



Det här verket har digitaliserats vid Göteborgs universitetsbibliotek och är fritt att använda. Alla tryckta texter är OCR-tolkade till maskinläsbar text. Det betyder att du kan söka och kopiera texten från dokumentet. Vissa äldre dokument med dåligt tryck kan vara svåra att OCR-tolka korrekt vilket medför att den OCR-tolkade texten kan innehålla fel och därför bör man visuellt jämföra med verkets bilder för att avgöra vad som är riktigt.

This work has been digitized at Gothenburg University Library and is free to use. All printed texts have been OCR-processed and converted to machine readable text. This means that you can search and copy text from the document. Some early printed books are hard to OCR-process correctly and the text may contain errors, so one should always visually compare it with the images to determine what is correct.



FISHERY BOARD OF SWEDEN

Vito Rosen

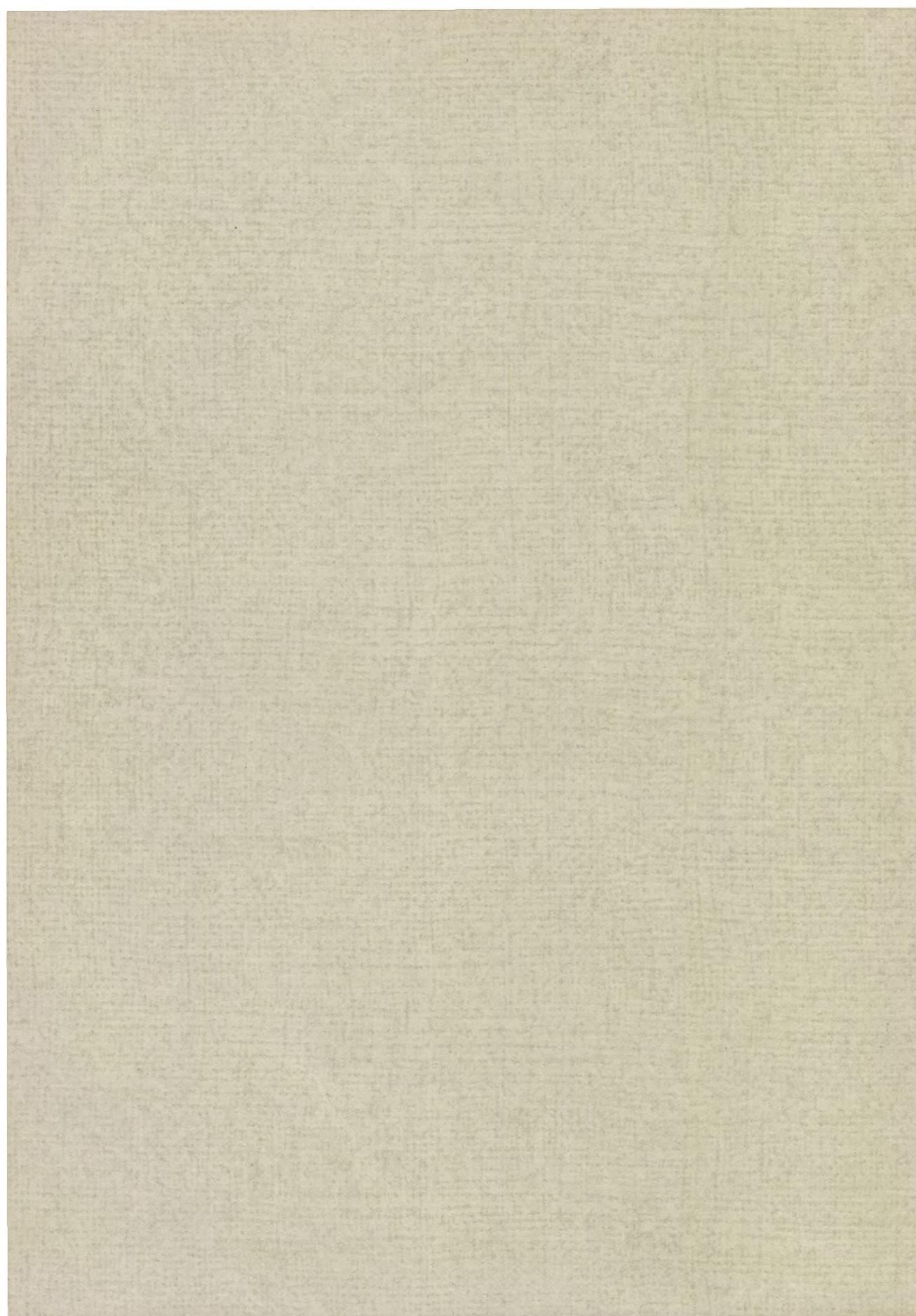
INSTITUTE OF FRESHWATER RESEARCH

DROTTNINGHOLM

Report No 41

LUND 1960

CARL BLOMS BOKTRYCKERI A.-B.



FISHERY BOARD OF SWEDEN

INSTITUTE OF FRESHWATER RESEARCH
DROTTNINGHOLM

Report No 41

LUND 1960
CARL BLOMS BOKTRYCKERI A.-B.

Table of Contents

Limnologisch-fischereiliche Untersuchungen in den Kälarne-Seen. English summary; <i>Gunnar Alm</i>	5
The fresh-water pearl mussel, <i>Margaritifera margaritifera</i> (L.); <i>Jan Hendelberg</i>	149
About the Effect of Rotenone upon Benthonic Animals in Lakes; <i>Per Erik Lindgren</i>	172
Seasonal Fluctuations in the Food Segregation of Trout, Char and Whitefish in North-Swedish lakes; <i>Nils-Arvid Nilsson</i>	185

Limnologisch-fischereiliche Untersuchungen in den Kälarne-Seen

Von GUNNAR ALM

Inhaltsverzeichnis

I Einleitung	5
II Material und Methoden	6
III Übersicht des Untersuchungsgebietes	9
IV Verteilung der Seen auf verschiedene Gruppen	14
V Seefarbe und Transparenz	24
VI Wasserstoffjonenkonzentration, Alkalinität und Leitungsvermögen	28
VII Temperatur- und Sauerstoff	42
1. Temperaturverhältnisse im Sommer	65
2. " " Winter und Frühling	66
3. Sauerstoffverhältnisse im Sommer	70
4. " " Winter und Frühling	71
VIII Die Vegetation	76
IX Die Bodenfauna	89
X Das Plankton	107
XI Die Fische	111
XII Vergleichende Übersicht über die vier Gruppen	127
XIII Englisch summary	135
XIV Literaturverzeichnis	143

I. Einleitung

In den skandinavischen Ländern sind kleine, fischleere Seen vielerorts nicht selten. In Schweden kommen sie besonders in den grossen Waldgebieten des Nordens vor. Sie finden sich aber immer in Gegenden, wo auch Seen mit Fischbestand vorkommen. Unter diesen Umständen erhebt sich die Frage, ob hier Verbreitungs- und Einwanderungshindernisse vorliegen, oder, ob, was wahrscheinlicher ist, auch andere Faktoren eine Rolle gespielt haben. Möglich ist ja auch, dass die für die infragekommende Gegend gewöhnlichen Fische früher mehr Gewässer als heute bevölkert haben, aus denen sie später verschwunden sind.

Als im Anfang der dreissiger Jahre die Fischereiversuchsstation Kälarne ihre Wirksamkeit begann, wurde die Untersuchung der soeben genannten Frage in das Programm aufgenommen. In der Umgebung von Kälarne waren nämlich viele kleine und mittelgrosse Seen verschiedener Typen sehr häufig, von denen die meisten Fischbestand — oft jedoch nur Barsche — aufweisen, recht viele aber auch als fischleer bezeichnet wurden. Es war also anzunehmen, dass hier gute Möglichkeiten vorhanden waren, eine

Untersuchung über die Gründe für die Fischleere anzustellen, als auch zu versuchen, verschiedene Fischarten in solche Seen einzusetzen, um die Möglichkeit einer fischereilichen Nutzung zu prüfen.

Zu Beginn war lediglich beabsichtigt, nur die fischleeren und einen Teil der naheliegenden fischführenden Seen in diese Untersuchungen einzubeziehen. Die präliminären Ergebnisse, die man erhielt, liessen es doch wünschenswert erscheinen, die Untersuchungstätigkeit auf möglichst alle Seen in einem gewissen begrenzten aber klimatisch einheitlichen Gebiet mit Seen von verschiedenen Typen und wechselnden Umgebungen, Moore, Wälder, Moränen und Felder auszudehnen. Von besonderen Interesse schien es, eine grössere Menge von Kleinseen (Waldtümpeln), die ja bisher in nur geringem Ausmass Gegenstand limnologischer Untersuchungen gewesen waren, in die Untersuchungen einzubeziehen. Es steht zu erwarten, dass solche Seen auch in Zusammenhang mit dem vermehrten Freizeitfischen von Bedeutung werden, weshalb sie angemessene Berücksichtigung verlangen, dies umso mehr, als auch die mehr und mehr zur Anwendung kommenden modernen Fischausrottungsmethoden in solchen Kleinseen mit wertlosem Fischbestand die Beschäftigung mit ihnen aktuell macht. Zugleich mit der Mehrzahl der in dem begrenzten Gebiet von etwa 900 km² befindlichen Seen — zusammen 114 — wurden auch 16 sowohl grössere als auch kleinere Seen südwestlich und südlich von diesem Gebiet mitumfasst. Zusammengenommen gingen also 130 Seen in die Untersuchung ein.

II. Material und Methoden

Die Arbeiten begannen mit einer allgemeinen Inventarisierung der Seen und der Angaben über Areal, Tiefe und Fischvorkommen soweit man solche vorfand. Da der Humusstandard und pH-Wert zusammen mit Temperatur und Sauerstoffverhältnissen als die Milieuverhältnisse angesehen werden, die zusammen mit Konkurrenz und Produktion das Vorkommen oder Fehlen der verschiedenen Fischarten bestimmen, wurde die Tätigkeit in erster Linie auf die Untersuchung dieser Faktoren gerichtet. In gewissen Seen wurden auch Proben zur Bestimmung von Alkalinität, Leitungsvermögen und bisweilen Eisengehalt genommen. Eingehendere chemische Untersuchungen konnten aus wirtschaftlichen Gründen und im Hinblick auf das zur Verfügung stehende Personal nicht in Frage kommen. Ausser den eben erwähnten hydrographisch-chemischen Proben wurden Lotungen und Anzeichnungen über vorkommende Vegetation gemacht, wozu in vielen Fällen Plankton- und Bodenproben genommen wurden. Da es in verschiedenen Seen keine Boote gab, wurden aufblasbare Gummiboote und in gewissen Fällen einfache Flösse, die bei den in Frage kommenden Seen vertieft wurden, angewandt.

Mit den Untersuchungen wurde im Nachsommer 1934 begonnen. Sie wurden mit Proben und Erweiterung auf neue Seen im August 1936, Juni—Juli 1937, März, Mai und Juli—August 1938, Juni 1939, März und April sowie August 1941, Mai 1942, sowie Januari und August 1955 fortgesetzt. Es war beabsichtigt, die Probenentnahmen auf den Nachsommer und Spätwinter zu verlegen, um die für die Sauerstoffzufuhr schlechtesten Jahreszeiten zu erhalten. Leider war es jedoch unmöglich, die Besuche völlig auf diese Jahreszeiten zu verlegen. Einige Seen waren während mehrerer Jahre Gegenstand von Untersuchungen, um eventuelle Unterschiede feststellen zu können. Die langen Zeitperiode, die zwischen Probeentnahmen verflossen ist, dürfte hier nicht von nennenswerter Bedeutung sein, da die Seen hauptsächlich in von menschlicher Kultur unberührten Gebieten liegen.

