnis der produktionsbiologischen Verhältnisse der Gewässer grundlegenden Tatsache, gehen zwei wichtige und theoretisch begründete (vgl. Thienemann, 1931) Voraussetzungen hervor. Erstens muß der Gesamt Ablauf des Stoffwechsels in den Seen wärmerer Klimagebiete durch die höhere Intensität, d. h. durch die raschere Bildung und Auflösung der organischen Substanz gekennzeichnet werden, als es in den Seen kälterer Breiten der Fall ist. Zweitens muß die in derselben Zeitspanne produzierte organische Substanz in den erstgenannten Seen, ceteris paribus, entsprechend größer sein. Die beiden Voraussetzungen scheinen nach den bisherigen Ergebnissen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition bei den Tropenseen erfüllt zu sein. Wie steht es in

dieser Hinsicht mit den untersuchten flachen Karstseen, die auch in einem wärmeren Klimagebiet liegen?

Bei den herrschenden Temperaturverhältnissen sind wir berechtigt anzunehmen, daß die temperaturbedingte Geschwindigkeit der Stoffkreislaufvorgänge in diesen Seen, im Verhältnis zu den Seen Mittel- und Nordeuropas, relativ stark gesteigert sein muß. So ist u. a. die relative Armut an organischer Substanz der Bodenablagerungen des Skadarsees großenteils als ein Ausdruck des schnelleren Stoffumsatzes zu deuten. Eine erheblich schnellere Aufschließung der sedimentierten organischen Substanz läßt sich auch in anderen südlichen Balkanseen, die ebenfalls in mediterranem Klimagebiet (ägäisches Gebiet) gelegen sind, beobachten. In dem überaus stark eutrophen Dojran-See (vgl. Stanković, 1931) zeigen die pelagischen Bodenablagerungen, trotz einer sehr intensiven planktogenen Sedimentierung (starke, langdaurende Wasserblüte!), einen Gehalt an organischer Substanz (als Humus berechnet) von nur 6,68% — was an die Verhältnisse in den Tropenseen erinnert, wo die Bodensedimente, dank einer schnellen Auflösung (Hummel, 1931), auch relativ arm an organischer Substanz sind.

Von diesen Betrachtungen ausgehend, erscheint das schon mehrfach erwähnte Mißverhältnis zwischen dem Fischertrag und der Plankton- bzw. Bodenproduktion des Skadarsees in einem anderen Licht. Worin besteht eigentlich dieses Mißverhältnis? Er besteht in einer quantitativ ausgedrückten Beziehung zwischen dem Fischertrag als Jahresproduktion berechnet und der nach einem augenblicklichen Zustandsbild berechneten Plankton- bzw. Bodentiermenge, die auffallend gering im Verhältnis zu dem Fischertrag erscheint. Ein derartiges Mißverhältnis läßt sich aber, nach Thienemann (1931; vgl. auch Busckiel, 1930) auch in den tropischen flachen Seen und Teichen zwischen der momentan vorhandenen Nährtiermenge und dem Fischertrag, bzw. Fischwachstum feststellen. Darf man dieses Verhältnis ohne weiteres als ein tatsächliches Mißverhältnis, d. h. als einen hohen jährlichen Fischertrag bei gleichzeitiger geringerer jährlicher Nährtierproduktion bezeichnen? Ich glaube kaum, jedenfalls was die untersuchten flachen Karstseen (wohl auch die tropischen Seen und Teiche) betrifft.

Wir berühren hier eigentlich die Frage nach den Beziehungen zwischen der Besiedelungsdichte und der Produktionshöhe

der Gewässer. Die Höhe der Produktion eines Biotopes ist aber nicht nur von der Besiedlungsdichte, sondern wohl auch von der Intensität des Stoffwechsels abhängig. In Anlehnung an die theoretischen Erörterungen Thienemann's (1931) sind wir berechtigt anzunehmen, daß in den Seen mit temperaturbedingtem schnellerem Stoffumsatz, eine höhere Produktion zusammen mit der relativ lichten Besiedelung gehen kann. „Dichte Besiedelung kann bei langsamem Wachstum, resp. langsamer Generationsfolge die gleiche Wirkung haben, wie lichtere Besiedelung bei raschem Wachstum oder rascher Generationsfolge“ (Thienemann, 1931). Das Verhältnis zwischen dem augenblicklichen (etwa sommerlichen) Bild der Besiedlungsdichte und dem jährlichen Ertrag der „Zwischenproduktion“ (Plankton- und Bodenproduktion), bzw. der „Endproduktion“ (Fischertrag) der wärmeren Seen muß daher ganz verschieden von jenem der Seen kälterer Klimagebiete sein. Überhaupt läßt sich dieser Verhältnis, — abgesehen von den schon mehrfach gemachten Versuchen (F/B Koeffizient Alm's z. B.), — ohne die nähere Kenntnis der Geschwindigkeit der Kreislaufvorgänge, des Tempos der Entwicklung des Lebens in den Seen nicht erfassen, geschweige denn zahlenmäßig festlegen. Sogar einmal, — wenn überhaupt möglich! — für die bestimmten Seen quantitativ definiert, hätte es gewiß keine Gültigkeit für die Seen anderer Klimagebiete (wohl auch für die anderen Arten der Seen). Das Verhältnis: Besiedlungsdichte/Produktionshöhe eines Sees soll daher, *ceteris paribus*, vor allem regional bedingt sein.

