

Zur Populationsdynamik des Makrobenthos im Velenceer See

Von

Á. BERCEK*

Die Erkundung der quantitativen und qualitativen Verhältnisse des Makrobenthos eines Sees — wie dies auch THIENEMANN bemerkt — sind seither im Gange, seitdem entsprechende Geräte zur Verfügung stehen. Es ist bereits ein halbes Jahrhundert seither vergangen, daß EKMAN 1915 die Ergebnisse seiner quantitativen und qualitativen bodenfaunistischen Untersuchungen vom Vättern-See und das zur Probeentnahme konstruierte Gerät bekanntgegeben hat (14). Dies Gerät erlangte 1921, nach der Modifikation von BIRGE (8) seine heutige Form, womit dann auch die weitläufige Erforschung der Bodenfauna ihren Anfang nimmt. Bereits auf Grund der ersten bahnbrechenden Arbeiten (EKMAN, BIRGE, ALM, JUDAY, LUNDBECK usw.) zeigte sich die vielfältige Bedeutung der Untersuchungen: es wurden unsere Kenntnisse faunistisch, ökologisch sowie in Hinsicht der Seetypenlehre und des Stoffkreislaufes gleicherweise weitgehend bereichert.

Es formten sich Gesichtspunkte heraus, auf Grund deren die Proben und die Bearbeitung des Materials durchgeführt werden können. Es sind dies:

- A. Den zu bestimmenden Werten nach
 - 1. absolute Werte (Abundanz und Gewichtsichte/Flächeneinheit),
 - 2. relative Werte (Art- bzw. Gewichtsprozentverhältnisse).
- B. Der zeitlichen Untersuchungsdauer nach
 - 1. einmalige Untersuchungen,
 - 2. serienuntersuchungen (mehrjährige, jahreszeitliche Untersuchungen).
- C. Dem Untersuchungsgebiet nach
 - 1. an einer einzigen Stelle,
 - 2. in verschiedenen Tiefen, Zonen,
 - 3. in verschiedenen Biotopen,
 - 4. in verschiedenen Wassertypen durchgeführte Untersuchungen.

Sämtliche Untersuchungen (und deren Kombinationen) sind selbstverständlich auf eine oder mehrere systematische Kategorien bzw. Ökotypen durchführbar.

Die Möglichkeiten der erörterten Gesichtspunkte wurden von den erschienenen Arbeiten natürlich in verschiedenen Variationen gebraucht. Besonders auffallend ist es, daß nur ein Bruchteil der bisherigen Angaben sich auf seichte Seen bezieht. Während über Verhältnisse künstlicher-halbkünstlicher Fischteichen eine größere Anzahl von Beiträgen vorliegen (2, 18, 21, 22, 23, 32), sind solche auf natürliche seichte Gewässer, insbesondere auf

* Dr. ÁRPÁD BERCEK, Egyetemi Állatrendszertani Tanszék (Institut für Tier-systematik der Universität), Budapest, VIII. Puskin u. 3.

großflächigere seichte Seen kaum vorzufinden. Dieser Umstand gab mir in erster Reihe die Anregung, für meine im Jahre 1956 verfertigte Dissertation, als Hauptthema die serienmäßigen quantitativen und qualitativen Untersuchungen des Makrobenthos an festgelegten Stellen des Velencer Sees zu wählen (3).

Bei der Wahl meines Themas beeinflusste mich nicht im geringem Maße auch der Umstand, daß MAUCHA in seiner 1931 erschienene Arbeit (25) die großflächigen seichten Seen — bei denen er den Balaton, den Velencer See und den Fertő als Typen hinstellt — als selbständige „pannonische“ Seetypen vorschlägt zusammenzufassen. Obwohl seine Beweisführungen auf den Gasverhältnissen der Gewässer und anderen allgemeinen limnologischen Eigenschaften beruhen, drängt er darauf die Vertreter der Seetypen baldigst auch einer gründlichen hydrobiologischen und ökologischen Untersuchung zu unterwerfen. Eben deswegen ist es vielleicht nicht übertrieben zu behaupten, daß meine Zielsetzungen auch aus regionallimnologischem Gesichtspunkt betrachtet notwendig und zeitgemäß sind. Schließlich und endlich sind die Untersuchungen des Velencer-Sees auch schon deswegen zeitgemäß, da es sich um einen noch in ziemlich natürlichem Zustand befindlichen, extrem eutrophen und fischreichen See handelt.

Über die Ergebnisse einheimischer bodenfaunistischer Untersuchungen kann auf Grund der bisher erschienenen Arbeiten nur sehr wenig ausgesagt werden. Im Jahre 1934 erschien eine Arbeit von MOON (28), in welcher Benthos-Untersuchungen angeführt werden, die bei einer einzigen Gelegenheit an einem Querprofil im Balaton erlangt wurden, wobei leider die Chironomiden nur mit dem Gattungsnamen angeführt sind. Über die produktionsbiologischen Probleme des Balatons berichtet, veröffentlichte ENTZ, 1954 (15) äußerst wertvolle Individuenzahl- und Gewichtsangaben der Benthosorganismen.

Meine weiter oben bereits erwähnte Dissertation (3) enthält unter anderem die Ergebnisse meiner 2-jährigen serienmäßig durchgeführten Untersuchungen, welche in der Zwischenzeit von 1952–1955 auf ausgewählten Stellen des Cseke-Sees in Tata und auf dem Velencer See geführt wurden. Dies waren die ersten einheimischen quantitativen und qualitativen serienmäßig durchgeführten Makrobenthos-Untersuchungen. Die Untersuchungsergebnisse des Cseke-Sees wurden bereits veröffentlicht (6), die des Velencer Sees werden, unter Berücksichtigung der sich seither ergebenden neueren Gesichtspunkte, nachstehend zusammengefaßt.

Unabhängig von diesen Untersuchungen wurden gelegentliche Makrobenthos-Forschungen auch auf dem Öreg-See bei Tata und auf dem ganzen Gebiet des Velencer-See durchgeführt, deren Ergebnisse 1961 bekannt gegeben wurden (4). Die 1956 erschienene Arbeit von BERINKEY und FARKAS (7) gibt die Untersuchungsergebnisse des Soroksärer-Donauarmes (ein durch Stauwehren abgesperrter Arm mit sehr langsam strömendem Wasser) bekannt. Die während eines Jahres an einem Punkt erfolgten Bodenfauna-Untersuchungen lassen sich aus methodischen Gründen hinsichtlich der quantitativen Angaben weniger gut werten. Schließlich faßt ENTZ in seiner 1966 erschienene Arbeit die Ergebnisse seiner wertvollen quantitativen Forschungen zusammen, welche der Verfasser an verschiedenen Punkten des Balatons in den Monaten September und November 1964 und im Mai 1965 durchgeführt hat.

Zielsetzung der Untersuchungen

An Hand der Serienuntersuchungen am Velencer See wurde bestrebt Antwort auf nachstehend angeführte Fragen zu erhalten.

1. Wie gestaltet sich die Artenzusammensetzung der Bodenmakrofauna? In welchem Maße verändert sich die prozentuelle Verteilung der Arten während des Jahres.

2. Wie gestalten sich die quantitativen Verhältnisse der Makrofauna? Läßt sich ein periodischer Massenwechsel gut verfolgen? Wenn ja, welche bedeutenderen Faktoren bestimmen ihren Verlauf?

3. Zu welchen Ergebnissen führt der Vergleich der von verschiedenartigen Sammelstellen erhaltenen Angaben aus dem Gesichtspunkt des unter 1. und 2. gestellten Fragen?

4. Welche eventuellen Feststellungen ermöglichen sich aus den erlangten quantitativen und qualitativen Verhältnissen, im Vergleich zu entsprechenden Versuchsangaben anderer seichter Seen, zu ziehen?

Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Der Velencer See liegt in SW-Richtung 50 km von Budapest entfernt in einer NO-SW-lichen Deflationsvertiefung. Der See liegt in einer Höhe vom 106 m über dem Meeresspiegel. Die Ausdehnung des Sees beträgt 24 km², wovon 9 km² mit mehr oder weniger zusammenhängendem Röhricht besetzt ist. Die Durchschnittstiefe des Wassers beträgt 1,2 m, die größte Tiefe liegt nicht über 2,0 m. Gespeichert wird der See durch die Niederschläge (insgesamt 550–600 mm pro Jahr!), durch den Császár-Bach und durch die am Seeboden entspringenden, jedoch unbedeutenden Quellen.

Auf Grund von vorausgehenden Untersuchungen konnte von mir festgestellt werden, daß im östlichen Teil des Sees, unter einem ungefähr 100 ha großen offenen Wasserspiegel ein kennzeichnender weicher, grauer Schlamm von Gyttja-Typ vorkommt. Deswegen wurden hier und in unmittelbarer Umgebung die drei ständigen Sammelstellen, deren nähere Beschreibung im späteren noch folgen wird, festgelegt. Das Sammelgebiet bzw. die Lage der Sammelstellen wird auf Abb. 1 veranschaulicht.

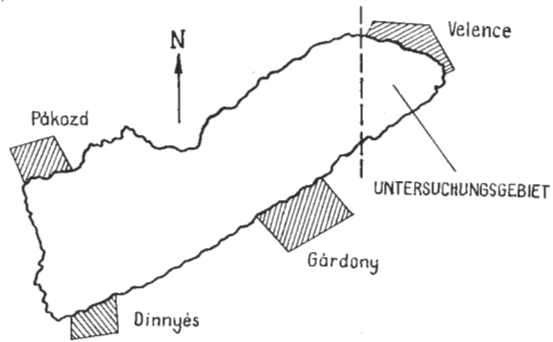


Abb. 1. Plan des Velencer-Sees

Methodik

Die Serienuntersuchungen wurden in der Zwischenzeit vom 20. III. 1953 und 13. IV. 1955 durchgeführt. Mit Ausnahme der Monaten Dezember, Januar und Februar erfolgten die Terrainarbeiten gewöhnlich monatlich, wenn nur äußerst schlechtes Wetter (starker Wind!) oder andere technische

Tabelle 1. Temperaturangaben der I. Sammelstelle (°C)

Zeitpunkt		Luft	Wasseroberfläche	Schlamm	
20.	III. 1953.	12,00	13,0	11,5	—
15.	IV. 1953.	12,00	15,5	13,0	—
10.	VI. 1953.	14,00	25,0	26,5	20,0
2.	VII. 1953.	12,00	25,0	22,0	21,5
14.	VIII. 1953.	11,00	28,0	23,0	22,0
17.	X. 1953.	10,00	19,0	16,5	14,0
13.	XI. 1953.	11,00	7,0	6,5	8,0
13.	III. 1954.	10,30	12,0	9,5	7,5
8.	IV. 1954.	11,00	14,0	11,0	8,5
12.	V. 1954.	10,00	20,5	18,5	14,0
25.	VI. 1954.	11,00	24,0	26,0	22,5
22.	VII. 1954.	11,00	26,0	25,0	23,5
2.	VIII. 1954.	11,20	29,0	27,0	24,8
13.	IX. 1954.	10,45	21,0	21,5	20,0
5.	X. 1954.	11,00	15,0	13,0	12,0
11.	XI. 1954.	11,30	16,0	10,0	10,3
22.	IV. 1955.	11,10	9,5	10,0	8,5
13.	VI. 1955.	10,30	20,0	18,5	17,5



Abb. 2. Plan des Untersuchungsgebietes

Gründe mich davon nicht abhielten. Es wurden bei 18 Gelegenheiten insgesamt 270 Sedimentproben genommen. Die Zahl der bearbeiteten Chironomidenlarven beträgt 4646. Chemische Analysen erfolgten bei 8 Gelegenheiten.

Für die Serienuntersuchungen wurden am See drei ständige Sammelstellen ausgewählt, und zwar eine auf offenem Wasser (I), eine am Rand des Schilfbestandes (II), und eine, in der innere, vom Schilf umgebene offene Wasserfläche, „Öreg-Tisztás“ genannt (III). (Siehe Abb. 2). An der II. Sammelstelle wurden die Proben in 1 m Entfernung vom Schilfbestand genommen. An der I. Sammelstelle wurde die Temperatur der Luft, der Wasseroberfläche und des Schlammes

registriert. Beobachtet und notiert wurde weiterhin die Qualität des Schlammes (Farbe, Korngröße, Detritus, Algenüberzug) und die H_2S -Verhältnisse.

Bestimmt wurde ferner die organische Substanz des Schlammes vom I. und II. Sammelstelle. Der O_2 -Gehalt des Bodenwassers und der pH-Wert wurde bei 5 bzw. 8 Gelegenheiten nach den Halbmikro-Feldmethoden von MAUCHA (26) bestimmt. Da ich die Untersuchungen seinerzeit ohne jegliche Hilfe allein in einem Ruderboot habe durchführen müssen, sind gewisse Untersuchungen (z. B. chemische Serienanalysen) fortgeblieben.

Die Temperaturmessungen erfolgten mit einem Wasserthermometer von 0,5 °C Einteilung. Die Temperatur der Wasseroberfläche wurde in einer Tiefe von 10 cm, die Lufttemperatur im Schatten, etwa 50 cm über dem Wasserspiegel gemessen. Die Temperatur des Schlammes wurde noch im Bodengreifer in 5–6 cm Tiefe der Probe ungefähr drei Minuten lang gemessen. Der Zeitpunkt der Temperaturmessungen wurde jedesmal registriert.

Die Aufnahme der quantitativen Bodenfauna-Proben erfolgten mit dem EKMAN-BIRGE-Bodengreifer, dessen Innenmaße $15 \times 15 \times 15$ cm betragen. Die Grundfläche der Sedimentprobe betrug also 225 cm², d. h. rund 1/44 m². An den drei Sammelstellen wurden bei jeder Gelegenheit 5–5 Proben genommen. Die Proben wurden dann auf ein Bronzesieb geschüttet und gesiebt. Sämtliche im Sieb zurückgebliebene Tiere — also auch die Nicht-Chironomiden — konservierte ich nach jeder Probeentnahme gesondert im 70%igem Alkohol.

Schließlich wurden sämtliche Beobachtungen, denen ich aus ökologischem Gesichtspunkt Bedeutung zumaß, registriert (z. B. Entwicklungsstadium des Schilfes, die ungefähre Menge der Exuvien usw.).

Bei der Wertung des Chironomidenlarven-Materials wurde dem Zahlenverhältnis der selben Art angehörenden, aber in verschiedenen Entwicklungsstadium befindlichen Larven, sowie dem Anteil der Nicht-Chironomiden zur Gesamtf fauna, besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

Physikalische, chemische Verhältnisse

An den drei ständigen Sammelstellen wurde die Tiefe des Wassers öfters gemessen. Die Mittelwerte der Messungen sind die folgenden: Sammelstelle I: 1,4 m, Sammelstelle II: 0,8 m, und Sammelstelle III: 1,7 m.

Die auf dem offenen Wasser, an der Sammelstelle I gemessenen Temperaturangaben sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Wie aus der Tabelle hervorgeht, zeigen die Temperaturwerte des Schlammes im Vergleich zu den der Wasseroberfläche keine besondere Unterschiede, was eben auf die Seichtheit des Sees zurückzuführen ist. Der durchschnittliche Temperaturunterschied beträgt bloß 1,9 °C.

Seinem chemischen Charakter nach ist der Velencer See, auf Grund der Aufteilung von MAUCHA ein ausgesprochenes Soda- (Szik-) Gewässer und gehört der Natrium-Magnesium-Hydrokarbonat alkalimnohalin Type an.

Gut widerspiegelt sich dies in dem Diagramm (27, nach MAUCHA) welches auf Grund der chemischen Analysen des Sees — durchgeführt von VARGA E. KOZMA — fertig wurde (Abb. 3).

Die Ergebnisse meiner pH- und O_2 -Analysen sind in Tabelle 2 und 3 angeführt.