Die Feldarbeiten sind nach meinen Anweisungen hauptsächlich von zwei Assistenten, teils von dem später verstorbenen fil. mag. TAGE BORGH, Uppsala (1934—1942), teils von fil. mag. G. STENBERG, Stockholm (1955), ausgeführt worden. Behilflich hierbei waren die Fischmeister bei der Versuchstation, zunächst G. MOLIN und A. ANDERSSON, sowie in späteren Jahren E. HALVARSSON, sowie der Gehilfe dortselbst, der verstorbene EDVIN ANDERSSON. Die genannten Personen waren ferner verantwortlich für die Fischensätze und die später vorgenommenen Probefischen. Selbst habe ich bei meinen Exkursionen zu den Seen versucht, eine gewisse Auffassung über ihren allgemeinen Typ zu erhalten, die Vegetation studiert, bei der Entnahme von Plankton und Bodenproben mitgewirkt und an einem Teil des Probefischens teilgenommen.

Für die Berechnung des Areal der Seen sind sowohl gewöhnliche als auch Flurbereinigungskarten (skifteskartor) angewandt worden. Die Tiefe wurde im Zusammenhang mit den Probeentnahmen gemessen, wobei in der Mehrzahl der Fälle mehrere Lotlinien ausgelegt wurden, wodurch man eine ungefähre Auffassung von der Bodenkonfiguration erhielt. Diese Areal- und Tiefenwerte sind natürlich in mehreren Fällen Annäherungswerte. Die Arealziffern sind deshalb für die kleinen Seen auf das nächste Halbhektar und die Tiefenziffern gleicherweise auf die nächsten Meter abgerundet worden.

Die chemischen Analysen sind von den genannten Assistenten hauptsächlich bei der Versuchstation gemacht, ein Teil ist überdies bei den zoologischen und chemischen Institutionen in Uppsala und Stockholm ausgeführt worden. Die Sauerstoffbestimmungen erfolgten nach der Methode von Winkler, die pH-Werte wurden mit Hilfe von Czernys pH-Skala festgestellt. Die Beurteilung der Seefarbe geschah gegen eine 25 cm grosse Weisscheibe, die auch zur Bestimmung der Transparenz angewandt wurde. Die erhaltenen Werte gelten gewöhnlich für den Sommer. Kolorimetrische Methoden für die Bestimmung der Wasserfarbe wurden nicht benutzt. Zwecks Bestimmung der Alkalinität (cm^3 n/10 HCl pro 100 cm^3) und des elektrolytischen

Leitvermögens ($K_{20} \cdot 10^6$) wurden die gewöhnlichen chemischen Methoden angewandt.

Für mehrere Seen haben Borgh und Stenberg Karten über die Vegetation angefertigt. Diese Karten werden im Süßwasserlaboratorium in Drottningholm verwahrt. Die Bestimmung mehrerer kritischer Pflanzenarten hat Dozent LOHAMMAR in Uppsala durch Vermittlung von Mag. Borgh freundlicherweise kontrolliert. Das Planktonmaterial ist, was das Zooplankton angeht, von Dr. B. BERZINS während seiner Assistentenzeit bei professor Thunmark in Lund durchgegangen worden. Das eingesammelte Phytoplankton wurde nur im Groben bestimmt. Auf Grund des ziemlich groben Siebtuches hat man kleinere Formen nicht erhalten. Die Bodenprobe sind im Süßwasserlaboratorium, aber nur hinsichtlich der verschiedenen Gruppen und des Gewichts derselben durchgegangen worden.

Ein kleinerer Teil des sehr umfassenden Materials war Gegenstand der Beschreibung und Diskussion in Arbeiten von BRUNDIN (1942) und des Verfassers (1943 und 1950). Ich habe es indessen als zweckmässig angesehen, nunmehr das gesamte Material vorzulegen und dadurch eine Vergleichsmöglichkeit zwischen Seen verschiedener Typen unter Berücksichtigung sämtlicher obenerwähnter Faktoren zu erhalten. Eingehendere produktionsbiologische Fragen oder Gesichtspunkte über die Dynamik des biologischen Stoffhaushaltes der Seen werden dabei jedoch nicht berührt werden.

In diesem ersten jetzt vorliegenden Teil werden die limnologischen Verhältnisse der Seen und ihre Fischfauna behandelt werden. Ich habe es dabei vorgezogen, die Seen gemeinsam und unter Berücksichtigung jeden Faktors für sich selbst zu behandeln, anstatt jeden See unter allen verschiedenen Gesichtspunkten zu diskutieren. Es scheint mir, dass man auf diese Weise eine bessere Übersicht über den Gegenstand der Untersuchung bekommt. In einem zusammenfassenden Kapitel wird eine vergleichende Zusammenstellung über die gewonnenen Resultate gegeben werden.

In einem späteren Teil sollen die Resultate der in der Regie der Versuchsstation vorgenommenen Fischeinsetzungen und die Möglichkeiten, die Seen dieser Typen auszunützen näher diskutiert werden. Hierbei wird auch eine umfassendere, vergleichende Zusammenstellung des gesammten Materials in Beziehung auf die allgemeinen Seentypenfragen gemacht werden.

Zum Schluss dieser Arbeit habe ich die angenehme Pflicht, allen oben erwähnten Personen, die mir behilflich gewesen sind, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Für die Besoldung der Assistenten und für die Bearbeitung des Materials habe ich staatliche Beiträge (sogen 2: 10 Mittel) erhalten. Auch dafür spreche ich den Behörden meinen besten Dank aus.

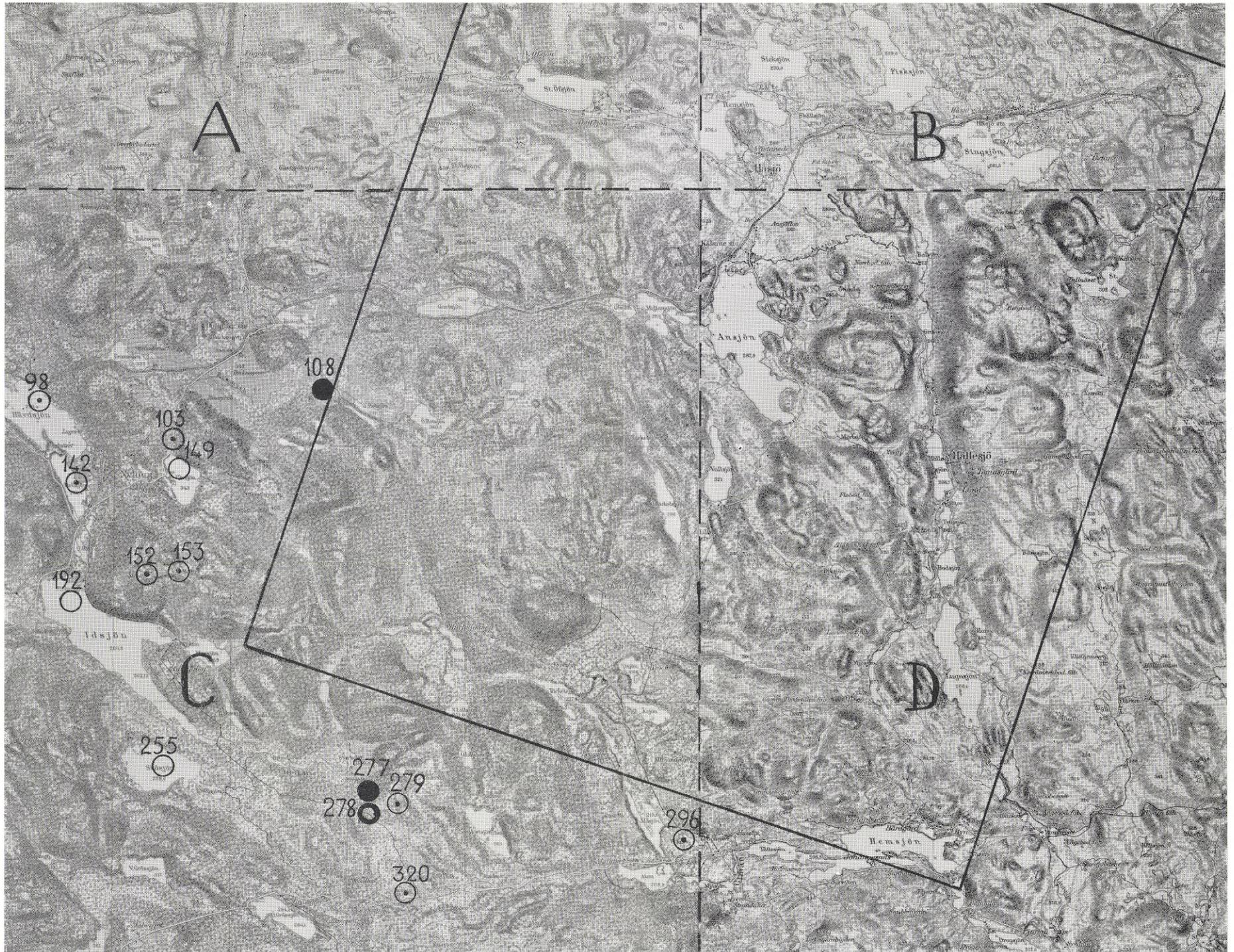


Fig. 1. Die Topographie der Kälärne-Gegend. Die Buchstaben A—D bezeichnen die vier topographischen Kartenblätter. Das engere Untersuchungsgebiet ist eingezeichnet. Die Seen ausserhalb dieses Gebietes sind schon hier nummeriert. Der See Lilltjärn C 321, Gr. I nahe zu 320, ist nicht mit. (Siehe Tab. 1 sowie Fig. 2 und 4.)

III. Übersicht des Untersuchungsgebietes

Die Fischereiversuchsstation Kälarne liegt in dem östlichen Teil der Provinz Jämtland auf ca 63° n.Breite. Das Gebiet ist in der norrländischen Nadelwaldregion gelegen mit einem Gebirgsgrund (HÖGBOM 1920) von Granit (Revsundsgranit) und zwar SO vom Hällesjön in der Form von Migmatiten. An gewissen Stellen kommen eingestreute, bisweilen ziemlich kalkreiche Moränen vor. Hier und da trifft man auf eingesprengte Grünsteine (Åsbydiabas und NO Håsjö auch Gabbro).

Figur 1 zeigt die Lage der Gegend, und in Figur 2 sind die Seen und Fließgewässer des eigentlichen Untersuchungsgebietes eingezeichnet. Die in Frage stehenden Seen sind entsprechend den topographischen Kartenblättern 67 (A), 68 (B), 73 (C) und 74 (D) nummeriert, von denen eine Auflage sowohl in der Kälarne-Station wie in der Fischerei- und Süßwasserlaboratorium, Drottningholm, zu finden ist. Tabelle 1 gibt Namen und Nummer, a) in alphabetischer Ordnung und b) in Nummerordnung wieder. Für jeden See finden sich dazu Angaben über Areal und Tiefe wie auch über Zugehörigkeit der später aufgestellten vier Gruppen.