In den untersuchten flachen Karstseen scheint dieses Verhältnis zugunsten der Produktionshöhe verschoben zu sein. Trotz der relativ lichten Plankton- und Bodenbesiedelung, ist in diesen Seen eine höhere Produktion, dank der Intensität des gesamten Stoffkreislaufes, ermöglicht. Ein sichtbarer Ausdruck des schnelleren Stoffumsatzes dieser Seen liegt gerade in ihrer „Endproduktion“, ihrem Fischertrag; sein Verhältnis zu dem sommerlichen Zustandbild anderer Teilproduktionen ist nicht als *wahres* produktionsbiologisches Mißverhältnis anzusehen, sondern vielmehr als eine regionale, klimatisch bedingte Erscheinung, die sich auch bei vielen anderen Balkanseen beobachten läßt, und die mit anderen limnologischen Erscheinungen dieser Seen in Zusammenhang steht.

## Die Produktionsbiologie der Karstseen und die Frage der Alkalitrophie.

Wie aus den vorigen Kapiteln zu ersehen ist, trägt der Skadarsee, trotz dem schnelleren, klimatisch bedingten Stoffumsatz, und dem daraus resultierenden relativ hohen Fischertrag, doch mehr oder weniger oligotrophe Züge, die besonders in der Nährstoffgehalt und in der Plankton- und Bodenproduktion zum Ausdruck kommen. Analoge oligotrophe Merkmale zeigt auch die Mehrzahl anderer typischer Karstseen, gleichgültig ob es sich um seichte Poljeseen, trichterförmige Dolinenseen, oder um große und tiefe Seen wie etwa Ostrovo und Ohrid handelt.

Nun drängt sich die Frage auf, welchem produktionsbiologischen Typus der Skadarsee und die anderen analogen Karstseen angehören? Handelt es sich hier um eine primäre, normale Oligotrophie, die sich, wie Gessner annimmt, auf die Nährstoffarmut zurückführen läßt, oder haben wir hier mit den einseitig charakterisierten Seetypen zu tun, deren allgemeine Oligotrophie auf den disharmonischen Produktionsvorgängen beruht?

Bei den heutigen, recht spärlichen Kenntnisse der Karstseen, läßt sich diese Frage augenblicklich nicht endgültig beantworten. Wir dürfen folgende zwei grundlegende regionale Momente nicht außer Acht lassen: erstens, daß diese Seen in dem mediterranen, mehr oder weniger semiariden Gebiet liegen, wo die harmonisch-statische Entfaltung der produktionsbestimmenden Faktoren normal nicht zu erwarten ist; zweitens, daß sie in einem petrographisch recht einförmigen Gebiet liegen, deren Untergrund ausschließlich aus mächtigen verkarsteten Kalkschichten besteht, und deren petrographische Beschaffenheiten mit den pedologischen Verhältnissen und mit dem Chemismus der Zuflüsse des Sammelgebietes in engem Zusammenhang stehen. Infolgedessen sind die Karstseen vor allem durch ganz eigenartige, regional bedingte hydrographische Verhältnisse gekennzeichnet; die meisten von ihnen werden vorwiegend, manchmal sogar fast ausschließlich durch unterirdisches kalkreiches Wasser gespeist, das von starken, sehr oft unterseeisch gelegenen Karstquellen zugeführt wird. Andererseits sind die Karstseen, mit wenigen Ausnahmen, ausgesprochen astatische Gewässer; die stark schwankende Wasserführung kann diese Seen, in extremen Fällen, in periodische Gewässer umwandeln (periodische Karstseen).

Die Astasie der Wasserführung dinarischer Karstseen ist nicht nur durch klimatische sondern wohl auch durch besondere karsthydrographische Verhältnisse bedingt. Wie es schon von Cvijić (1911) hervorgehoben worden ist, werden die klimatisch bedingten Niveauschwankungen bei den Seen mit normalem, oberirdischem Abfluß, durch die entsprechenden Schwankungen des Abflußprofils wesentlich geregelt. Dagegen bleibt bei den Karstseen mit unterirdischem (sublakustrischem) Abfluß der Entwässerungsprofil normal immer konstant und nicht durch den Niveauschwankungen des Sees beeinflußt. Deswegen steigt das Wasserniveau dieser Seen während der nassen Jahreszeit (bzw. der nassen Klimaperiode) wesentlich höher und sinkt umgekehrt während der trockenen Jahreszeit (bzw. der trockenen Klimaperiode) wesentlich mehr als bei den Seen mit oberirdischem Abfluß, da es hier keine Kompensation zwischen dem Seenniveau und dem Abfluß besteht. Die Niveauschwankungen solcher Karstseen sind während der trockenen Jahreszeit sogar beträchtlicher als bei den abflußlosen Seen; diese letzteren verlieren ihr Wasser ausschließlich durch die Verdunstung, während bei den ersteren, neben der Verdunstung auch der unterirdische Abfluss dabei wirksam ist.