Die Sedimente der drei Sammelstellen werden nachstehend kurz charakterisiert.

Tabelle 2. pH-Werte der drei Sammelstellen

Datum	S a m m e l s t e l l e					
	I		II		III	
	Oberfl.	Grund	Oberfl.	Grund	Oberfl.	Grund
15. IV. 1953.	8,06	—	8,15	—	8,10	—
2. VII. 1953.	8,15	—	8,24	—	8,24	—
14. VIII. 1953.	8,45	—	8,45	—	8,33	—
12. V. 1954.	8,15	8,15	8,24	8,24	8,15	8,20
22. VII. 1954.	8,24	8,20	8,33	8,39	8,24	8,24
5. X. 1954.	8,70	8,70	8,70	8,96	8,83	8,96
11. XI. 1954.	8,06	8,06	8,06	8,10	7,96	7,96
13. VI. 1955.	8,33	8,28	8,28	8,33	8,33	8,33

Sammelstelle I. Dunkelgrauer, fein sich anfühlender, klebriger Schlamm, mit schwachem Schwefelwasserstoff-Geruch. Enthält keinen größeren pflanzlichen Detritus. An der Oberfläche des Schlammes oft dünner Algenüberzug. Gehalt der organischen Substanz im Prozent des Trockengewichtes ausgedrückt: 15,13% (bestimmt vom Herrn Dr. G. CSAJÁGHY, dem auch an dieser Stelle mein bester Dank gebührt). Interessant ist es zu erwähnen, daß an einer ziemlich ähnlichen Stelle des Balatons durch die selbe Analysenmethode ein Wert von 8% erhalten wurde (12).

Sammelstelle II. Schwarzer, fein sich anfühlender, etwas weniger klebriger Schlamm, mit starkem Schwefelwasserstoff-Geruch. Enthält in kleinen Mengen auch groben pflanzlichen Detritus. Algengewebe ließ sich an der Oberfläche nicht nachweisen. Gehalt an organischer Substanz: 19,34% (nach Dr. G. CSAJÁGHY). An ähnlichen Stellen im Balaton beträgt dieser Wert 13% (12).

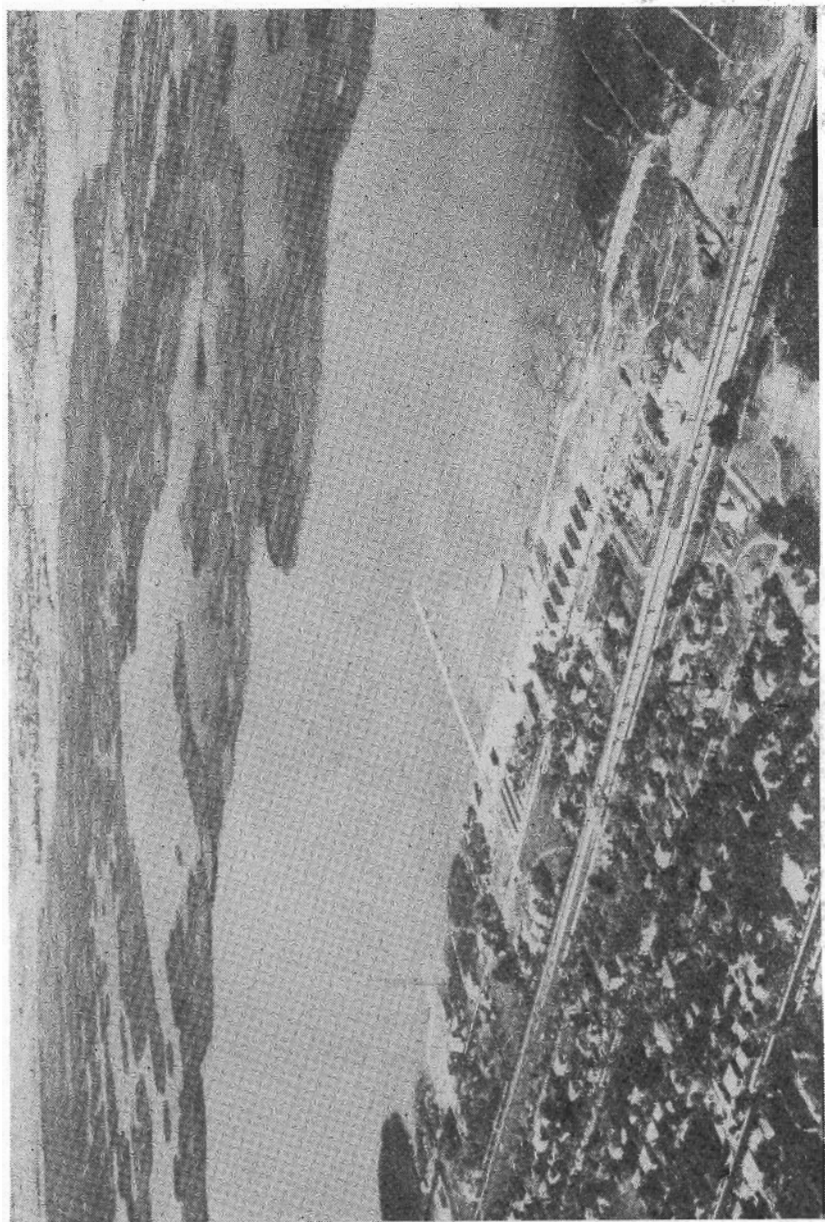
Sammelstelle III. Graues, mit Sand vermishtes, sich rauher anfühlerndes, kaum klebriges Sediment, mit Schwefelwasserstoff-Geruch. Es ist weder grober pflanzlicher Detritus noch Algengewebe vorzufinden.

Zwischen dem weiter oben angeführtem Sedimentgepräge der einzelnen Sammelstellen und dem gelösten O₂-Gehalt des entsprechenden Bodenwas-

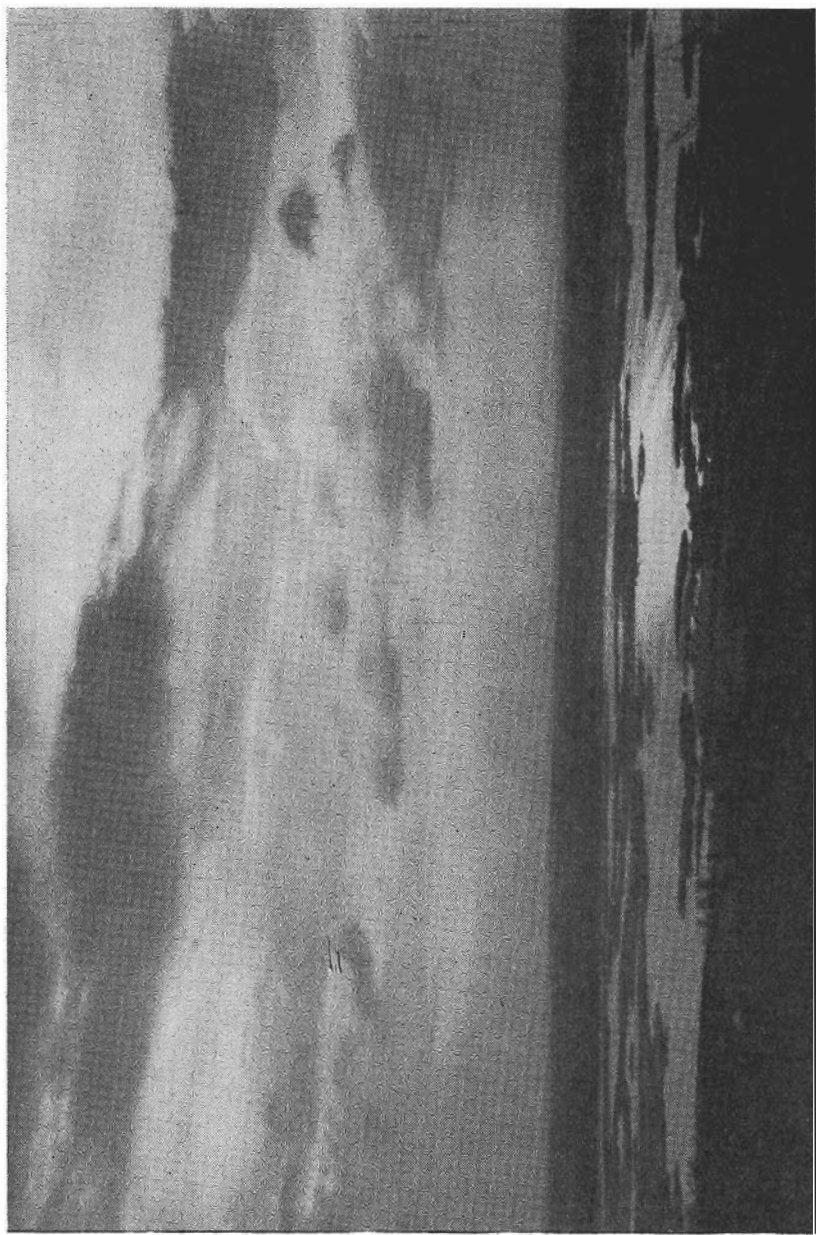
sers bestehen Zusammenhänge. In Verbindung damit lohnt es sich die von CSAJÁGHY & TOLNAY (12) festgelegte O₂-H₂S-Grenze in Erinnerung zu rufen, welche hinsichtlich der Zersetzungsprozesse organischer Sedimente äußerst kennzeichnend ist. Die Einstellung der Niveaugrenze hängt von der — hauptsächlich durch die