Mehrere Seen innerhalb des engeren Untersuchungsgebietes gehören zu den obersten Armen der kleineren Nebenflüsse zum Gimån (Ljungans Wassersystem). Einige dagegen liegen nördlich der Wasserscheide zwischen Ljungans und Indalsälvens Wassersystem und gehören zu den obersten Armen des zum Indalsälv in Ragunda fließenden Singsån. Die südwestlich von dem ebengenannten Gebiet gelegenen in die Untersuchung einbezogenen Seen gehören zu Gimåns Hauptarm. Auf Figur 2 sind die Wasserscheiden zwischen den kleineren Wassersystemen eingezeichnet. Es sind dieses von der niederen linken Ecke aus gerechnet folgende:

- a. Rotsjösystem, C 113, C 114, mit mehreren Seen, in den Gimån einmündend.
- b. Täckelsjösystem, C 164 m.m. Seen, durch den Sundsjön C 213 in den Gimån einmündend.
- c. Mjösjöns D 121 u. Bjusjöns D 76 m.m. Seen Wassersystem, in den Lugnsjön D 119 einmündend.
- d. Abborrtjärnarnes D 125—126 Wassersystem.
- e. Ljungåns Wassersystem vom Lugnsjön D 119 bis Balsjön D 7 mit dazwischenliegenden Seen, in den Gimån einmündend (nicht mit auf der Figur).
- f. Mörtsjöns D 34 Wassersystem, in den Hällesjön C 37 einmündend.
- g. Ansjöns D 2 Wassersystem hinauf bis zum Gastsjön C 66, in den Balsjön D 7 einmündend.
- h. Hemsjöns B 89 Wassersystem bis hinauf zum St. Öfsjön A 141 und Sicksjön B 88, in den Balsjön D 7 einmündend.

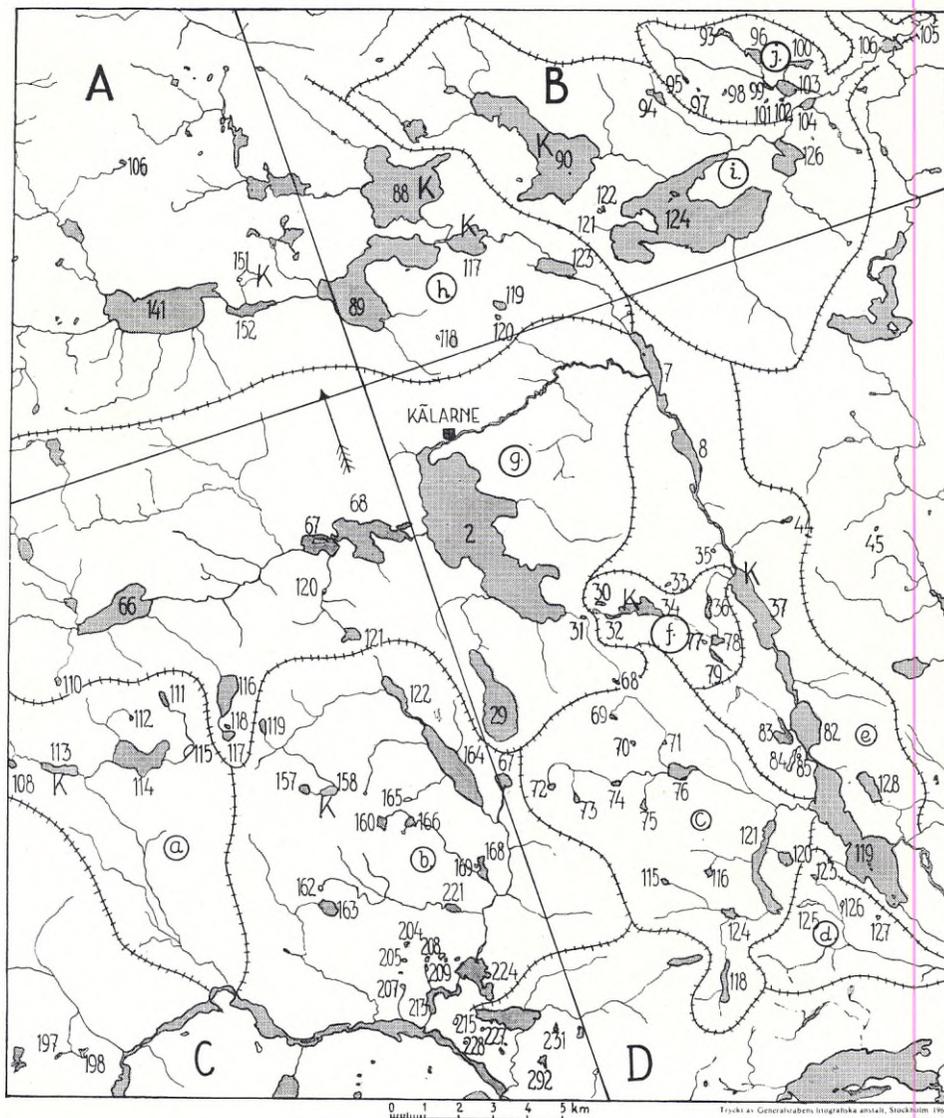


Fig. 2. Das engere Untersuchungsgebiet mit den nummerierten Seen. Die Buchstaben A—D entsprechen verschiedenen Blättern der topographischen Karte Schwedens, die Buchstaben a—j die kleineren Wassersysteme. K=Kalk-Vorkommen. Die Nummer D 31 gehört dem no. davon liegenden See Bredtjärn, Wassersystem f.

- i. Singsjöns B 124 Wassersystem mit Fisksjön B 90 m.m. Seen, durch den Singsån in den Indalsälvi einmündend.
- j. Lövsjöns B 103 m.m. Seen Wassersystem, in den Singsån einmündend.

Soweit nach den jüngsten Angaben und Karten beurteilt werden kann (FRÖDIN 1954, LUNDQVIST und NILSON 1959), ist die überwiegende Anzahl

Tabelle 1 a. Übersicht über die untersuchten Seen.

(In alphabetischer Ordnung)

Name und Nr.	Größe in ha	Grösste bekannte Tiefe in M.	Transparenz-Gruppe	Name und Nr.	Größe in ha	Grösste bekannte Tiefe in M.	Transparenz-Gruppe
Abborrtjärn I D 126	2	8	I	Högtjärn D 36	8,5	12,5	III
„ II D 125	6,5	11	II	Idsjön C 192	875	28	IV
„ III D 123	2,5	6,5	I	Ilvästjärn D 33	2,0	9	I
„ D 97	0,5	13	I	Kapelltjärn C 207	1,5	2	II
„ D 77	1,5	7,5	III	Klingertjärn D 116	3,5	3	II
Allmänningstjärn C 292..	4	5	II	Kolbjörntjärn B 94	10,5	10,5	II
Ansjön D 2	825	30	IV	Krokflotjärn C 108	4,5	8	I
Balsjön D 7	64	7	III	Kroktjärn C 320	8,5	4	III
Barntjärn B 118	1	3	I	Krängtjärn D 78	7	4	III
Bjusjön D 76	24	12	III	Kvarnsjön B 104	10	3	II
Bodflotjärn D 44	2,5	9	I	Kyrktjärn, N. C 208	1	7,5	II
Bodsjön D 82	70	8	III	„ S. C 209	1	4,5	II
Bodtjärn B 100	11	7	I	Kälsjön C 116	43	6	III
„ C 153	8,5	13	III	Lejonrostjärn C 205	1	8	II
„ D 68	1,5	4	II	Libergstjärn C 228	0,5	2	II
Bodsjötjärn D 83	18	6	II	Lillsjön B 126	53	5,5	II
„ D 84	6	3	I	„ D 67	16	3	II
„ D 85	1	4	I	„ C 112	0,5	8	II
Brantbergstjärn D 74	3	6,5	I	Lilltjärn (Svarttjärn) C 120	1	6	I
Bredtjärn D 31	2	2,5	II	Lilltjärn C 321	1,5	1,5	I
Bytjärn B 98	1	11	I	Loktjärn D 79	3,5	4	II
Dracksjön C 296	19	6,5	III	Lugnsjön D 119	350	14	III
Fisksjön B 90	420	23	III	Lugnsjötjärn D 127	1,5	4,5	I
Flarken A 152	32	2,5	II	Långtjärn B 95	1	11	I
Flasktjärn D 75	4	4,5	I	„ D 32	6	2	II
Fågellektjärn C 204	0,5	2	II	„ D 118	18	8	III
Gastsjön C 66	140	9	II	Länrostjärn C 166	5	4,5	I
Gastsjötjärn C 111	5,5	5	I	Lövsjön B 103	18	4	II
Gransjön D 8	50	8	III	Lövsjötjärn B 102	1	5	II
Gravtjärn, V. C 197	1	6	IV	Mannsjön B 106	14	5	II
„ Ö. C 198	2,5	7	II	Mantjärn C 152	2,5	15	III
Grossjön, La B 93	7	6	II	Matsäcktjärn C 110	4,5	8	I
„ St. B 96	11	11,5	II	Meckflotjärn, La B 120	1,5	5,5	III
Grästjärn D 69	2	4,5	I	„ St. B 119	6,5	6,5	III
Grönningstjärn D 115	2,5	4	II	Mellansjön C 68	150	11,5	III
Gäddtjärn, La B 122	1	5	II	Mellsjön C 142	130	12	III
„ St. B 121	1,5	4	II	Mjösjön D 121	62	8	II
Gårdtjärn D 124	9,5	4	II	Myrbärstjärn C 165	2	4,5	III
Harsjön D 128	31	19	IV	Mörtsjön D 34	36	5,5	II
Hemsjön A 177, B 89	350	9,5	III	Mörtsjötjärn D 30	2	2	I
Holmtjärn, La C 162	1,5	3	I	Nissetjärn C 215	1,5	8	III
„ St. C 163	16	11,5	III	Nästjärn B 105	2	4,5	II
Hongsjön B 123	41	4,5	III	Per Sjulsonstjärn C 119	6	9	I
Hundtjärn D 70	1	3	I	Rotsjön, V. C 113	23	5,5	II
Hågsjön A 151	12	9,5	III	„ Ö. C 114	86	14,5	III
Håvdsjön C 98	590	15	III	Rottjärn C 115	4,5	8	I
Hällsjön D 37	125	16,5	III	Rörtjärn, V. C 157	5,5	5	I
Hälltjärn, La C 277	1,5	2	I	„ Ö. C 158	10	7,5	III
„ St. C 278	3	5	II	Sicksjön B 88	333	22	IV
Hällnissetjärn C 227	0,5	4	II	Singsjön B 124	640	10	III

Tabelle 1 a. Fortz.