Das Niveausinken der Karstseen mit unterirdischer Entwässerung wird umsomehr beträchtlicher, als der Abflußprofil (d. h. der Profil der sublakustrischen Ponore) größer ist. Bei genügender Erweiterung der Ponore wird der See in einen periodischen Wasserbecken umgewandelt, der während der Trockenzeit sein ganzes Wasser verliert (periodische Karstseen und periodisch inundierte Karstpoljen). Wenn die Ponoren so erweitert sind, daß sie alles Zuflußwasser sogar während der nassen Zeit wegführen können, dann ist der periodische Karstsee ein trockener Becken geworden (trockene Karstpoljen).

Somit wird die sonst klimatisch bedingte Astasie der dinarischen Karstseen durch die Karsthydrographie wesentlich mitbestimmt und verstärkt. Deswegen stellt sie ein für die meisten dinarischen Karstseen bezeichnendes Merkmal dar.

Inwieweit aber der Produktionsmechanismus in den Karstseen durch die Astasie beeinflußt wird, läßt sich auf Grund der bisherigen Untersuchungen nicht schätzen, und es wäre z. Z. verfrüht irgendwelche Spekulationen darüber zu machen. Augenblicklich scheint es mir wichtiger zu erforschen, ob der Kalkge-

halt des Karstwassers eine bestimmte Wirkung auf die Produktionsbiologie der Karstseen ausübt.

Wie bekannt, hat Naumann im Jahre 1929 aus den Rahmen der allgemein oligotrophen Seen einen besonderen alkalitrophen Seetypus ausgeschieden. Dieser Seetypus wurde in Naumann's bekanntem Buch über die „Grundzügen der regionalen Limnologie“ (1932) besonders in produktionsbiologischer Hinsicht näher beschrieben und als von dem harmonisch oligotrophen Typus prinzipiell verschieden bezeichnet. Als typische Vertreter der alkalitrophen Seen betrachtet Naumann u. a. auch die großen, gut bekannten Alpenseen wie etwa den Bodensee und andere großen subalpinen Seen.

Inzwischen hat Thienemann (1933) die Anwendung des Begriffes der Alkalitrophie auf die großen Alpenseen einer näheren Prüfung unterworfen; er fand dabei, daß diese Seen gar nicht als alkalitroph, (im Sinne Naumann's) zu bezeichnen sind. Daß es wirklich alkalitrophe Alpenseen geben kann, bezweifelt Thienemann nicht; doch betont er ausdrücklich, „daß bisher kein einziger echt alkalitropher See wirklich ausreichend limnologisch untersucht worden ist“.

Da nach Naumann die Alkalitrophie überall in Kalkgebirgen vorkommt, liegt es nahe, die untersuchten Karstseen in dieser Hinsicht zu prüfen.

Die Alkalitrophie wird von Naumann prinzipiell auf Grund der hohen Lage des Ca-Standards charakterisiert. „Der Ca-Standard erreicht so exzessive Werte, daß dieser Haushalt die gesamte Produktionsbiologie beherrscht“. Wesentlich ist dabei die Voraussetzung, daß der hohe Ca-Gehalt des Wassers als ein Hemmfaktor auf die gesamte Produktion wirkt, indem er ein Demobilisieren von P und Fe bedingt; die Phosphorsäure soll in den kalkreichen Gewässern in einer inagilen, der Pflanzenwelt unzugänglichen Form vorliegen. „Die Produktion an Phytoplankton wird deshalb sehr gering, auch wenn der Fe-, N- und P-Standard an und für sich (bei Nichtvorhandensein des Ca-Exzesses!) sogar eine Hochproduktion ermöglichen könnte“. Als Folge der geringen Produktion an Phytoplankton betrachtet Naumann: 1. geringe Produktion an Zooplankton; 2. klares Wasser und damit tiefe Lage der Vegetationsgrenze der höheren Litoralvegetation; 3. Sauerstoffreichtum des Bodenwassers (in großen und tiefen Seen).

„Im Gegensatz zum Plankton wird das Benthos im alkalitrophen See eine sehr reiche Entfaltung zeigen können. Dies gilt besonders für die höhere Litoralflora... Die höhere Litoralflora produziert im alkalitrophen See oft sehr nährstoffreiche Schlammablagerungen. Wir finden deshalb hier oft eine reiche niedere Tierwelt. Die Fischproduktion kann dann auch hoch liegen. Die geringe Produktion an Phytoplankton stellt also unter diesen Voraussetzungen gar keinen Indikator der allgemeinen Produktivität des Seetypus im ganzen dar“.

Aus dieser Definition der Alkalitrophie geht deutlich hervor, daß die alkalitrophen Seen einem ausgesprochen einseitig charakterisierten, disharmonischen Typus angehören. Obgleich mit sehr geringen Produktion an pflanzlichem Plankton, sind sie, nach Naumann, von den harmonisch oligotrophen Seen grundverschieden; die Ursache ihrer „Pseudoligotrophie“ ist „jedenfalls z. T. in einer durch den Ca-Standard bedingten Hemmungswirkung auf das P- und Fe-Spektrum zu suchen“ (Naumann, 1932).