Tabelle 3. Werte des gelösten O₂-Gehaltes im Bodenwasser der drei Sammelstellen (mg/l)

Datum	S a m m e l s t e l l e		
	I	II	III
12. V. 1954.	3,93	1,14	1,40
22. VII. 1954.	2,76	0,25	1,07
5. X. 1954.	4,81	1,64	1,46
11. XI. 1954.	5,02	1,95	2,02
13. VI. 1955.	3,52	0,80	1,59



Blick auf den Venetianer See vom Süden (Foto: MTI—JÁRAI)



Blick auf den See vom Norden (Foto: MTI—Kácsor)

Temperatur beeinflusste — Intensität des organischen Stoffabbaues und vom gelösten O_2 -Vorrat ab.

Die niedrigsten O_2 -Werte wurden im Bodenwasser der II. Sammelstelle gemessen. Die Zufuhr von organischem Material ist wegen der Nähe des Schilfbestandes ausgiebig und rasch, es läßt sich stets starker Schwefelwasserstoff-Geruch verspüren. Die O_2 - H_2S -Grenze fällt also nahezu mit der Schlammoberfläche zusammen.

Nieder sind auch die O_2 -Werte der III. Sammelstelle. Hier finden wir etwas einen sandigen organischen Schlamm. Schwefelwasserstoff-Geruch ist stets verspürbar. Die O_2 - H_2S -Grenze steht wahrscheinlich im größten Teil des Jahres dem Niveau der Schlammoberfläche nahe.

An der I. Sammelstelle sind die O_2 -Werte schon höher. Das Röhrch liegt entfernter, der Nachschub an organischem Material besitzt ein anderes Gepräge, ist vielmehr planktonischen Ursprungs. In der oberen Schlammschicht sind die aeroben Zersetzungsprozesse im Übergewicht. Der Schwefelwasserstoff-Geruch ist bedeutend geringer, in der obersten Schlammschicht überhaupt nicht spürbar. Die O_2 - H_2S -Grenze liegt einige cm tief im Schlamm.

An dieser Stelle sei erwähnt, daß bei Erforschung der ökologischen Verhältnisse der Bodenfauna eigentlich das in der obersten Schlammschicht vorhandene Wasser, und nicht das über dem Schlamm liegende Wasser chemisch untersucht werden müßte. Da der gelöste O_2 -Gehalt des Wassers in der obersten Sedimentschicht mit den heute üblichen Methoden nicht befriedigend bestimmt werden konnte, war ich gezwungen auf übliche Weise die Werte des Bodenwassers zu erlangen, obwohl es mit Gewißheit anzunehmen ist, daß zwischen den beiden bedeutende Unterschiede geben kann. Zum relativen Vergleich jedoch eignen sich, wie dies die weiter oben angeführten Beispiele zeigen, auch die Werte des Bodenwassers.

Übrigens wird dies äußerst wichtige Frage auch von BRUNDIN (10) angeschnitten.

Untersuchungsergebnisse

Quantitative Verhältnisse

Die quantitativen Verhältnisse sowie deren Veränderungen sind durch den Umstand, daß 99,8% der Chironomiden-Larven der Art *Chironomus plumosus* (L.) angehören, äußerst übersichtlich geworden.

Auf Grund von Originaltabellen (3), die ich an Hand des bearbeiteten Untersuchungsmaterial verfertigte, wurden die auf 1 m² fallenden Durchschnittswerte der Abundanz der Sammelzeit und den Probestellen nach zusammengestellt. In der Tabelle wird auch die Zahl der jüngeren (1-2.

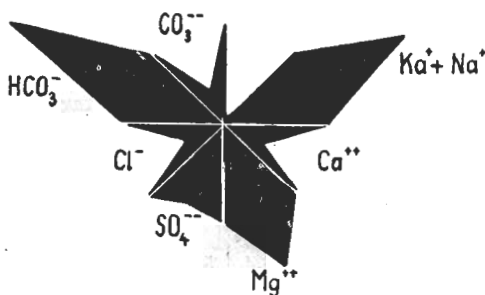


Abb. 3. Chemische Zusammensetzung des Wassers im Velence-See am 30. III. 1966 bei der Ortschaft Velence. (Analysergebnisse von FRAU VARGA, E. KOZMA)

Entwicklungsstadium befindlichen) und älteren (3-4. Entwicklungsstadium befindlichen) Larven angeführt (Tabelle 4). Die Mengenangaben werden auch in Diagrammen veranschaulicht (Abb. 4). Diese eignen sich — wie dies zu ersehen ist — ausgezeichnet zur Vorführung und Erklärung des Massenwechsels.

An der I. Sammelstelle ist die Zahl der Larven im Jahre 1953 vom März bis April gefallen. Die nächsten, im Monat Juni erlangten Werte sind noch kleiner als im April, der Anteil der älteren Larven jedoch beträgt bloß 23,2%, gegenüber dem 95,2%—84,5% der Monate März-April. Dies bedeutet zugleich, daß die Schwarmzeit ungefähr 2-3 Wochen vor der Aufnahme im Juni erfolgen mußte, registriert hätte dies nur mit einer im Mai durchgeführten Untersuchung werden können. Die Werte des Juli zeigen im Diagramm eindeutig ein in der unmittelbaren Vergangenheit, bzw. ein im Laufe

Tabelle 4. Abundanzwerte der Chironomiden-Larven (St/m^2)