Name und Nr.	Grösse in ha	Grösste bekannte Tiefe in M.	Transparenz-Gruppe	Name und Nr.	Grösse in ha	Grösste bekannte Tiefe in M.	Transparenz-Gruppe
Skarpabborrtjärn C 231..	1,5	6,5	I	Sörtjärn B 99	1,5	1	II
Skimsåstjärn D 45	0,5	7	II	Tormyrjtjärn D 35	1	3,5	I
Skåsjön C 255	370	14,5	IV	Täckelsjön, V. C 122	28	9,5	II
Skällsjön B 117	56	3	II	„ Ö. C 164	125	9	III
Småtjärn, N. C 118	1,5	11,5	IV	Täckeltjärn, La C 169	0,5	1,5	II
„ S. C 117	8	5,5	II	„ St. C 168	11	7	III
Stockbergstjärn A 106	2	5	II	Ulvsjön C 149	134	12	IV
Storrörmyrtjärn C 160	7,5	17	II	Ulvsjötjärn C 103	2	5	III
Storåsentjärn C 221	5,5	4,5	II	Vallsjön D 29	162	15	IV
Stöveltjärn D 71	1	4	I	Vontjärn, V. D 72	2,5	3,5	I
Sundsjön C 213	24	17	III	„ Ö. D 73	3	4	I
Svarttjärn Bräcke	1	7,5	IV	Ältjärn C 121	13	2	II
„ B 101	0,5	8,5	II	Ösjön C 224	55	13	III
„ C 279	8	3,5	III	Öfsjön C 67	41	5	II
„ D 120	13	11	III	„ St. A 141	310	29	IV

der Seen über der „höchsten Küstenlinie“ belegen. Dieser Ausdruck, der von HALDEN (1933) vorgeschlagen und von späteren Forschern angenommen worden ist, hat den älteren Ausdruck „höchste marine Grenze“ ersetzt. Nach Lundquist und Nilson liegt die höchste Küstenlinie in den eben berührten Gegenden bei 237—242 m und erstreckt sich mit einem einige Kilometer breiten Gürtel von etwa dem Gimån bis gegen den Idsjön und von etwa dem Indalsälvs bis zum See Gesunden einschliesslich. Auch lag dort ein gegen den Indalsälvs aufgedämmter Eissees etwas südlich von Stugun. Die am tiefsten liegenden dem Fluss-System Gimån zugehörenden Seen innerhalb des engeren Untersuchungsgebietes haben eine Höhe ü.d.M. von 250 und 266 m. und liegen somit über der höchsten Küstenlinie. Einige von den niedrigst belegenen Seen im Singsån mit einer Höhe von nur 206—240 m fallen dagegen unter diese Linie. Die übrigen Seen innerhalb diesem Arm haben eine höhere Lage. Das Zufrieren und Auftauen des Eises tritt um den 1. Nov. bzw. 1.—15. Mai ein (Eriksson 1920).

Die Mehrzahl der Seen liegt, wie aus den Figuren 1 und 2 hervorgeht, völlig innerhalb der grossen Waldgebiete, meistens Nadelwald mit eingesprenkten Beständen von Birken und Espen. Viele Seen haben mehr oder weniger versumpften Umgebungen. Nur die Umgebung einiger der grösseren Seen (Ansjön D 2, Hemsjön B 89, Singsjön B 124, Idsjön C 192) weist eine teilweise recht reiche Besiedelung mit bebauten Feldern auf. Andere der grösseren Seen sind dagegen ganz umgeben von Wald- und Moränenboden (Vallsjön D 29, Balsjön D 7, Täckelsjön C 164, Skåsjön C 255) oder

Tabelle 1 b. Übersicht über die untersuchten Seen.
(Nach Nummern geordnet)

Nr.	Name	Gruppe	Nr.	Name	Gruppe	Nr.	Name	Gruppe
A 106	Stockbergstjärn . . .	II	C 116	Kälsjön	III	D 2	Ansjön	IV
„ 141	Övsjön St.	IV	„ 117	Småtjärn S.	II	„ 7	Balsjön	III
„ 151	Hågsjön	III	„ 118	„ N.	IV	„ 8	Gransjön	III
„ 152	Flarken	II	„ 119	Per Sjulsonstjärn..	I	„ 29	Vallsjön	IV
„ 177	Hemsjön	III	„ 120	Lilltjärn	I	„ 30	Mörtsjötjärn	I
B 88	Sicksjön	IV	„ 121	Ältjärn	II	„ 31	Bredtjärn	II
„ 89	Hemsjön	III	„ 122	Täckelsjön V. . . .	II	„ 32	Långtjärn	II
„ 90	Fisksjön	III	„ 142	Mellsjön	III	„ 33	Ilvåstjärn	I
„ 93	Grossjön, La.	II	„ 149	Ulvsjön	IV	„ 34	Mörtsjön	II
„ 94	Kolbjörnstjärn . . .	II	„ 152	Mantjärn	III	„ 35	Tormyrtjärn	I
„ 95	Långtjärn	I	„ 153	Bodtjärn	III	„ 36	Högtjärn	III
„ 96	Grossjön, St.	II	„ 157	Rörtjärn V.	I	„ 37	Hällesjön	III
„ 97	Abborrtjärn	I	„ 158	„ Ö.	III	„ 44	Bodflotjärn	I
„ 98	Bytjärn	I	„ 160	Storrömyrtjärn . .	II	„ 45	Skimsåstjärn	II
„ 99	Sörtjärn	II	„ 162	Holmtjärn La. . . .	I	„ 67	Lillsjön	II
„ 100	Bodtjärn	I	„ 163	„ St.	III	„ 68	Bodtjärn	II
„ 101	Svarttjärn	II	„ 164	Täckelsjön Ö. . . .	III	„ 69	Gråstjärn	I
„ 102	Lövsjötjärn	II	„ 165	Myrbårtjärn	III	„ 70	Hundtjärn	I
„ 103	Lövsjön	II	„ 166	Lönrostjärn	I	„ 71	Stöveltjärn	I
„ 104	Kvarnsjön	II	„ 168	Täckeltjärn St. . . .	III	„ 72	Vontjärn V.	I
„ 105	Nästjärn	II	„ 169	„ La.	II	„ 73	„ Ö.	I
„ 106	Mannsjön	II	„ 192	Idsjön	IV	„ 74	Brantbergstjärn . .	I
„ 117	Skällsjön	II	„ 197	Gravtjärn V.	IV	„ 75	Flasktjärn	I
„ 118	Barntjärn	I	„ 198	„ Ö.	II	„ 76	Bjusjön	III
„ 119	Meckflotjärn, St. . .	III	„ 204	Fågellektjärn	II	„ 77	Abborrtjärn	III
„ 120	„ La.	III	„ 205	Lejonrostjärn	II	„ 78	Krångtjärn	III
„ 121	Gäddtjärn, St.	II	„ 207	Kapelltjärn	II	„ 79	Loktjärn	II
„ 122	„ La.	II	„ 208	Kyrktjärn N.	II	„ 82	Bodsjön	III
„ 123	Hongsjön	III	„ 209	„ S.	II	„ 83	Bodsjötjärn	II
„ 124	Singsjön	III	„ 213	Sundsjön	III	„ 84	„	I
„ 126	Lillsjön	II	„ 215	Nissetjärn	III	„ 85	„	I
C 66	Gastsjön	II	„ 221	Storåsentjärn	II	„ 115	Grönningstjärn . .	II
„ 67	Övsjön	II	„ 224	Ösjön	III	„ 116	Klingertjärn	II
„ 68	Mellansjön	III	„ 227	Hällnissetjärn	II	„ 118	Långtjärn	III
„ 98	Håvdsjön	III	„ 228	Libergstjärn	II	„ 119	Lugnsjön	III
„ 103	Ulvsjötjärn	III	„ 231	Skarpabborrtjärn . .	I	„ 120	Svarttjärn	III
„ 108	Krokflotjärn	I	„ 255	Skåsjön	IV	„ 121	Mjösjön	II
„ 110	Matsäckstjärn	I	„ 277	Hälltjärn La.	I	„ 123	Abborrtjärn 3	I
„ 111	Gastsjötjärn	I	„ 278	„ St.	II	„ 124	Gårdtjärn	II
„ 112	Lillsjön	II	„ 279	Svarttjärn	III	„ 125	Abborrtjärn 2	II
„ 113	Rotsjön V.	II	„ 292	Allmanningstjärn..	II	„ 126	„ 1	I
„ 114	„ Ö.	III	„ 296	Dracksjön	III	„ 127	Lugnsjötjärn	I
„ 115	Rottjärn	I	„ 320	Kroktjärn	III	„ 128	Harsjön	IV
			„ 321	Lilltjärn	I		Svarttjärn, Bräcke	IV

nur von vereinzelt beackerten Feldern (Fisksjön B 90, Sicksjön B 88, Hällesjön D 37, Lugnsjön D 119, St. Öfsjön A 141, und Ulvsjön C 149). Die Seen selbst sind im allgemeinen unberührt von menschlichem Eingriff. Einige von den kleineren Seen sind aber gesenkt, und Entwässerungen der Seen der Moorgebiete bisweilen vorgenommen worden. Weiter wurde besonders im Ljungån und im Ansjöån Holzflösserei betrieben.

Die Tabelle 2 weist den Zusammenhang zwischen dem Areal und der Tiefe der Seen auf. Um damit zu beginnen zeigt sich hier, dass die Seen oft

Tabelle 2. Grösse und Tiefe der Seen.

Grösse in Ha	Grösste bekannte Tiefe in m					Sämtl.	%
	< 2	2,5 - 5	5,5 - 10	10,5 - 20	21 - 30		
< 1	3	9	8	3	—	23	17,7
1,5—2,5	5	12	9	2	—	28	21,5
3—5	—	7	4	—	—	11	8,5
5,5—10	1	9	5	3	—	18	13,9
10,5—20	1	3	6	5	—	15	11,5
21—50	—	3	4	3	—	10	7,7
51—100	—	1	5	2	—	8	6,1
101—200	—	—	2	5	—	7	5,4
201—500	—	—	1	2	3	6	4,6
> 500	—	—	1	1	2	4	3,1
Sämtl.	10	44	45	26	5	130	
	7,7	33,9	34,6	20,0	3,8		

sehr klein sind. Der grösste Teil der Seen oder ca 73 % umfasst höchstens 20 ha, und 23 von ihnen oder 17,7 % nur bis zu 1 ha. Die meisten der Seen sind auch ziemlich flach, 54, oder fast 42 % höchstens 5 m tief und nur 5 oder 3,8 % sind über 20 m tief. Die Tabelle zeigt, dass die meisten kleineren Seen durchschnittlich flach sind, selbst wenn einige wenige eine Tiefe von >10 m haben. Dieses gilt für 3 Seen von höchstens einem Hektar, Abborrtjärn B 97, Bytjärn B 98 und Långtjärn B 95. Die Tiefenziffern geben die grösste bekannte Tiefe an. Im allgemeinen sind die kleineren Seen ganz ebenmässig tief und schalenförmig, doch weist ein Teil von ihnen auch verschiedene Tiefenlöcher sowie seichte Stellen und Inseln auf. Letzteres gilt vor allem für den Lugnsjön D 119. Unter den 19 mittelgrossen Seen, zwischen 20 und 100 ha, gibt es nur 4 mit einer 5 m nicht übersteigenden Tiefe. Die grösseren Seen haben eine recht wechselnde Tiefe.

IV. Verteilung der Seen auf verschiedene Gruppen unter Berücksichtigung der Transparenz

Die untersuchten Seen gehören alle dem nahrungsarmen, oligotrophen Typus an. Indess findet man alle Übergänge von den harmonisch-oligotrophen und oligohumosen bis zu den extrem polyhumosen, dystrophen Seen. Auf Grund des oben angeführten Kalkvorkommens innerhalb des im übrigen kargen Urbergsbodens und wegen der bisweilen vorkommenden kultivierten Gebieten weisen einige von den Seen einen Zug zu nahrungsreicheren Typen auf. Dieses ist besonders durch das Vorkommen von gewissen mehr fordernden Pflanzen (vgl. S. 77) erkenntlich. Dagegen kommt nirgendwo eine wahrnehmbare Vegetationsfärbung des Wassers vor.