Auf den ersten Blick scheinen die produktionbiologischen Verhältnisse des Skadarsees und anderen erwähnten flachen Karstseen mit den oben angeführten alkalitrophen Seetypus in mehrerer Hinsicht übereinzustimmen. Besonders erinnern diese Karstseen an die von Naumann als alkalitroph bezeichneten „teichähnlichen, sehr seichten, durchschnittlich nur einige Metern tiefen Seen der Kalkgebirge“ Schwedens („Träsk“ und „Ruggar“ genannt). Die Analogie ist gewiß sehr auffallend: auch die flachen Karstseen zeigen eine üppige höhere Vegetation, klares Wasser, geringe Produktion an Plankton, dazu eine hohe Fischproduktion. Sind aber diese Merkmale der Karstseen durch Alkalitrophie bedingt?

Die Grundvoraussetzung der Alkalitrophie ist nach Naumann die „stark polytype Lage“ des Ca-Spektrums, d. h. ein CaO-Gehalt des Wassers von über 100 mg/l. Ist diese Voraussetzung bei den Karstseen erfüllt? Die folgenden Zahlen geben Auskunft darüber (s. Tabelle a. d. S. 85).

Diese Zahlen zeigen, daß von den angeführten Karstseen, kein einziger einen CaO-Gehalt von über 100 mg/l, d. h. über die untere Grenze der Ca-Polytrophie besitzt; bei der Mehrzahl dieser Seen bewegt sich dagegen der Ca-Gehalt innerhalb der Grenzen der Mesotrophie, (d. h. zwischen 25 und 100 mg/l), z. T. sogar der Oligotrophie (unter 25 mg/l). Es ist klar, daß

## Seen des dinarischen Karstgebietes (CaO mg/l)

Seichte Seen	Fläche km <sup>2</sup>	CaO Gehalt	Tiefere Seen	Fläche km <sup>2</sup>	CaO Gehalt
1. Skadar	356	56,9	1. Ohrid	334	41,6
2. Deransko	4,87	98,1	2. Prespa	275	50,9
3. Svitavsko	0,30	71,5	3. Ostrovo	74,78	38,1
4. Proložac	3,33	54,0	4. Bačina	2,21	61,5
5. Petersko	4,12	28,9	5. Imotsko	0,41	53,4
6. Castoria	27,96	27,0	6. Plitvice <sup>1)</sup>		
7. Jelim	0,57	97,0	7. Prošće	0,68	58,4
8. Vrvnik	0,10	48,2	8. Kozjak	0,82	65-79
9. Lokvenica	> 1	36,3	9. Milanovac	0,03	58,8
10. Kukavičko	> 1	91,6			
11. Rastičevsko	> 1	67,6			
12. Kuti	> 1	35,4			
13. Turjača	> 1	24,0			
14. Pliva		93,7			

der Ca-Standard bei keinem von den obengenannten Seen einen „exzessiven“ Wert erreicht: die Grundvoraussetzung der Alkalitrophie ist daher in diesen Seen nicht erfüllt. Z. Z. lasse ich die Frage nach dem Grund dieser, für die Karstseen gewiß merkwürdiger Erscheinung beiseite, da es natürlich noch dahingestellt bleibt, ob sich die Werte des Ca-Gehaltes anderer, nicht untersuchter Karstseen in der gleichen Größenordnung bewegen. Jedenfalls zeigen die angeführten Zahlen, daß der durchschnittliche Ca-Standard der untersuchten Karstseen von denjenigen der Kalkalpenseen (vgl. Thienemann, 1933) nicht viel abweicht.

Nun sollen wir die folgende, vorläufig berechnete (auch von Thienemann bei der Besprechung der Alpenseen berücksichtigte) Einwendung in Betracht nehmen. Die Grenze zwischen dem Meso- und Polytypus des Ca-Standards ist von Naumann als ganz provisorisch bezeichnet, da er selbst betont, „daß jedenfalls die Lage des Oligotypus als einigermaßen einwandfrei fixiert gelten kann, während insbesondere die Umgrenzung des Mesogebiets gewiß als recht willkürlich und verbesserungsbedürftig bezeichnet werden muß“. Dürfte vielleicht eine niedrigere Lage des Ca-Standares als Polytypus gelten und die Alkalitrophie bedingen?

Bei näherer Betrachtung des Trophiestandards untersuchter Karstseen, muß die Antwort negativ ausfallen. Die unter 4—6

<sup>1)</sup> nach Gavazzi (1919).

und 9—13 angeführten flachen Karstseen, sogar bei einem CaO-Gehalt von über 90 mg/l (Kukavičko), als offenbar eutroph oder mindestens als zur Eutrophie neigend zu bezeichnen. Auch zwischen den tieferen Seen neigt der Prespa-See, mit einem CaO-Gehalt von rund 51 mg/l, zur Eutrophie. Zwar ist die Eutrophie bei der Mehrzahl dieser Seen eine sekundäre, nämlich kulturbedingte; doch läßt sich die Eutrophierung der Karstseen sowohl bei einem niedrigen (unter 30 mg/l) wie bei relativ höheren CaO-Gehalt (über 90 mg/l) beobachten.