Datum	Sammelstelle			Exuvien	Datum	Sammelstelle			Exuvien
	I	II	III			I	II	III	
20. III. 1953.	35,6*	0,0	—		12. V. 1954.	17,7	0,0	0,0	
	4644,4	541,0	—			408,3	18,0	18,0	
	4680,0	541,0	—	+		426,0	18,0	18,0	+++
15. IV. 1953.	586,2	0,0	—		25. VI. 1954.	444,0	17,5	8,6	
	3196,8	97,0	—			284,0	88,5	168,4	
	3783,0	97,0	—	+		728,0	106,0	177,0	++
10. VI. 1953.	2006,5	17,5	0,0		22. VII. 1954.	208,4	22,2	7,4	
	603,5	248,5	131,0			2499,6	317,8	103,6	
	2610,0	266,0	131,0	++		2708,0	340,0	111,0	+
2. VII. 1953.	44,5	0,0	0,0		2. VIII. 1954.	17,5	0,0	0,0	
	559,5	124,0	115,0			532,5	71,0	97,0	
	604,0	124,0	115,0	+++		550,0	71,0	97,0	++++
14. VIII. 1953.	62,7	8,6	0,0		13. IX. 1954.	106,5	0,0	0,0	
	1989,3	106,4	62,0			2024,5	284,0	89,0	
	2052,0	115,0	62,0	+		2131,0	284,0	89,0	++
17. X. 1953.	31,3	0,0	0,0		5. X. 1954.	843,0	0,0	0,0	
	368,7	38,0	12,0			142,0	151,0	18,0	
	400,0	38,0	12,0	++		985,0	151,0	18,0	+++
13. XI. 1953.	111,0	0,0	0,0		11. XI. 1954.	1189,7	0,0	—	
	2819,0	346,0	382,0			1296,3	35,0	—	
	2930,0	346,0	382,0	+		2486,0	35,0	—	+
13. III. 1954.	79,7	0,0	0,0		22. IV. 1955.	177,5	0,0	0,0	
	1811,3	71,0	44,0			1491,5	169,0	88,0	
	1891,0	71,0	44,0	+		1669,0	169,0	88,0	+
8. IV. 1954.	191,0	0,0	0,0		13. VI. 1955.	168,4	17,8	8,6	
	1443,0	207,0	37,0			1118,6	426,2	319,4	
	1634,0	207,0	37,0	++		1287,0	444,0	328,0	+

* Die ersten Angaben beziehen sich auf die jüngeren, die zweiten auf die älteren Larven, die dritten geben die Summe der beiden zusammen an. + = wenige, ++ = viele +++ = sehr viele Exuvien, ++++ = massenhaftes Vorkommen.

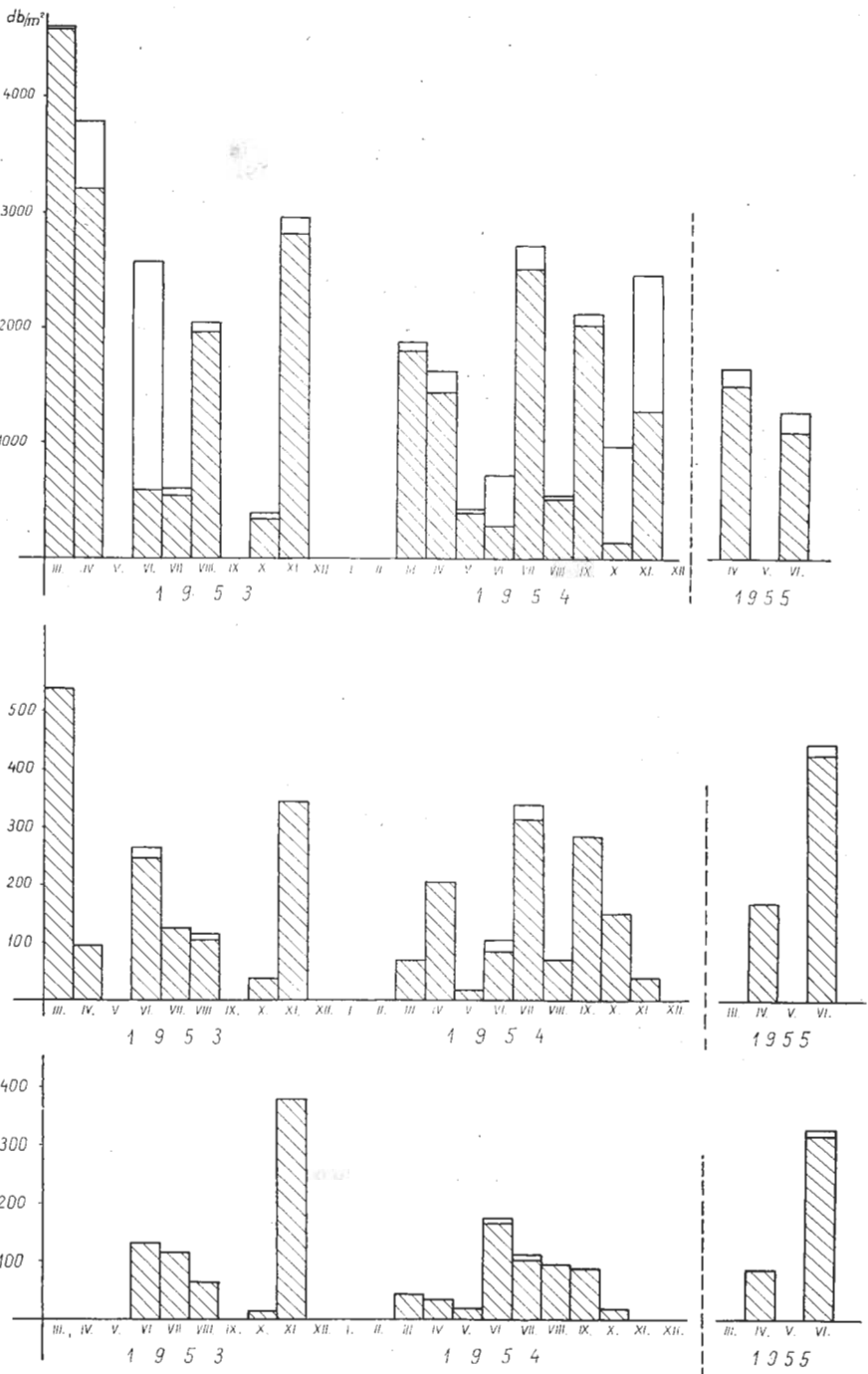


Abb. 4. Massenwechsel der Chironomiden-Larven und das Zahlenverhältnis der jüngeren-älteren Larven. (Die schraffierten Teile repräsentieren die älteren Larven)

sich befindliches Schwärmen an. Davon zeugen auch die in großen Mengen angetroffenen Exuvien. Die Aufnahme im August fiel zwischen zwei größere Schwärmen. Im Monat Oktober weisen die niederen Werte auf ein vorher abgelaufenes Schwärmen (September) hin. Die verhältnismäßig hohen Werte des Monats November weisen auf das kennzeichnende vorwinterliche Bild hin.

Die beiden extremsten Abundanzwerte wurden im März 4680 St/m² und im Oktober 400 St/m² erzielt, d. h. die höchsten Werte betragen etwa das 12-fache der niedrigsten.

Vom März bis April des Jahres 1954 ist die Individuendichte etwas gefallen. Im Mai sind die Werte sehr klein; welcher Umstand auf ein Schwärmen hinweist. Diese Tatsache konnte wieder durch das Auffinden von zahlreichen Exuvien bewiesen werden. Die Werte des Juni zeugen — wenn auch nicht vollkommen eindeutig — von einer sich vollzogenen Schwärmung, worauf der hohe Anteil der jungen Larven und die verhältnismäßig vielen Exuvien auch hindeuten. In den nachfolgenden Monaten, vom Juli bis November, wechseln sich größere und kleinere Werte, die die Zustände der Individuendichten während und zwischen der Schwärmezeit äußerst kennzeichnend widerspiegeln.

Die beiden extremsten Abundanzwerte wurden im Juli 2708 St/m² und Mai 426 St/m² erzielt. Die größeren Werte betragen rund das 6fache der kleineren.

Die Wertveränderungen der Abundanz der II. und III. Sammelstellen ermöglichen es nicht die sich wiederholenden Erscheinungen zu verfolgen. Dies ist unbedingt mit dem unausgeglichenen Lebensbedingungen und mit dem aus ökologischem Gesichtspunkt betrachteten „pejus“ Charakter der Gebiete zu erklären. Meine diesbezüglichen Vorstellungen wurden ausführlich bei den Ergebnissen der am Cseke-See bei Tata durchgeführten ähnlichen Untersuchungen erörtert (6, p. 245). Auffallend ist es, daß die Angaben von 1953 und 1954 im Vergleich auch noch zu je einem vorfrühlings- oder spätherbstlichen Abschnitt im Wert und in der Tendenz entgegengesätzlich sind.