Für die weitere Diskussion verschiedener Faktoren für sowohl die Hydrographie und Chemie der Seen, als auch für ihre Biologie erschien eine ge-

wisse Aufteilung in verschiedene Gruppen zweckmässig. Es war aber nicht meine Absicht etwaige neue Seetypen aufzustellen. Mit Rücksicht auf die Einheitlichkeit betreffend ihres Trophistandards habe ich die Seefarbe und den Humusstandard, insofern diese Faktoren in der Transparenz zum Ausdruck kommen, als Einteilungsgrund gewählt. Als Stütze für die Zulässigkeit für die Wahl eines solchen Einteilungsgrundes können Diskussionen bei mehreren Limnologen über den Zusammenhang zwischen Seefarbe, Wasserfarbe, Humusstandard und Transparenz angeführt werden.

So hob in Schweden NAUMANN in mehreren Arbeiten (u.a. 1921) das Einwirken der Humussäure auf die Wasserfarbe hervor, und THIENEMANN wies (1925) darauf hin, dass die Eigenfarbe des Wassers von der Menge der im Wasser gelösten Humusstoffe abhängig sei. Eingehender behandelte LÖNNERBLAD diese Frage in zwei Arbeiten 1931 über Humusfrage und Sauerstoffgehalt in südschwedischen Seen. Bei Seen mit braunen Wasser variierte die Transparenz zwischen 1 und 2,4 m, für Seen mit gelbem Wasser zwischen 1,5 und 3,8 m und für Seen mit „klarem“ Wasser zwischen 4,1 und 5,9 m. Seen mit einer Transparenz von mehr als 4 m rechnete Lönnerblad zu den oligohumosen Typen, und eine Transparenz von 1 m sah er als bezeichnend für die polyhumosen Seen an. Die mesohumosen Seen sollten eine Transparenz zwischen 2 und 3 m haben. Aus diesen Ziffern ergibt sich allerdings nicht deutlich, wo die Grenzen zwischen den drei Typen gemäss Lönnerblad zu ziehen sind.

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Seefarbe und Transparenz wurde von JUDAY und BIRGE (1933) und von LUNDQUIST (1936) eingehend besprochen. Die ersteren Verfasser hoben hervor, dass die Wasserfarbe für die Transparenz besonders wichtig war und hierbei grössere Bedeutung als das Plankton hatte. Lundquist hat auf Grund teils von eigenen Untersuchungen in den Seen von Bergslagen und Norrland, teils auf Grund von Material von Dalsland (HOLMGREN 1916) und Småland (THUNMARK 1937) nachgewiesen, dass hier eine deutliche Beziehung vorliegt, selbst wenn die Werte für die Gebiete etwas variieren. Lundquist hat hierbei eine Farbenskala von schwarzbraun bis grün-blaugrün angewandt.

THUNMARK (1937) hat von erhaltenen Seefarben- und Transparenzwerten in 100 Seen des inneren Småland eine Tabelle (S. 100) über den genannten Zusammenhang aufgestellt. Aus ihr kann abgelesen werden, dass die Seefarben braun, hellbraun-, gelbbraun, gelb, gelbgrün und grün Transparenzwerten von etwa 1—2 m, 2—4 m, 3—6 m, 4—7 m und 6—11 m entsprechen. Thunmark hat auch die Seefarbenwerte mit den bei kolorimetrischen Methoden gefundenen Wasserfarbenwerten (S. 125 u. Tab. 7) verglichen. Für die soeben genannten Seefarben hat er folgende Wasserfarbenzahlen gefunden: braun mehr als 25, gelbbraun 11—24, gelb 9—10, gelb-grün 6—10 und grün 2—6. Er betrachtet Zahlen zwischen 3 und 25 als charakteristisch für mässig humusgefärbte Seen dieses Gebiets und sagt weiter (S. 91): „der

wechselnde Humusgehalt des Seewassers kann als im grossen und ganzen die Transparenzunterschiede der Seen bestimmend betrachtet werden. Auch OHLE (1940) hat gelegentlich seiner Untersuchungen in Smålandsseen betont, dass diese nach dem allochtonen Humusstandard graduell unterschieden werden können.

Von Seen in Estland liegen mehrere Angaben von RIIKOJA (1940) vor, die speciell Seefarbe und Transparenz berühren. Aus seiner Figur 2 (S. 8) geht hervor, dass den von ihm gebrauchten Seefarben: braun, gelbbraun, gelb, gelbgrün und grün die folgenden Transparenzwerte entsprechen: 0,8—2,2 (5 Seen); 0,3—3,3 (22 Seen); 0,5—4 (10 Seen); 1—4,7 (13 Seen); und 3,6—6,0 (3 Seen), Bezüglich 27 Seen in Lettland gibt BERZINS (1949) folgende Transparenzwerte an: weniger als 1,0 für braune, 1,2—2,3 für gelbbraune, 2,5—3,7 für bräunlichgrüne, 3,8—4,7 für gelbgrüne und 4,8—6,7 für grüne Seefarbe.

Besonders eingehend sind diese Fragen von ÅBERG und RODHE (1942) behandelt worden. Diese Forscher sprechen von gering-, mittel- und hochtransparenten Seen und ziehen dabei Grenze bei weniger als 3 m Transparenz für die polyhumosen Seen und überführen Seen mit einer Transparenz von 3—5 m zu den mesohumosen Seen (S. 233). Laut den genannten Forschern stehen diese Grenzwerte in recht guter Übereinstimmung mit den von ihnen, wie auch von NAUMANN (1921), OHLE (1934) und YOSHIMURA (1938) gefundenen Wasserfarben und Oxydierbaukeitswerten. JUDAY und BIRGE (1933) haben indessen eine dunklere Farbe für die echten polyhumosen (dystrophen) Seen gefunden.

BRUNDIN (1942) hat, ohne irgendwelche Grenzwerte anzugeben die von ihm beschriebenen Kälarne-Seen mit einer Transparenz von über 3 m unter die oligohumosen Typen eingereiht und sogar einige Seen mit Transparenzwerten von nur 2 bis 3 m zu ihnen gerechnet. Später (1949) hat er bei einer Diskussion seiner umfassenden Untersuchungen in småländischen Seen, Seen mit gelbbrauner Farbe und mit Transparenzwerten von 3—3,5 m als mesohumos (z.B. Helgasjön und Aresjön), den See Skärshultsjön in Småland mit hellbrauner Farbe und einer Transparenz von 2,4—3 m als mässig polyhumos, den Ö. Vontjärn, Kälarne mit rotbrauner Farbe und einer Transparenz von 1,6 m als polyhumos und den See Grimsgöl mit dunkelbrauner Farbe und einer Transparenz von 0,8 m als extrem polyhumos angesehen. In spätern Arbeiten ist eine deutliche Korrelation zwischen der Wasserfarbe und den Transparenzwerten für den dänischen Gribsö von BERG und PETERSEN (1956) nachgewiesen worden.

Eine nahe Zusammenhang zwischen Seefarbe, Wasserfarbe, Transparenz und Humusstandard ist somit von einer Mehrzahl von Forschern betont worden. Mehr aus einander aber gehen die Meinungen darüber, wo die Transparenzgrenzen für poly-, meso- und oligohumose Seen zweckmässig zu ziehen sind. Was die Kälarne-Seen betrifft so sind diese Werte in der

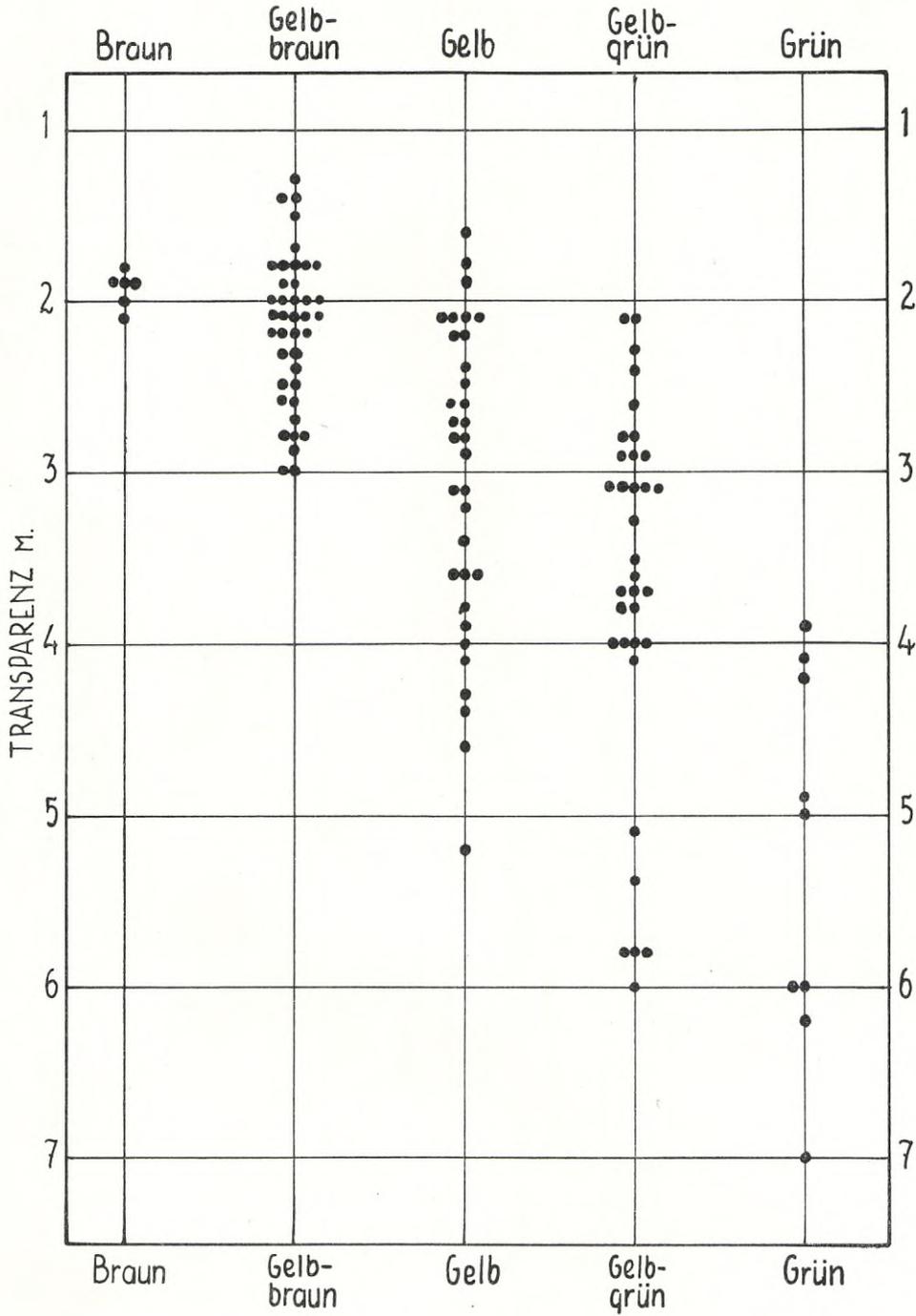


Fig. 3. Korrelation zwischen Transparenz und Seefarbe sämtlichen Seen.