Auch bei den von Thienemann zitierten (1933), echt eutrophen Seen Holsteins steht die Lage des Ca-Standards ziemlich hoch, z. T. auch über 90 mg/l CaO-Gehalt (Heidensee). Daraus geht klar hervor, daß auch ein niedrigerer, unter 100 mg/l stehender CaO-Gehalt, die Eutrophie nicht hemmt und keinen allgemein oligotrophen Trophiestandard bedingt.

Somit läßt sich die relativ geringe Plankton- und Bodenproduktion des Skadarsees und anderer untersuchter flacher Karstseen durch die hemmende Wirkung des Ca-Gehaltes des Seewassers selbst auf die Produktionsvorgänge nicht erklären. Der Begriff des alkalitrophen Seetypus wie er von Naumann definiert wurde, läßt sich auf diese Seen kaum anwenden. Auch gewisse Seen anderer Karstgebiete sollen nicht, soviel bekannt, in den alkalitrophen Seetypus eingereiht werden. So haben Jakovljević und Stanković (1932) in einer vorläufigen Mitteilung gezeigt, daß die kleinen Dolinenseen des Beograder Karstes, deren Wasser mäßig kalkreich ist (CaO-Gehalt 25—62 mg/l), nicht als alkalitroph zu bezeichnen sind.

Ich sehe mich daher augenblicklich gezwungen anzunehmen, daß die oligotrophen Züge des Skadarsees und der analogen Seen des dinarischen Karstes wenigstens zum großen Teil, auf eine tatsächliche relative Nährstoffarmut zurückzuführen sind. Zwei Gründe scheinen dafür zu sprechen:

1. Oligotrophe Karstlandschaft. Das dinarische Karstgebiet, wo die genannten Seen vorkommen, ist pedologisch vorwiegend durch Skelettböden und Roterden, neben stellenweise großen entblösten, kahlen Flächen gekennzeichnet. Es kommen lokal, als Bodensubstrat, auch alluviale Ablagerungen und deluviale Anschwemmungen vor, bei welchen die klimatogenen Bodenprozesse angedeutet sein können; sogar Braunerden können lokal auftreten (im NO des Skadarsees, Carikov, 1930), sind aber re-

gional nicht typisch. Die pedologischen Verhältnisse des Einzugsgebietes der dinarischen Karstseen dürfen auf eine relative Oligotrophie hindeuten.

2. Vorwiegend unterirdische Wasserspeisung der Karstseen. Aller Wahrscheinlichkeit nach, ist das Grundwasser, das im Karstgebiet unterirdisch zirkuliert, arm an Nährstoffen (nämlich an P und N), und ein oligotrophes Wasser darstellt.

Es soll aber, bei der Deutung der allgemeinen Oligotrophie der Karstlandschaft, bzw. des Sammelgebietes untersuchter Karstseen, die Frage aufgestellt werden, ob da vielleicht die Alkalitrophie eine gewisse Rolle spielt. Bei der Besprechung des P-Gehaltes der Böden des Skadargebietes, spricht Carikov (1930) die Vermutung aus, daß dieser Nährstoff, infolge des Reichtums des Bodens an Kalk und Sesquioxiden, meistens in einer inagilen, schwer löslichen Form vorliegt; die Ausnützung dieses „Minimum-Faktors“ soll daher durch die hemmende Wirkung der Alkalitrophie stark herabgesetzt sein, was eine Oligotrophie des Bodens zur Folge hat.

Andererseits liegt die Vermutung nahe, daß auch in dem unterirdischen Zuflußwasser der Karstseen, der (vorausgesetzt hohe) Ca-Gehalt eine hemmende Wirkung ausüben kann, und daß dieses Wasser zum Teil auch infolge der Alkalitrophie arm an gelösten P-Salzen sein könnte. Leider sind wir über den Chemismus, und zwar über den Ca-Gehalt der unterirdischen Zuflüsse der Karstseen äußerst wenig unterrichtet. Es stehen mir nur ganz spärliche Angaben zur Verfügung, und zwar über die chemische Zusammensetzung des Wassers der Karstquellen, die den Ohridsee speisen, und deren Ca-Gehalt nicht 78—84 mg/l übersteigt. Ein solcher, relativ mäßiger Kalkgehalt des Quellenwassers dürfte kaum die Alkalitrophie bedingen. Doch sollen wir, auf Grund des Ca-Gehaltes des Quellenwassers nicht ohne weiteres darauf schließen, daß auch die unterirdischen Karstgewässern keinen höheren Ca-Gehalt haben können. Das Karstwasser zirkuliert, bevor es an die Oberfläche hervorbricht, durch ein ausgedehntes System von unterirdischen Gerinnen und Hohlräumen, in denen eine oft beträchtliche Kalkfällung normal stattfindet. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß das unterirdische Karstwasser einen höheren (sogar über 100 mg/l) Ca-Gehalt haben kann, der seinerseits ein oligotrophes P-Spektrum dieses Wassers bedingt.