Die Wertveränderungen der Abundanz der drei Sammelstellen vergleichend, kann festgestellt werden, daß an der I. Sammelstelle in beiden Untersuchungen — Jahren je drei Schwärme bestanden haben und zwar ungefähr Ende April, Anfang Juli und im September. Die Feststellung der Schwärmezeitpunkte ließ sich unter Berücksichtigung des Verhältnisses der „jüngeren — älteren“ Larven und durch die ungefähre Menge der Exuvien günstig bestimmen.

Artenprozentverhältnisse

Wie bereits erwähnt, gehörten die erbeuteten Chironomiden-Larven in 99,8% der Art *Chironomus plumosus* (L.) an. Die zurückgebliebenen 0,2% gehörten 5 anderer Arten an. Eine so überwiegende Dominanz von *Chironomus plumosus* ist, auch unter Berücksichtigung der ausländischen Literatur, als extremer Fall zu betrachten.

Aufschlußreich ist das Zahlenverhältnis der in der Schlamm- bzw. Schlammoberflächen-Fauna angetroffenen Nicht-Chironomiden zu den Chironomiden. In der nachstehenden Zusammenfassung zeigen die angegebenen

Tabelle 5. Prozentueller Anteil der Nicht-Chironomiden an der Makrofauna

Datum	S a m m e l s t e l l e									
	I				II			III		
	<i>Tubifex</i> sp.	<i>Chaoborus</i>	<i>Sphaeromias</i> sp.	Insges.	<i>Chaoborus</i>	<i>Sphaeromias</i> sp.	Insges.	<i>Chaoborus</i>	<i>Sphaeromias</i> sp.	Insges.
20. III. 1953.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—	—	—
15. IV. 1953.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	—	—	—
10. VI. 1953.	0,0	0,0	0,0	0,0	2,5	25,0	27,5	0,0	0,0	0,0
2. VII. 1953.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	18,7	18,7
14. VIII. 1953.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
17. X. 1953.	5,0	17,5	0,0	22,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13. XI. 1953.	0,4	3,7	0,0	4,1	27,7	0,0	27,7	6,4	0,0	6,4
13. III. 1954.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
8. IV. 1954.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
12. V. 1954.	0,0	2,0	0,0	2,0	75,0	0,0	75,0	62,5	12,5	75,0
25. VI. 1954.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
22. VII. 1954.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,7	11,7
2. VIII. 1954.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
13. IX. 1954.	0,0	0,0	0,4	0,4	11,1	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0
5. X. 1954.	3,8	8,4	0,0	12,2	20,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0
11. XI. 1954.	2,7	0,0	0,0	2,7	54,1	29,1	83,2	—	—	—
22. IV. 1955.	0,0	0,0	0,0	0,0	1,8	5,5	7,3	0,0	0,0	0,0
13. VI. 1955.	0,0	2,0	0,0	2,0	2,4	2,4	4,8	6,5	0,0	6,5

Prozentwerte, wieviel Prozent die Nicht-Chironomiden an den einzelnen Sammelstellen und bei den einzelnen Gelegenheiten im Verhältnis zur Gesamtmakrofauna ausmachen. Die in der Fauna vorkommenden Nicht-Chironomiden waren — ihrer Häufigkeit nach — die folgenden: *Tubifex* sp., Larven von *Chaoborus crystallinus* und zur *Sphaeromias* sp. gehörende Heleiden-Larven. Hier sei erwähnt, daß lebende Mollusken nie angetroffen werden konnten.

Gewichtsverhältnisse

Es unterliegt keinem Zweifel, daß bei quantitativen Untersuchungen es sehr erforderlich gewesen wäre, sämtliche quantitative Sammlungen auch aus dem Gesichtspunkt der Gewichtsverhältnisse zu bearbeiten. Dies hätte wohl — auf Grund von statistischen Angaben — erlaubt den jährlichen Verlauf des Biomassenwechsels genauer festzustellen und auf die jährliche Produktion zu folgern. So sehr dies auch erforderlich gewesen wäre, ließ sich dies wegen bedeutender Arbeitsaufwand unter meinen derzeitigen Verhältnissen nicht verwirklichen, so daß nur einige orientierenden Untersuchungen und Berechnungen durchgeführt werden konnten. Bei den Berechnungen wurden die Larven des 1. und 2. Stadiums, sowie des 3. und 4. nicht sepa-

Tabelle 6. Werte der Individuen- und Gewichtsichte an der I. Sammelstelle

Datum	Larvenstadien			
	1—2 St./m ² g/m ²	3—4 St./m ² g/m ²	1—4 St./m ² g/m ²	1—4 kg/ha
10. VI. 1953.	2006,5 8,02	603,5 16,89	2610,0 24,91	249,1
14. VIII. 1953.	62,7 0,24	1989,3 55,70	2052,0 55,94	559,4
13. XI. 1953.	111,0 0,44	2819,0 77,93	2930,0 78,37	783,7
12. V. 1954.	17,7 0,07	408,3 11,43	426,0 11,50	115,0
5. X. 1954.	843,0 3,37	142,0 3,97	985,0 7,34	73,4

riert behandelt, sondern Gewichtsmittelwerte gerechnet. Die Ergebnisse meiner Berechnungen werden in Tabelle 6 zusammengefaßt. Sämtliche Werte beziehen sich auf die I. Sammelstelle. Die auffallenden Gewichtsunterschiede, die zwischen den jüngeren und älteren Larven von großkörperigen *Chironomus plumosus* bestehen, machen es verständlich welchen Fehlern man entgegenläuft, wenn man nur den augenblicklichen Zustand der Biomasse berücksichtigt, ohne Mass- und Gewichtsangaben die Berechnungen allein auf Grund der Larvenzahl durchführen will.

Artliche Zusammensetzung der Fauna

An den untersuchten Punkten ist die Makrofauna des Velencer Sees sehr arm an Arten. Von sämtlichen Makroorganismen (also nicht nur Chironomiden!) ist *Chironomus plumosus* (L.) mit 96,8% vertreten.

Die während den Untersuchungen gesammelten Arten sind in Tabelle 7 zusammengefaßt. Es sei bemerkt, daß *Glyptotendipes polytomus* nur zufällig in den Schlamm geraten ist, es lebt gewöhnlich im Stengel von verstorbenen Wasserpflanzen. (Im Velencer See ist sie häufig anzutreffen.) Die drei Nicht-Chironomiden-Arten sind kennzeichnende Vertreter der Schlamm- bzw. Sedimentoberflächen-Fauna eutropher Seen.

Wertung der Untersuchungen

Die wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungsreihen lassen sich im folgenden zusammenfassen.

In der offenen Region der großen, seichten Seen sind beinahe sämtliche Faktoren — direkt oder indirekt — von der Seichtheit als Hauptfaktor beeinflusst. Das Bodensediment verdankt, seine von tiefen Seen abweichende Eigenart, ebenfalls diesem Umstand. Die Auf- und Abbauprozesse verlaufen im ganzen Querschnitt des seichten Wassers parallel, das Sediment kommt also nie mit einer ausgesprochenen tropholytischen Wasserschicht in Berüh-

Tabelle 7. Übersicht der angetroffenen Makrobenthos-Organismen

Systematische Einheit	Exemplare	Sammelstelle		
		I	II	III
Tubificidae				
<i>Tubifex</i> sp.	17	+	-	-
Diptera (larvac)				
Culicidae				
Chaoborinae				
<i>Chaoborus crystallinus</i> DEG.	103	+	+	+
Heleidae				
<i>Sphaeromias</i> sp. (<i>candidus</i> LOEW.?)	28	+	+	+
Chironomidae				
Tanypodinae				
<i>Tanypus punctipennis</i> MG.	1	+	-	-
Chironominae				
<i>Chironomus plumosus</i> L.	4636	+	+	+
<i>Cryptochironomus rostratus</i> K.	6	+	+	-
<i>Glyptotendipes polytomus</i> K.	1	-	+	-
<i>Polypedilum aberrans</i> TSHERN.	1	+	-	-
„ <i>Polypedilum convictum</i> WALK.“	1	-	+	-

rung. Der Verlauf der Sedimentation — gleicherweise aus physikalischem wie chemischem Gesichtspunkt betrachtet — wird vom Wind stark beeinflusst, welcher wie bekannt bei solchen Gewässern das weiche Sediment leicht mehrere cm tief aufwirbelt. Dies hat offensichtlich eine große Bedeutung bei den Abbauprozessen der Sedimente.