Tabelle 3. Übersicht der Seen in der Transparenz-Gruppe I.

	Grösse in ha	Tiefe in m.	Umgebung			Natur			Farbe					Transparenz			pH			Geröll, Stein, Sand	
			Felder	Wald und Moränen	Moore	Durchfluss-Seen	Endseen	Sickerseen	Braun	Gelbbraun	Gelb	Gelbgrün	Grün	Min.	Max.	Mt.	Min.	Max.	Mt.	Im Litoral	Z. t. auch im Profundal
Lilltjärn C 321	1,5	1,5	—	×	×	—	×	×	—	×	×	—	—	—	1,3	6,0	6,1	6,0	—	—	
Hälltjärn, La C 277	1,5	2	—	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	2,0	6,0	6,1	6,0	—	—	
Mörtsjötjärn D 30	2	2	—	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,1	1,1	1,1	6,2	7,1	6,5	
Barntjärn B 118	1	3	—	—	×	—	—	×	—	—	×	—	—	—	1,4	1,8	1,6	5,7	7,2	6,2	
Holmtjärn, La C 162	1,5	3	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,2	1,8	1,5	5,8	6,4	6,2	
Hundtjärn D 70	1	3	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	2,0	5,7	5,9	5,8	—	
Bodsjötjärn D 84	6	3	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,8	6,3	6,4	6,3	—	
Tormyrjtjärn D 35	1	3,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,9	6,0	6,8	6,4	—	
Vontjärn, V. D 72	2,5	3,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,4	5,8	6,2	6,0	—	
Stöveltjärn D 71	1	4	—	×	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,9	5,8	6,0	5,9	—	
Vontjärn, Ö. D 73	3	4	—	×	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,6	2,0	1,8	6,0	6,7	6,3	
Bodsjötjärn D 85	1	4	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,8	6,1	6,4	6,2	—	
Flasktjärn D 75	4	4,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,8	1,9	1,9	5,8	7,2	6,4	
Grästjärn D 69	2	4,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,4	1,8	1,6	5,8	6,4	5,9	
Lugnsjötjärn D 127	1,5	4,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,7	6,0	6,2	6,1	—	
Lönrostjärn C 166	5	4,5	—	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—	—	—	1,8	6,2	6,5	6,4	×	
Gastsjötjärn C 111	5,5	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	2,0	6,4	6,9	6,7	—	
Rörtjärn, V. C 157	5,5	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,4	5,9	6,4	6,2	—	
Lilltjärn C 120	1	6	—	—	×	—	—	—	—	×	—	—	—	—	2,0	2,0	2,0	6,4	6,9	6,6	
Brantbergstjärn D 74	3	6,5	—	—	×	—	—	—	—	×	—	—	—	—	1,9	2,2	2,0	6,3	6,8	6,5	
Skarpaborrtjärn C 231 ..	1,5	6,5	—	—	×	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	1,9	6,0	6,9	6,3	—	
Abborrtjärn 3 D 123	2,5	6,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	0,8	1,4	1,2	4,5	6,8	6,1	
Bodtjärn B 100	11	7	—	×	×	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	1,8	6,4	6,8	6,7	×	
Krokflotjärn C 108	4,5	8	—	—	×	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	1,8	6,3	6,9	6,6	—	
Rottjärn C 115	4,5	8	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,5	6,2	6,7	6,4	—	
Abborrtjärn 1 D 126	2	8	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,4	1,8	1,6	4,8	6,8	6,1	
Matsäckjärn C 110	4,5	8	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	1,8	6,2	6,9	6,5	—	
Blodflotjärn D 44	2,5	9	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,2	1,6	1,4	6,2	6,4	6,3	
Ilvåstjärn D 35	2	9	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,6	2,0	1,8	5,8	6,8	6,3	
Per Sjulsonstjärn C 119 ..	6	9	—	×	—	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	1,9	6,1	6,9	6,5	×	
Långtjärn B 95	1	11	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,6	2,7	2,0	5,1	6,3	5,8	
Bytjärn B 98	1	11	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,1	1,3	1,2	6,4	6,6	6,4	
Abborrtjärn B 97	0,5	13	—	×	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	1,3	2,0	1,6	5,0	6,4	5,8	

Absicht, den hier bestehenden Zusammenhang zwischen Seefarbe und Transparenz anschaulich zu machen, in Figur 3 für sämtliche Seen graphisch dargestellt worden. Die ersten Werte scheinen für jede Farbe etwas kleiner als die von Lundquist und Thunmark gefundenen zu sein. Die Beurteilung der Seefarben muss aber ja immer ziemlich subjektiv bleiben, weshalb die Angaben verschiedener Forscher nicht ganz in Einklang zu bringen sind.

Bei der folgenden Einteilung der Kälarne-Seen nach deren Humusstandard sind folgende Transparenzwerte gewählt worden; niedriger als 2,0 m für

Tabelle 4. Übersicht der Seen in der Transparenz-Gruppe II.

	Grösse in ha	Tiefe in m.	Umgebung		Natur		Farbe				Transparenz			pH			Geröll, Stein, Sand	
			Felder Wald und Moränen Moore		Durchfluss-Seen Endseen Sickerseen		Braun Gelbbraun Gelb Gelbgrün Grün			Min. Max. Mt.	Min. Max. Mt.	Min. Max. Mt.	Im Litoral Z. t. auch im Profundal					
Sörtjärn B 99	1,5	1,5	—	×	×	—	—	—	—	—	—	>1,5	6,4	6,9	6,7	—	—	
Täckeltjärn, La C 169	0,5	1,5	—	—	×	—	—	—	—	—	—	>1,5	—	—	6,9	—	—	
Libergstjärn C 228	0,5	2	—	—	×	—	—	—	—	—	—	>2,0	6,1	6,5	6,3	—	—	
Kapelltjärn C 207	1,5	2	—	×	×	—	—	—	—	—	—	>2,0	6,1	6,5	6,3	—	—	
Fågellektjärn C 204	0,5	2	—	×	×	—	—	—	—	—	—	>2,0	6,6	6,6	6,6	—	—	
Ältjärn C 121	13	2*	—	×	×	—	—	—	—	2,1	2,7	2,2	6,4	7,5	7,0	—	—	
Bredtjärn D 31	2	2,5	—	×	×	—	—	—	—	2,1	2,2	2,1	6,2	7,6	7,0	×	—	
Långtjärn D 32	6	2	—	×	×	—	—	—	—	2,1	2,2	2,2	6,7	7,5	7,0	—	—	
Flarken A 152	31	2,5	×	×	×	—	—	—	—	2,2	2,3	2,3	6,7	7,3	7,0	×	×	
Skällsjön B 117	56	3	—	×	×	—	—	—	—	2,1	2,6	2,4	6,7	7,3	7,1	×	×	
Kvarnsjön B 104	10	3	×	×	×	—	—	—	—	—	—	2,9	7,3	7,5	7,3	×	×	
Lillsjön D 67	16	3	—	×	×	—	—	—	—	2,8	2,8	2,8	6,7	7,5	7,1	×	—	
Klingertjärn D 116	3,5	3	—	×	—	—	×	—	—	—	—	2,1	5,8	5,9	5,9	—	—	
Bodtjärn D 68	1,5	4	—	×	×	—	—	×	—	2,2	2,4	2,3	5,9	6,0	6,0	—	—	
Gårdtjärn D 124	9,5	4	—	×	×	—	—	×	—	2,1	2,8	2,5	6,1	6,7	6,3	×	—	
Gäddtjärn, St. B 121	1,5	4	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,3	6,4	6,8	6,6	—	—	
Hällnisstjärn C 227	0,5	4	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,7	5,9	6,6	6,4	×	—	
Gröningsjärn D 115	2,5	4	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,2	6,0	6,5	6,2	—	—	
Lövsjön B 103	18	4	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,2	6,3	7,1	6,7	×	×	
Loktjärn D 79	3,5	4	—	×	—	—	—	×	—	—	—	2,9	6,3	7,2	6,7	—	—	
Storäsentjärn C 221	5,5	4,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,8	6,3	6,6	6,5	—	—	
Nästjärn B 105	2	4,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	3,0	6,2	7,1	6,7	—	—	
Kyrktjärn, Sö. C 209	1	4,5	—	×	×	—	—	×	—	2,0	2,2	2,1	6,2	6,8	6,5	×	×	
Allmänningstjärn C 292	4	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,6	6,4	7,3	6,8	—	—	
Mannsjön B 106	14	5	—	×	—	—	—	×	—	—	—	2,9	6,6	7,4	7,0	×	—	
Stockbergstjärn A 106	2	5	—	×	×	—	—	×	—	2,4	3,0	2,7	6,2	7,0	6,5	—	—	
Lillsjön B 126	53	5	×	×	×	—	—	×	—	—	—	2,6	6,8	8,0	7,3	×	—	
Övsjön C 67	41	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,8	6,6	7,4	7,0	×	—	
Lövsjötjärn B 102	1	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,8	7,0	7,1	7,0	—	—	
Gäddtjärn, La B 122	1	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,9	6,4	7,1	6,7	—	—	
Hälltjärn, St. C 278	3	5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	3,0	5,9	6,2	6,1	—	—	
Småtjärn, Sö. C 117	8	5,5	—	×	—	—	—	×	—	—	—	2,1	6,2	6,7	6,4	—	—	
Mörtsjön D 34	36	5,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,8	7,2	7,6	7,4	—	1)	
Rotsjön, V. C 113	23	5,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,6	6,9	7,4	7,2	×	1)	
Bodsjötjärn D 83	18	6	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,1	6,5	6,9	6,7	—	—	
Skimsåstjärn D 45	0,5	7	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,2	6,0	6,8	6,2	—	—	
Grossjön, La B 93	7	7	—	×	—	—	—	×	—	—	—	2,2	6,2	7,2	6,8	—	—	
Gravtjärn, Ö. C 198	2,5	7	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,8	6,1	6,2	6,2	—	—	
Kyrktjärn, N. C 208	1	7,5	—	×	×	—	—	×	—	2,4	2,5	2,5	6,6	7,0	6,8	×	×	
Mjösjön D 121	62	8	×	×	×	—	—	×	—	—	—	2,8	6,2	7,1	6,5	×	2)	
Lejonrostjärn C 205	1	8	—	×	×	—	—	×	—	2,3	2,7	2,5	5,6	6,7	6,2	—	—	
Lillsjön C 112	0,5	8	—	×	—	—	—	×	—	—	—	2,4	5,9	6,5	6,2	—	—	
Svarttjärn B 101	0,5	8,5	—	×	—	—	—	×	—	1,9	2,1	2,1	6,4	6,8	6,6	—	—	
Täckelsjön, V. C 122	28	9,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,7	6,6	7,5	7,0	×	×	
Gastsjön C 66	140	9	×	×	×	—	—	×	—	2,6	3,1	2,9	6,3	7,1	6,7	×	×	
Kolbjörnstjärn B 94	10,5	10,5	—	×	—	—	—	×	—	2,1	2,7	2,4	6,2	7,3	7,0	×	×	
Abborrtjärn 2 D 125	6,5	11	—	×	×	—	—	×	—	1,6	3,0	2,1	6,1	7,3	6,5	×	—	
Grossjön, St. B 96	11	11,5	—	×	×	—	—	×	—	—	—	2,6	6,4	7,0	6,8	—	—	
Storrörmyrtjärn C 160	7,5	17	—	×	—	—	—	×	—	—	—	2,6	6,1	6,7	6,4	×	—	

1 Bodensedimente kalkhaltig. 2 Bodensedimente eisenhaltig. * Bevor der Senkung 3 m.

Tabelle 5. Übersicht der Seen in der Transparenz-Gruppe III.