Damit will gesagt sein, daß die Oligotrophie der Karstseen speisenden Wassers nicht ohne weiteres als eine primäre, ausschließlich durch tatsächliche Nährstoffarmut bedingte Oligotrophie zu deuten ist. Vielleicht sind die Erscheinungen der Alkalitrophie im Karstgebiet eigentlich in dem unterirdischen Karstwasser zu suchen. Leider ist der Kalkhaushalt, sowie überhaupt der Chemismus des unterirdisch zirkulierenden Karstwassers so gut wie völlig unbekannt, und die spärlichen diesbezüglichen Angaben lassen sich kaum limnologisch verwerten. Die näheren Untersuchungen in dieser Hinsicht wären von grundlegender Bedeutung für die Limnologie der Karstseen, deren Nährstoffhaushalt in erster Stelle von der Qualität des Speisungswassers abhängt.

Wie dem auch sein mag, sollen wir den oligotrophen Seetypus als eine für die Region des dinarischen Holokarstes typische Erscheinung betrachten. Ob es sich dabei um eine primäre, harmonische, oder eine durch irgendwelche regionale Umstände (Astasie?, Alkalitrophie des Speisungswassers?) einseitig charakterisierte Oligotrophie handelt, lasse ich augenblicklich unentschieden. Die bisherigen limnologischen Kenntnisse der Karstseen sind dafür noch ungenügend. Die Oligotrophie der Seen des dinarischen Karstes weist aber ein auffallendes regionales Merkmal auf: die temperaturbedingte, relativ große Schnelligkeit des Stoffumsatzes, die sich vor allem in der höheren Fischproduktion äußert. Die Karstseen erinnern dadurch an die oligotrophen Tropenseen, dessen Intensität des Stoffkreislaufes eine so hohe jährliche Gesamtproduktion bedingen soll, daß Thienemann (1931) diese Seen als eutroph bezeichnet. So weit können wir für die dinarischen Karstseen nicht gehen; immerhin soll die produktionsfördernde Schnelligkeit des Stoffumsatzes dieser Seen als ein regionaler Charakter scharf betont werden.

Die Karstseen, vor allem flache Poljeseen und kleine Dolinenseen, unterliegen sehr schnell einem Eutrophierungsprozeß, wenn sie veränderten pedologischen und besonders kulturellen Einflüssen ausgesetzt sind. Beispiele dafür gibt es genug und sie sind oft sehr lehrreich. So zeigt z. B. der Castoria-See einen ungewöhnlich hohen Eutrophierungsgrad (vgl. Stanković, 1931) der vor allem pedologisch bedingt ist. Dieser sonst flache (nicht über 10 m Tiefe) und mäßig große (28 km<sup>2</sup> Fläche) ägäische See zeigt alle typische Merkmale der Eutrophie: Wasserblüte, Sauerstoffschwund in den Tiefenschichten, eine sommerliche

Bodentierproduktion von durchschnittlich 221 kg/ha (ohne Mollusken!) und einen Fischertrag von rund 150 kg/ha jährlich! Hier kommen die allgemeinen pedologischen, für das ägäische Seengebiet typischen Faktoren zum Ausdruck: fruchtbare und relativ intensiv kultivierte alte Seensedimente, die das ganze ausgedehnte, bis auf den Umfang des heutigen Sees ausgetrocknete Castoriabecken einnehmen.

Auch die kleinen Dolinenseen des Beograder Karstes sind durch pedologische und kulturelle Einflüsse stark eutroph geworden. Sie liegen inmitten der hoch kultivierten Braunerden und sind von menschlichen Ansiedelungen unmittelbar umgeben.

Ein sehr lehrreiches Beispiel der kulturbedingten Eutrophierung zeigen zwei kleinen Dolinenseen in der Mündungsgebiet der Neretva (Dalmatien): Lokvenica und Vrvnik. Dieser letzte See, deren Umfang nicht 10 ha übertrifft und deren Tiefe etwa 9 m beträgt, ist gewöhnlich als ein Bestandteil des größeren Baćina-Sees betrachtet; seit mehr als 20 Jahren wurde aber Vrvnik, — infolge der technischen Maßnahmen (Tunellbohrung), die eine künstliche Entwässerung der sonst abflußlosen Baćina-Sees ermöglicht haben, — von diesem letzteren abgetrennt. Das dolinenförmige und abflußlose Becken des Vrvnik-Sees ist von einem schmalen Streifen schwach fruchtbaren Kulturbodens umrandet, der unter Weingarten liegt. Sonst ist die Umgebung kahl und verkarstet. Der See ist offenbar oligotroph: das sehr klare Wasser (Sichttiefe etwa 5 m) ist im Sommer in allen Tiefen sauerstoffreich und enthält ganz geringe Mengen von Phytoplankton. Die Bodenbesiedelung ist relativ licht, und zwischen den Chironomidenlarven wurden keine *plumosus*-Larven beobachtet.