Eine weitere Folge der Seichtheit ist auch die, daß die Lichtstrahlen bis auf den Grund durchdringen. Dies beeinflusst gleicherweise die Gestaltung der Gasverhältnisse im Wasser und Sediment und befördert eventuell die Ausbildung der Algenüberzüge an der Sedimentoberfläche. Die optischen Verhältnisse werden vom Wind natürlich ebenfalls beeinflusst, da durch das Aufwirbeln des Sedimentes die Strahlenmengen und die spektrale Zusammensetzung des Lichtes sich verändern.

Auch die einschlägige Literatur vernachlässigte den das Leben des Benthals seichter Gewässer beeinflussenden Faktor: die Sedimenttemperaturen, welche — auch schon im Sinne der VAN T'HOFF'schen Formel — die Intensität und den Charakter der chemischen und biologischen Vorgänge ausschlaggebend beeinflusst. Die Temperaturen der Sedimentoberfläche wichen bei den erörterten Untersuchungen im Durchschnitt kaum um 1,8 °C von der der Wasseroberfläche ab. Wenn man bedenkt, daß bei seichten Seen auf offener Wasserfläche die Temperaturen der Sedimentoberfläche während des Jahres einer Schwankung von 24,8 und 2 °C ausgesetzt sind, wird man im Vergleich zu den „echten Seen“ der gemäßigten Zone, wo die Temperaturen der Sedimente ständig um 4 °C liegen, die große Bedeutung dieser

Unterschiede verstehen. Hinsichtliche der Fauna kann es behauptet werden, daß die eigenartige Gestaltung des Bodentemperaturhaushaltes eine der wichtigsten abiotischen Folgen der Seichtheit ist. Es ist also nicht zufällig, daß VARGA dessen Studien am Fertő- (= Neusiedler) See eben den größten Teil seines Lebenswerkes bilden, auf Grund seiner Erfahrungen zu der auch aus hydrobiologischem Gesichtspunkt allgemeinen und wichtigen Folgerung gekommen ist, daß der Temperaturhaushalt des Bodensedimentes seichter Seen grundsätzlich von dem der tiefen Seen abweicht (37).

Überraschend ist es hingegen, daß die mit dem Massenwechsel des Makrobenthos seichter Seen sich befassenden (verhältnismäßig wenigen!) Arbeiten keine Temperaturangaben des Sedimentes angeben, obwohl dadurch viele Behauptungen eine Begründung gefunden hätten. Zweifellos werden die in der Literatur öfters angeführten Zyklen des benthonischen Massenwechsels von Fischteichen (und damit ihre Übersichtlichkeit!) durch das vollkommene Entwässern, oder durch teilweisiges Ablassen des Wassers gestört, da durch das Trockenlegen die Bodenfauna größtenteils zu Grunde geht (2). So läßt sich die Auswirkung der Sedimenttemperatur auch nur unter Berücksichtigung anderer Faktoren in Hinsicht des Massenwechsels der Makrofauna werten.

Es ergibt sich nun die Frage welche Bedeutung wird wohl, aus dem Gesichtspunkt der Auswertung der im Velencer-See durchgeführten qualitativen und quantitativen Untersuchungsreihen, hinsichtlich der direkten oder indirekten Wirkungen (Wind, Temperatur des Sedimentes) der Seichtheit zugemessen?

Quantitative Untersuchungen

An der I. Sammelstelle des Velencer Sees wurden im Jahresdurchschnitt 2000 Chironomiden-Larven pro m² angetroffen. Ähnliche Werte konnten in den gleichen Klimazonen sich befindlichen tiefen Seen, in der litoralen und sublitoralen Zone vorgefunden werden, doch ermöglicht so ein Vergleich keine Folgerungen, da die Verhältnisse der Seen stark voneinander abweichen (36, p. 395–495). Außer den physikalischen und morphologischen Unterschieden der einzelnen Seen, ist auch die Freßtätigkeit der verschiedenen Fischarten in ihrer Auswirkung als bedeutender Faktor zu schätzen. Eben deswegen sind selbst meine am Cseke-See von Tata erzielten Jahresdurchschnittswerte von 1300 St/m², welche mit der selben Methode erlangt wurden, als Vergleich von sehr unzuverlässigem Wert.

Sehr kennzeichnend ist der Umstand, daß die quantitativen Angaben der II. Sammelstelle (am Rand des Schilfbestandes) und der III. Sammelstelle (auf der vom Röhricht umschlossenen offenen Wasserfläche) nur einen Bruchteil des der I. Sammelstelle ausmachen, obwohl dies durch die geringen Unterschiede der Wassertiefe und des organischen Substanzgehaltes der Sedimente noch nicht begründet erscheint. Die Armut des Benthos an der II. und III. Sammelstelle liegt an der von mir bereits früher angedeuteten Labilität, welche vermutlich von den zeitweiligen Veränderungen des O₂—H₂S-Niveau verursacht werden (5). Den „pejus“ Charakter der beiden Sammelstellen unterstützt außer der niederen Individuenzahl auch noch der Umstand, daß an diesen Orten nie jüngere Larven angetroffen wurden, sondern nur (eventuell sekundär hergeratene) großkörperige ältere Larven.

Nach BRUNDIN (10) soll dies auch zwei Gründe haben: 1. die großkörperigen Exemplare reichen in ihren senkrecht stehenden Geweben in höhere, an O₂-reichere Wasserschichten hinauf (BRUNDIN: „O₂-Mikroschichtung!“), 2. da die Körperfläche mit der Länge der Larven quadratisch zunimmt, können die größeren Larven an einer verhältnismäßig größeren Fläche O₂ aufnehmen. Bei der letzteren Behauptung stellt BRUNDIN den Wachstum der Körperfläche irrtümlicher Weise mit der Körperlänge in parallel, anstatt mit der Körpermasse, wobei jedoch kein Zweifel besteht, daß der O₂-Bedarf erstens von der Masse und nicht von der Länge des Körpers bedingt wird. In diesem Fall enthält diese Annahme gerade den entgegengesetzten Sinn, da zur größeren Körpermasse der größeren Larven eine verhältnismäßig kleinere Körperfläche gehört, d. h. bei den größeren Larven verläuft der Gasaustausch an einer verhältnismäßig kleineren Fläche. Trotzdem kann die unter 1. angeführte Erörterung von BRUNDIN — neben noch nicht erkannten anderen Möglichkeiten — unbedingt den während den Untersuchungen gemachten Feststellungen als Erklärung dienen. Im Zusammenhang mit dieser Frage sei noch erwähnt, daß die Analkiemer der an den drei Sammelstellen erbeuteten *Chironomus plumosus* Larven sorgfältig verglichen wurden, Unterschiede in ihrer Entwicklung könnten aber in keinem Fall nachgewiesen werden.

An der I. Sammelstelle die noch ziemlich ausgeglichene Lebensbedingungen aufweist, konnten die Massenwechsel-Untersuchungen von *Chironomus plumosus* jährlich drei Generationen erkennen lassen. Dies ist eine Feststellung, die zwar vollkommen mit unseren ökologischen Kenntnissen übereinstimmen (29), welche Tatsache jedoch bisher in großflächigen natürlichen Seen noch nicht nachgewiesen wurde. Wegen der auf dem Untersuchungsgebiet erheblichen Dominanz von *Chironomus plumosus* schwanken die quantitativen Werte der Bodenmakrofauna innerhalb extremen Werten (4680–400 St/m²), was aus dem Gesichtspunkt des Stoffwechsels und der Nahrungskette (Fischfutter!) ein zu berücksichtigender Umstand ist.