	Größe in ha	Felder	Umgebung	Natur	Farbe				Transparenz			pH			Geröll, Stein, Sand
			Felder Wald und Moränen Moore	Durchfluss-Seen Endseen Sickerseen	Braun Gelbbraun Gelb Gelbgrün Grün	Min. Max. Mt.	Min. Max. Mt.	Min. Max. Mt.	Im Litoral Z. t. auch im Profundal						
Svarttjärn C 279	8	3,5	— × ×	— × —	— — — × —	— — — 3,1	5,5 5,9 5,7	— —							
Krångtjärn D 78	7	4	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,2	6,7 7,3 7,0	× ×							
Kroktjärn C 320	8,5	4	— × —	— × —	— — — × —	— — — 3,6	6,3 6,5 6,5	— —							
Hongsjön B 123	41	4,5	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,1	7,1 7,6 7,4	— —							
Myrbårtjärn C 165	2	4,5	— × —	— × —	— — — × —	— — — 4,6	6,9 7,3 7,1	× —							
Meckflotjärn, La B 120	1,5	5,5	— × —	— × —	— — — × —	3,4 3,8 3,6	6,2 7,1 6,6	— —							
Ulvsjötjärn C 103	2	5	— × —	— × —	— — — × —	3,0 4,4 3,7	6,5 7,5 6,9	— —							
Kälsjön C 116	43	6	— × ×	× — —	— — — × —	— — — 3,4	6,5 7,2 6,9	— —							
Dracksjön C 296	19	6,5	— × ×	— × —	— — — × —	— — — 4,1	6,2 6,4 6,3	— —							
Meckflotjärn, St. B 119	6,5	6,5	— × —	— × —	— — — × —	2,1 4,1 3,1	6,7 8,0 7,1	— —							
Balsjön D 7	64	7	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,6	7,0 7,5 7,3	× —							
Täckeltjärn, St. C 168	11	7	— × —	× — —	— — — × —	— — — 4,0	6,7 7,1 6,9	— —							
Aborttjärn D 77	1,5	7,5	— × —	— × —	— — — × —	— — — 3,6	6,0 6,7 6,3	— —							
Rörtjärn, Ö. C 158	10	7,5	— × —	× — —	— — — × —	— — — 4,9	6,2 7,3 6,9	× — ¹							
Nissetjärn C 215	1,5	8	— × —	— × —	— — — × —	2,1 7,3 4,2	4,8 6,2 5,6	— —							
Långtjärn D 118	18	8	— × —	— × —	— — — × —	— — — 4,4	6,0 6,2 6,1	— —							
Bodsjön D 82	70	8	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,7	6,2 7,8 7,0	× —							
Gransjön D 8	50	8	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,3	6,4 7,5 7,0	× —							
Täckelsjön, Ö. C 164	125	9	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,5	6,6 7,3 7,0	× —							
Hågsjön A 151	19	9,5	— × —	— × —	— — — × —	— — — 5,0	6,5 7,5 7,0	× — ¹							
Hemsjön A 177, B 89	350	9,5	× × —	× — —	— — — × —	2,3 3,7 3,1	6,8 7,5 7,0	× —							
Singsjön B 124	640	10	× × ×	× — —	— — — × —	— — — 3,1	6,7 7,5 7,3	× ×							
Mellansjön C 68	150	11,5	— × —	× — —	— — — × —	— — — 4,0	6,6 7,2 7,1	× —							
Svarttjärn D 120	13	11	— × —	— × —	— — — × —	— — — 3,8	6,0 7,1 6,3	× —							
Holmtjärn, St. C 163	16	11,5	— × —	— × —	— — — × —	3,5 4,2 3,9	6,5 7,1 6,8	× —							
Bjusjön D 76	24	12	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,1	6,0 6,8 6,4	— — ²							
Mellsjön C 142	130	12	× × ×	× — —	— — — × —	2,4 3,9 3,1	6,7 7,3 7,0	× —							
Högtjärn D 36	8,5	12,5	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,9	6,0 7,2 6,7	× —							
Bodtjärn C 153	8,5	13	— × ×	— × —	— — — × —	— — — 4,0	6,1 6,2 6,2	— —							
Ösjön C 224	55	13	— × ×	× — —	— — — × —	— — — 4,0	6,3 6,6 6,5	— —							
Rotsjön, Ö. C 114	86	14,5	— × ×	× — —	— — — × —	— — — 4,1	6,1 7,3 6,9	× —							
Håvsjön C 98	590	15	× × —	— × —	— — — × —	— — — 4,1	6,8 7,3 7,1	— —							
Mantjärn C 152	2,5	15	— × ×	— × —	— — — × —	— — — 4,3	5,4 6,2 5,8	— —							
Lugnsjön D 119	350	14	— × —	× — —	— — — × —	— — — 3,8	6,0 7,8 7,0	× ×							
Hällesjön D 37	125	16,5	× × —	× — —	— — — × —	— — — 3,8	6,0 7,8 7,0	× — ¹							
Sundsjön C 213	24	17	— × ×	× — —	— — — × —	— — — 4,0	6,3 6,6 6,4	— —							
Fisksjön B 90	420	23	— × —	× — —	— — — × —	3,3 4,1 3,7	7,0 7,2 7,1	× — ¹							

¹ Bodensedimente kalkhaltig. ² Bodensedimente eisenhaltig.

den extrem polyhumosen, 2,1—3,0 m für den poly-mesohumosen, 3,1—5,0 für den meso-oligohumosen und mehr als 5,0 m für den extrem oligohumosen Typen. Hierbei sind 5 Seen mit einer Tiefe von höchst 2 m auf Grund ihres hellen Wassers und der hiraus sicherlich folgenden höheren Transparenz als 2 m zum zweiten Typ überführt worden. Die beiden ersten Gruppen fallen

Tabelle 6. Übersicht der Seen in der Transparenz-Gruppe IV.

	Grösse in ha	Tiefe in m.	Umgebung		Natur	Farbe					Transparenz			pH			Geröll, Stein, Sand	
			Felder Wald und Moränen Mooren	Durchfluss-Seen Endseen Sickerseen	Braun Gelbbraun Gelb Gelbgrün Grün	Min. Max. Mt.	Min. Max. Mt.	Min. Max. Mt.	Im Litoral Z. t. auch im Profundal									
Gravtjärn, V. C 197	1	6	—	×	—	—	—	×	—	—	—	—	5,2	6,2	6,3	6,3	—	—
Svarttjärn, Bräcke	1	7,5	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	5,8	5,4	5,7	5,6	—	—
Småtjärn, N. C 118	1,5	11,5	—	×	×	—	—	×	—	×	—	—	6,2	5,9	6,4	6,2	—	—
Ulvsjön C 149	134	12	×	×	—	—	—	×	—	—	5,0	7,0	6,0	6,5	7,5	7,0	×	×
Skåsjön C 255	370	14,5	—	×	—	—	—	×	—	×	—	—	6,0	7,1	7,2	7,2	×	—
Vallsjön D 29	162	15	—	×	—	—	—	×	—	—	—	—	5,8	6,2	7,0	6,6	×	—
Harsjön D 128	31	19	—	×	—	—	—	×	—	—	—	—	6,0	6,4	7,3	6,8	×	×
Sicksjön B 88	333	22	×	×	—	—	—	×	—	×	—	—	7,0	6,3	7,6	7,2	×	×
Idsjön C 192	875	28	×	×	—	—	—	×	—	—	5,5	6,1	5,8	7,4	7,5	7,5	×	×
Öfsjön, St. A 141	310	29	×	×	—	—	—	×	—	—	—	—	5,1	6,2	6,8	6,7	×	×
Ansjön D 2	825	30	×	×	—	—	—	×	—	—	—	—	5,4	6,5	7,3	6,9	×	×

¹ Bodensedimente kalkhaltig.

unter ÅBERG und RODHES polyhumosen Typ, während nur der ersten LÖNERBLADS polyhumosen Typ entspricht. Es soll schon jetzt erwähnt werden, dass diese Einteilung auch im Hinblick auf die später berührten Verhältnisse bezgl. Vegetation, Plankton und Fischarten berechtigt ist.

Im Ganzen wurden die Seen also in 4 Gruppen, I—IV, eingeteilt. In die Tabellen 3—6 wurden sämtliche Seen jeder Gruppe, geordnet nach Tiefe und mit Angabe über Grösse, Seefarbe, Transparenz und pH-Wert, also solchen Faktoren, die für sämtliche infrage kommenden Seen untersucht wurden, aufgenommen. Gewisse Auskünfte über Lage sowie Strand und Boden wurden dabei miterfasst. Betreffend der Bezeichnungen, die hier eingeführt wurden, mag Folgendes erwähnt sein. Mit Rücksicht auf die Zu- und Abflussverhältnisse verschiedener Seen führten JUDAY und BIRGE (1933) die Begriffe „seepage“ und „drainage lakes“ ein. Die ersten hatten keinen Zu- und Abfluss, sondern bekamen ihr Wasser durch Niederschlag sowie durch Oberflächendrainierung von begrenzten Bassins und bei Grundwasserzufuhr durch Sickersen. Drainage lakes hatten zufälligen oder beständigen Ablauf. Die beiden Typen wurden später von LOHAMMAR (1938) „Sickerseen“ und „Drainierungsseen“ genannt. Zum ersten Typ gehören von den Kälarne-Seen verschiedene, ganz isolierte Kleinseen, oft in versumpften Gebieten gelegen. Innerhalb des anderen Typs wurde eine Aufteilung vorgenommen teils in Endseen, d.h. solche Seen, die zwar einen Auslauf haben,