Dagegen weist der benachbarte kleinere und etwas seichtere (größte Tiefe etwa 6,5 m), sonst auch dolinenförmige und abflußlose Lokvenica-See, ganz andere trophische Merkmale auf. Sein Wasser ist wenig durchsichtig (Sichttiefe kaum 1,5 m), vegetationsgetrübt; die Tiefenschichten sind ohne Sauerstoff; die Bodenablagerungen zeigen die Eigenschaften des typischen Faulschlammes mit deutlichem Geruch. Die Bodenfauna ist durch *plumosus*-Larven gekennzeichnet. Der See ist also deutlich eutrophiert und seine Eutrophie ist kulturbedingt. Der See liegt inmitten einer größeren Uvala mit flachem, fruchtbarem und gut kultiviertem Boden (Ackerbau). Dazu noch dient der See, infolge seiner leichteren Zugänglichkeit, als viel besuchtes Viehtränken (s. Abb. 4).

Ähnliche Fälle von kulturbedingter Eutrophierung der kleinen Dolinenseen lassen sich im dinarischen Karstgebiet sehr oft beobachten. Da die oberirdischen Gewässer im Karste vielmehr eine Seltenheit sind und oft einzige Wasserreservoirire der ganzen Umgebung darstellen, sind sie von der Bevölkerung als Trink- und Waschwasser ausgiebig verwertet, besonders wenn sie leicht

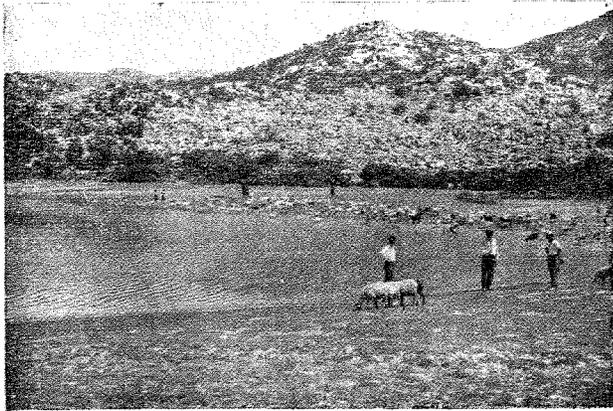


Fig. 4. Viehtränken am Lokvenica-See.

zugänglich sind. Deshalb unterliegen sie sehr schnell den kulturellen Einflüssen, die ihren Produktionstypus gänzlich verändern können. Wenn aber solche Einflüsse ausbleiben, dann bewahren die Karstseen, sogar die kleinen Dolinenseen, ihren normalen oligotrophen Charakter auf.

---

Es braucht kaum hervorgehoben zu sein, daß die vorhergehenden Auseinandersetzungen keinen Anspruch darauf haben, eine endgültige Erklärung der produktionsbiologischen Verhältnisse der Karstseen zu geben. Mein Hauptzweck war vor allem einen Beitrag zur näheren Kenntnis dieser Verhältnisse zu geben und einige daran sich anknüpfenden Grundfragen der Karstlimnologie zu berühren. Die bisherigen vergleichenden regional-limnologischen Untersuchungen beschränkten sich vorwiegend auf die Gewässer der nördlichen humiden Breiten; sie schufen die erste Grundlage zum Ausbau der modernen Seetypenlehre. Diese Grundlage wurde durch die neuesten Forschungen der Gewässer

der zweiten großen humiden Region, nämlich jene der Tropen, wesentlich erweitert, und es ist bekannt welchen tiefgreifenden Einfluß diese Forschungen auf die limnische Typologie ausgeübt haben. Regional-limnologisch fast unberührt blieben aber bis jetzt die Gewässer der dazwischen liegenden ariden und semiariden Gebiete, zu welchem letzteren auch die Karstregion des Balkans zuzurechnen ist. Von den beiden humiden Regionen weichen diese Gebiete sowohl klimatisch wie auch erdgeschichtlich sehr stark ab. Das trifft besonders die semiariden Gebiete um die Mittelmeere zu. Nicht nur durch den Gebirgsbau, der vorwiegend aus mächtigen, kalkreichen mesozoischen Tiefensedimente besteht, sondern auch durch die tektonische und geomorphologische Züge und durch die damit verbundene Mannigfaltigkeit der Oberflächenformen, sind diese Gebiete auffallend gekennzeichnet. Dazu kommen noch die klimatische Züge, die besonders in der ausgesprochen ungleichmäßigen Verteilung der Niederschläge ihren Ausdruck finden. Es ist daher zu erwarten, daß die Gewässer semiarider Gebiete ganz abweichende morphologische, hydrographische und nicht zuletzt produktionsbiologische Merkmale aufweisen müssen, die aber mit den allgemeinen geographisch-geologischen und klimatischen Eigenschaften der Landschaft im innigen Zusammenhang stehen. Der astatische Gewässertypus, der in den ariden Gebieten in extremer Entfaltung auftritt, ist auch hier bezeichnend; in der Karstregion ist dieser Typus noch durch spezielle hydrographische Verhältnisse mitbestimmt. Die astatischen Gewässer sind aber erst in allerjüngster Zeit als regionale Erscheinungen erkannt geworden. Durch welche verschiedene regionale Faktoren und auf welche Weise wird die Astasie bedingt und erhalten; wie und inwieweit sind die produktionsbestimmenden Faktoren von der Astasie beeinflußt und welche verschiedene Produktionstypen unter den astatischen Gewässern der semiariden Gebiete zu unterscheiden sind, — es sind Probleme, die erst durch die umfassenderen Untersuchungen auf regionaler Grundlage erkannt und definiert werden sollen. Die regionale Limnologie wird sich dadurch ganz neue Gesichtspunkte erwerben; für die Gewässertypenlehre werden diese Untersuchungen wesentlich breitere Grundlagen schaffen.