Qualitative Untersuchungen

Die Artenzusammensetzung der Bodenmakrofauna zeigt eine große Ähnlichkeit mit denen der großflächigen Karpfenteiche (2, 4, 6, 9, 29). Die Gleichförmigkeit der Fauna, das starke Vorherrschen von *Chironomus plumosus*, worauf auch bei anderen Untersuchungen bereits schon verwiesen wurde (6), unterstützt die Stichhaltigkeit des zweiten biozönotischen Grundgesetzes von THIENEMANN: „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biops vom Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, um so artenärmer wird die Biocoenose, um so charakteristischer wird sie, in um so größerem Individuenreichtum treten die einzelnen Arten auf.“ (34).

SCHRIFTTUM

1. ALM, G.: *Bottenfaunan och fiskens biologi i Yxtasjön samt jämförande studier över bottenfauna och fiskavkastning i våra sjöar*. Medd. Kungl. Lantbrukss., Stockholm, 236, 1922.
2. BARTHELMES, D.: *Fischereibiologie großer Karpfenabwachsteiche in der Lausitz unter besonderer Berücksichtigung der Nährtierbestände und ihrer Ausnutzung durch die Karpfen*. Zeitschr. Fischerei, 9, 1962/63, p. 321–451.

3. BERCZIK, Á.: *Mennyiségi és minőségi vizsgálatok iszaplakó Chironomida lárvákon.* Kandidat-Dissertation, Budapest, 1956, p. 1–177.
4. BERCZIK, Á.: *Einige Beobachtungen bezüglich der horizontalen Verteilung des Makrobenthos seichter „pannonischer“ Seen.* Acta Zool. Hung., 7, 1961, p. 49–72.
5. BERCZIK, Á.: *Kénhidrogén szint, és a hazai eutróf tavak benthosának produktója.* Állatt. Közlem., 49, 1962, p. 35–39.
6. BERCZIK, Á.: *Zur Populationsdynamik des Zoobenthos eines seichten Sees.* Acta Zool. Hung., 12, 1966, p. 235–249.
7. BERINKEY, L. & FARKAS, H.: *Halláplálék-vizsgálatok a Soroksári-Dunaágban.* Állatt. Közlem., 45, 1956, p. 45–58.
8. BIRGE, E. A. & JUDAY, CH.: *Further limnological observations on the Finger Lakes of New York.* Bureau of Fisheries, 37, 1921, p. 211–252.
9. BORUTZKIJ, E. V.: *Dynamics of the total benthic biomass in the profundal of Lake Beloje.* Arb. Limnol. Stat. Kossino, 22, 1939, p. 196–218.
10. BRUNDIN, L.: *The relation of O₂ microstratification at the mud surface to the ecology of the profundal bottom fauna.* Inst. Freshwater Res. Drottningholm, Rep., 32, 1951, p. 32–42.
11. CSAJÁGHY, G.: *A Velencei-tó iszapjának kémiai, fizikai és termikus tulajdonságai.* Hidrol. Közl., 33, 1953, p. 427–429.
12. CSAJÁGHY, G. & TOLNAY, V.: *A Balaton iszapjának kémiai és fizikai tulajdonságai.* Hidrol. Közl., 35, 1955, p. 173–177.
13. DONÁSZY, E.: *A vízi szervezetek, a meteorológiai tényezők és a víz kémizmusának kölcsönhatása a Velencei-tóban.* Hidrol. Közl., 33, 1953, p. 286–292.
14. EKMAN, S.: *Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht.* Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 7, 1915, p. 146–325.
15. ENTZ, B.: *A Balaton termelésbiológiai problémái.* MTA Biol. és Orvostud. Oszt. Közlem., 5, 1954, p. 433–461.
16. ENTZ, B.: *Untersuchungen an Larven von Chironomus plumosus Meig. im Benthos des Balatonsées in den Jahren 1964–1965.* Anal. Biol. Tihany, 32, 1965, p. 129–139.
17. GRANDILEWSKAJA-DECKSBACH, M. L.: *Materialien zur Chironomidenbiologie verschiedener Becken. (Zur Frage über die Schwankungen der Anzahl und der Biomasse der Chironomidenlarven).* Arb. Limnol. Stat. Kossino, 19, 1935, p. 148–182.
18. HAUTAGE, E.: *Untersuchungen an Chironomiden aus Karpfenteichen.* Arch. Hydrobiol., 58, 1962, p. 309–338.
19. JUDAY, CH.: *Quantitative Studies of the bottom fauna on the deeper waters of Lake Mendota.* Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts & Lett., 20, 1922, p. 461–493.
20. KONSTANTINOW, A. S.: *Einfluß der Temperatur auf die Wachstumsgeschwindigkeit und Entwicklung bei Chironomidenlarven.* Dokl. Akad. Nauk, 120, 1958, p. 1362–1365.
21. LELLÁK, J.: *Der Einfluß der Freßtätigkeit des Fischbestandes auf die Bodenfauna der Fischteiche.* Zeitschr. Fischerei, 6, 1957, p. 621–633.
22. LELLÁK, J.: *Zur Benthosproduktion und ihrer Dynamik in drei böhmischen Teichen.* Verh. Internat. Verein. Limnol., 14, 1961, p. 213–219.
23. LJACHOW, S. M.: *Zahl der Generationen von Tendipes (Diptera, Tendipedidae) in Kolchosteichen im Kreis Kujbischew.* Dokl. Akad. Nauk, 95, 1954, p. 1113–1115.
24. LUNDBECK, J.: *Die Bodentierwelt norddeutscher Seen.* Arch. Hydrobiol., Suppl.-Bd. 7, 1926, p. 128–138.
25. MAUCHA, R.: *Sauerstoffschichtung und Seetypenlehre.* Verh. Internat. Verein. Limnol., 5, 1931, p. 75–102.
26. MAUCHA, R.: *Hydrochemische Methoden in der Limnologie.* Die Binnengewässer, 12, 1932, p. 1–173.
27. MAUCHA, R.: *Einige Gedanken zur Frage des Nährstoffhaushalts der Gewässer.* Hydrobiologia, 1, 1949, p. 225–237.

28. MOON, H.: *A quantitative survey of the Balaton mud fauna*. Annal. Biol. Tihany, 7, **1934**, p. 170–189.
29. POTONIÉ, V. H.: *Untersuchungen über die Entwicklung und des Jahreszyklus von Chironomus plumosus L.* Zeitschr. Fischerei, 29, **1931**, p. 317–358.
30. ROMANISZYN, W.: *Seasonal variation in the qualitative and quantitative distribution of the chironomids-larvae in the Charzykowo-Lake*. In: STANGENBERG, M.: *Jezioro Charzykowo.*, Warszawa, **1950**, p. 99–149.
31. SEBESTYÉN, O.: *Limnológiai problémák hazai vonatkozásban*. Állatt. Közlem., 40, **1943**, p. 172–176.
32. SCHÄPERCLAUS, W.: *Der Einfluß verschiedener Faktoren auf die Mengenerhaltung der Chironomidenlarven am Teichboden*. Arch. Hydrobiol., 40, **1943**, p. 493–524.
33. SCHIEMENZ, P.: *Die Flachheit als entscheidende Ursache für die Eigenart eines Sees*. Zeitschr. Fischerei, 5, **1957**, p. 581–584.
34. THIENEMANN, A.: *Die Grundlagen der Biocoenotik und Monards faunistische Prinzipien*. Festschr. Zschokke, 4, **1920**, p. 1–14.
35. THIENEMANN, A.: *Alpine Chironomiden*. Arch. Hydrobiol., 30, **1936**, p. 167–262.
36. THIENEMANN, A.: *Chironomus*. Die Binnengewässer, 20, **1954**, p. 1–834.
37. VARGA, L.: *Die physikalisch-chemischen Verhältnisse von dem Fertő- (Neusiedler-) See*. Hidrol. Közl., 11, **1931**, p. 60–66.
38. WOYNÁROVICH, E.: *Néhány magyarországi víz kémiai sajátosságairól*. Annal. Biol. Tihany, 13, **1941**, p. 302–315.