---

## LITERATURVERZEICHNIS:

- Alm, G.*: Bottenfaunan och fiskens biologi i Yxtasjön. — (Meddel. fr. Kungl. Lantbruksstyrelsen, Stockholm, 236, 1922).
- Buschkiel, A. L.*: Fischereiliche Früchte der deutschen limnologischen Expedition nach Niederländisch-Indien. — (Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd 8, 1930).
- Cvijić, J.*: Osnove za geografiju i geologiju Stare Srbije i Makedonije. — (Bd. III, Beograd, 1911).
- Carikov, D.*: Bodenkundliche und landwirtschaftliche Untersuchungen im Skadar-Gebiete. — (Bull. Min. Agriculture, Beograd, Ann. VIII, 1930).
- Daneš, I.*: Uvodi dolni Neretvi. — (Knih. české spol. zem. v Praze, 4, 1905).  
 ——— und *Thon, K.*: Die westherzegovinische Kryptodepression. — (Pettermann's Mitteil., V, 1905).
- Emszt, K.*: Die schemische Zusammensetzung des Schlammes und des Untergrundes vom Balaton-See-Boden. — (Res. Wiss. Erforsch. Balaton-See, I, 1911).
- Gavazzi, A.*: Die Seen des Karstes. — (Abhandl. geogr. Ges. Wien, V, 1904).  
 ———: Prilozi za limnologiju Plitvica. — (Prirodosl. istraž. Hrvatske i Slavonije, 14, 1919).
- Gesner, F.*: Limnologische Untersuchungen am Skadar (Skutari)-See. — (Bull. Inst. Jard. Botan. Univ. Beograd, T. III, 1934).
- Hummel, K.*: Über Sedimentbildung im Bodensee. — (Geol. Arch., 2, 1923).  
 ———: Sedimente indochinesischer Süßwasserseen. Arch. Hydrobiol., Suppl.-Bd. 8, 1931).
- Jakovljević S. et Stanković S.*: Particularités limnologiques des eaux karstiques de la région de Beograd. — (Bull. Inst. Jard. Botan. Univ. Beograd, 2, 1932).
- Lundbeck, J.*: Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. — (Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. 7, 1926).
- Naumann, E.*: Einige neue Gesichtspunkte zur Systematik der Gewässertypen. (Arch. Hydrobiol., 1929).  
 ———: Grundzüge der Regionalen Limnologie. — (Binnengewässer, 11, 1932).
- Protić, Dj.*: Hydrobiologische und Planktonstudien an Seen Bosniens und der Hercegovina. — (Glasnik zem. Muz. Bosn. Herceg., 37, 1925; Serbokroatisch mit deutsch. Res.).
- Rössler, E.*: Beitrag zur Fischereibiologie des Skadarsees. — (Ribarski list, Sarajevo, 6, 1931; serbokroatisch).
- Stanković, S.*: Productivité piscicole des lacs balkaniques du sud. — (Glasnik Geogr. Društva, Beograd, 15, 1929; serbokroatisch mit franz. Res.)  
 ———: Sur les particularités limnologiques des lacs égéens. — (Verhdl. I. V. L. 5, 1931).  
 ———: La zone à coquilles des lacs balkaniques du sud. — (Recueil trav. offert à J. Georgevitch, Beograd, 1933).
- Thienemann, A.*: Der Produktionsbegriff in der Biologie. — (Arch. Hydrobiol. 22, 1931).  
 ———: Tropische Seen und Seentypenlehre. — (Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd. XI „Tropische Binnengewässer Bd. II“, 1931).

*Thienemann, A.*: Sind die großen Alpenseen alkalitroph? — (Arch. Hydrobiol. 24, 1933).

*Wassmund, E.*: Lacustrische Unterwasserböden (Seenablagerungen der nördlichen humiden Breiten). — (Blanck's Bodenlehre, V, 1930).

—————: Der Karstquellsee Estany de Banyoles in Katalonien. — (Geogr. Wochenschr., 1934).

*Zavřel, J.*: Bemerkungen zur Chironomidenfauna einiger balkanischen Seen. — (Verhdl. der I. V. L., V, 1931).

—————: Chironomidenfauna des Ohrid-, Prespa-, Skutari- und Dojran-Sees — (Glas d. Serb. Akad. Wissensch., 1932; serbokroatisch).

---