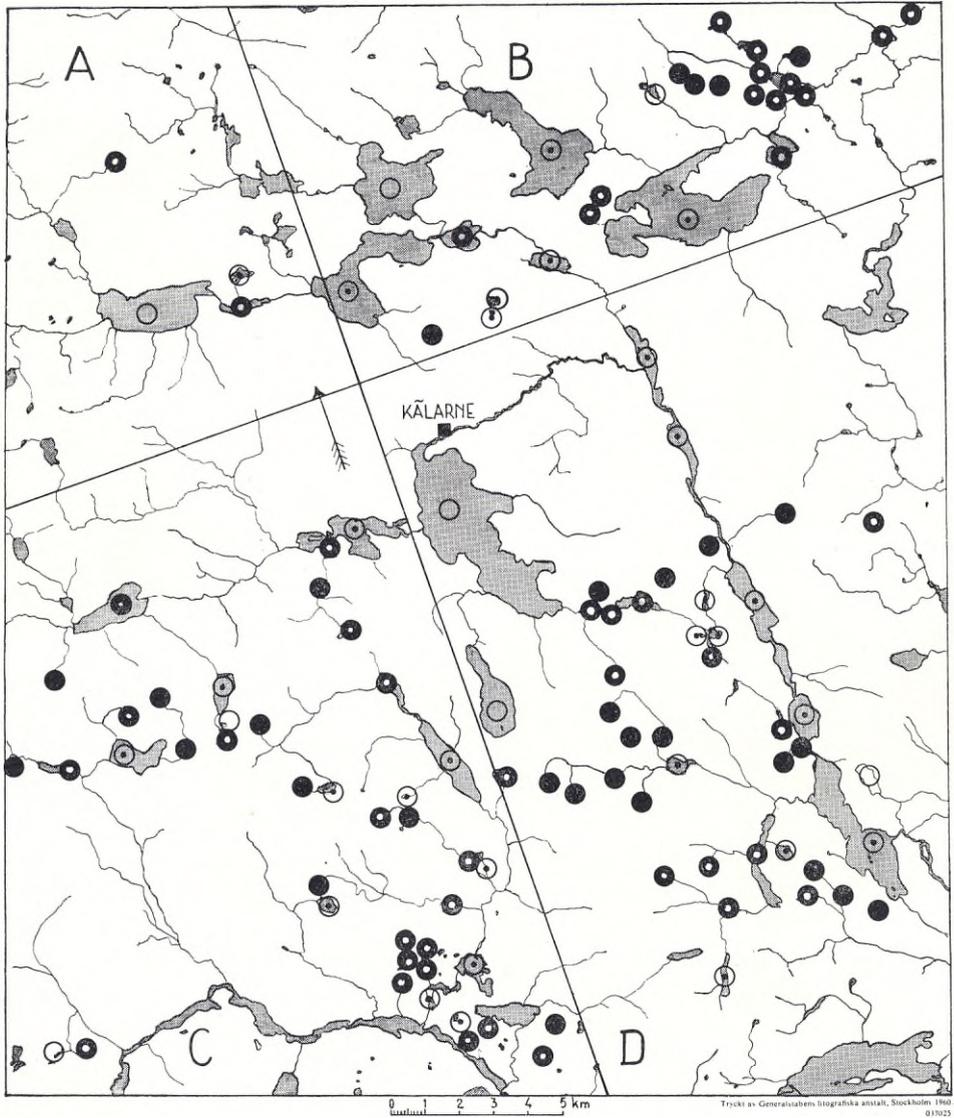


Fig. 4. Die Lage der Seen in den verschiedenen Transparenz-Gruppen.
 ● Transp. < 2,0, ○ 2,1—3,0, ⊙ 3,1—5,0, ⊚ > 5,0 m.

denen aber ein Zufluss von anderen Seen fehlt und die ihre Wasserzufuhr auf gleiche Art wie die Sickerseen erhalten, teils solche Seen, die einen Zufluss von anderen Seen haben und deshalb Durchflüsse darstellen. Was die Umgebung angeht, wurden drei Umstände in Betracht gezogen nämlich 1.) das Vorhandensein von beackertem Land, das bis zum Strand hinabreicht, 2.) waldbekleidete Moränenböden, oft mit steinigen, sandigen

Tabelle 7. Grösse der Seen der Gruppen I—IV.

Gruppe	Oberfläche in ha.									
	< 1	1.5 — 2.5	3 — 5	5.5 — 10	10.5 — 20	21 — 50	51 — 100	101 — 200	201 — 500	> 500
I	9	12	7	4	1	—	—	—	—	—
II	11	9	4	8	7	6	3	1	—	—
III	—	6	—	7	6	5	4	4	3	2
IV	2	1	—	—	—	1	—	2	2	3
Sämtl.	22	28	11	19	14	12	7	7	5	5
%	16,9	21,5	8,5	14,6	10,8	9,2	5,4	5,4	3,8	3,8

Ufern, was in solchem Fall in einer besonderen Kolonne angegeben ist und 3.) versumpfte Umgebungen, oft mit Schwingmoor-Ufern.

Die Tabellen 7 und 8 zeigen in Zusammenfassung Areal und Tiefe von Seen innerhalb der 4 Gruppen. Aus den Figuren 1, 2 und 4 geht die Lage der Seen hervor. Innerhalb der ersten Gruppe finden sich fast nur kleinere Seen. Die poly-mesohumosen Seen dagegen sind von mehr wechselnder Grösse — am grössten von ihnen ist der Gastsjön (C 66) mit 140 ha —, und die meso-oligohumosen und extrem oligohumosen Seen gehören fast sämtlich zu den mittelgrossen und grösseren Seen. Es kommen hier aber auch einige sehr kleine Seen vor. Innerhalb der Gr. III befinden sich 6 von höchstens 2,5 ha und in Gr. IV einige noch kleinere, nämlich der V. Gravtjärn (C 197) und Svarttjärn, Bräcke, von nur jeweils 1 ha sowie der N. Småtjärn (C118) mit 1,5 ha. Was die Tiefe (Tabelle 8) angeht, so sind nur 3 extrem polyhumose Seen tiefer als 9 m, die Mehrzahl reicht höchstens bis zu 5 Metern hinab und 5 sind nicht tiefer als 2 m. Die Seen innerhalb der Gr. II haben gewöhnlich auch nur geringe Tiefe, die Mehrzahl von 4—5,5 m und selbst in dieser Gruppe sind nur 3 tiefer als 10 m. Die höchsten Tiefenziffer, 17 m, weist der nur 7,5 ha grosse Storörmyrtjärn (C 160) auf. Von den meso-oligohumosen Seen zeigt die Gr. III ungefähr gleich viele Seen mit einer Tiefe von 5,5—10 m als mit 10,5—20 m. Zu der wirklich oligohumosen IV-Gruppe gehören die tiefsten Seen mit einem Maximum von 30 m für den Ansjön (D 2). Die geringste Tiefe, 6 m, entfällt auf den eben genannten V Gravtjärn.

Tabelle 8. Tiefe der Seen der Gruppen I—IV.

Gruppe	Grösste bekannte Tiefe in m.																													
	< 2	2.5	3	3.5	4	4.5	5	5.5	6	6.5	7	7.5	8	8.5	9	9.5	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21—25	26—30	
I	5	—	2	2	3	4	2	—	1	3	1	—	3	1	3	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II	7	2	4	—	7	3	8	4	2	—	1	1	3	1	1	1	1	2	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
III	—	—	—	1	2	2	—	2	1	2	2	2	4	—	1	2	1	3	3	2	1	3	1	1	—	—	—	1	—	—
IV	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	—	—	—	1	—	1	3	

Tabelle 9. Die Umgebungen der Seen der Gruppen I—IV.

Gruppe	Felder und Wald	Wald (Moränen)	Wald und Mooren	Mooren	Bemerk.
I	—	3	16	14	¹ In 2 Seen auch
II	5 ¹	13	20	11	Moorufer.
III	5 ²	19	8	5	² In 1 See auch
IV	5	4	1	1	Moorufer.
Sämtl.	15	39	45	31	
%	11,5	30,0	34,6	23,9	

Tabelle 10. Die Natur der Seen der Gruppen I—IV.

Gruppe	Durchflusse	Endseen	Sickerseen
I	6	19	8
II	19	21	9
III	22	10	5
IV	6	3	2
Sämtl.	53	53	24
%	40,8	40,8	18,4

Bezüglich der Umgebung und Lage ergibt sich aus den zusammengezogenen Tabellen 9 und 10, dass Seen innerhalb der Gruppen I und II zum sehr grossen Teil aus solchen bestehen, die völlig von Mooregebieten umgeben sind oder sowohl Moor- als Waldufer haben. Solche Seen sind viel spärlicher in den Gruppen III und IV vertreten. Dieses bringt es mit sich, dass die Seen mit harten Ufern (Geröll, Stein und Sand) von der Gr. I bis zur Gr. IV immer häufiger werden wie sich aus den Tabellen 3—6 ergibt. Schliesslich zeigen diese Tabellen, dass sich kalkhaltiges Bodensediment in 4 Seen der Gr. II, in 4 Seen der Gr. III und in einem See der Gr. IV findet.

Eine andere Verschiedenheit zwischen den Gruppen I und II auf der einen, und III und IV auf der anderen Seite finden wir in den Zu- und Abflussverhältnissen. Im ersten Fall sind die meisten der Seen reine Sicker- oder Endseen ohne oder mit nur sehr kleinen und zufälligen Zuflüssen, im letzten Fall sind sie meist typische Durchfluss- oder Drainierungsseen.

V. Seefarbe und Transparenz

Tabelle 11 und Figur 5 zeigen im Vergleich zu Figur 4 den Zusammenhang zwischen Seefarbe und Transparenz für die 4 Gruppen. Innerhalb der ersten Gruppe trifft man, mit Ausnahme von einem, sämtliche Seen mit brauner Farbe. Die Transparenz beträgt bei den meisten 1,6—2,0 m. Die poly-meso-

Tabelle 11. Seefarbe und Transparenz der Seen der Gruppen I—IV.

(Zahl der Seen, für jede Gruppe auch ‰)

Gruppe	Transparenz	Seefarbe					Sämtl.
		Braun	Gelbbraun	Gelb	Gelbgrün	Grün	
I	<1,5	5	4	—	—	—	9
	1,6—2,0	8	13	3	—	—	24
	Sämtl. ‰	13 39,4	17 51,4	3 9,1	—	—	
II	2,1—2,5	1	14	8	4	—	27
	2,6—3,0	—	9	7	6	—	22
	Sämtl. ‰	1 2,0	23 46,9	15 30,6	10 20,4	—	
III	3,1—3,5	—	—	4	7	—	11
	3,6—4,0	—	—	6	10	1	17
	4,1—4,5	—	—	3	1	2	6
	4,6—5,0	—	—	1	—	2	3
	Sämtl. ‰	—	—	14 37,8	18 48,7	5 13,5	
IV	5,1—5,5	—	—	1	2	—	3
	5,6—6,0	—	—	—	4	2	6
	6,1—6,5	—	—	—	—	1	1
	6,6—7,0	—	—	—	—	1	1
	Sämtl. ‰	—	—	1 9,1	6 54,5	4 36,3	
Sämtl. ‰		14 10,8	40 30,7	33 25,4	34 26,2	9 6,9	130

humosen Seen weisen eine hauptsächlich gelbbraune bis gelbe, einige sogar eine gelbgrüne Farbe auf. Die Transparenz verteilt sich recht gleich zwischen 2,1 und 3,0 m. Unter den meso-oligohumosen und oligohumosen Seen haben die meisten eine gelbgrüne Seefarbe und recht viele, vor allem die letzteren, sind hellgrün. Die Transparenz liegt bei den meisten bei 3,6—4,0 m. Die Seefarbenvariationen in den vier Seengruppen sind in Figur 6 graphisch veranschaulicht.

Wie oben erwähnt, sind die meisten Seen der Gr. I und auch viele der Gr. II, ganz oder teilweise von Mooregebieten umgeben. Nur eine kleinere Anzahl ist völlig innerhalb festerer Wald- oder Moränenmark belegen. Die Seen innerhalb der Gruppen III oder IV haben dagegen nur in gewissen Fällen moorigen Ufer. Der Zusammenhang zwischen Seefarbe und der Beschaffenheit der Umgebungen ist also offenbar. Das grosse Vorkommen von versumpften Gebieten, die ja speziell an die höheren Teile des Gebiets gebunden sind, bringt es auch mit sich, dass für jedes einzelne der vorher genannten kleineren Wassersysteme die am weitesten gegen die Wasserscheide zu belegenden Seen gewöhnlich auch das dunkelste Wasser und die niedrigste Transparenz haben. Ein gegensätzliches Verhältnis für Seensysteme, im grossen gesehen, hat LUNDQUIST (1936) gefunden. Aber die

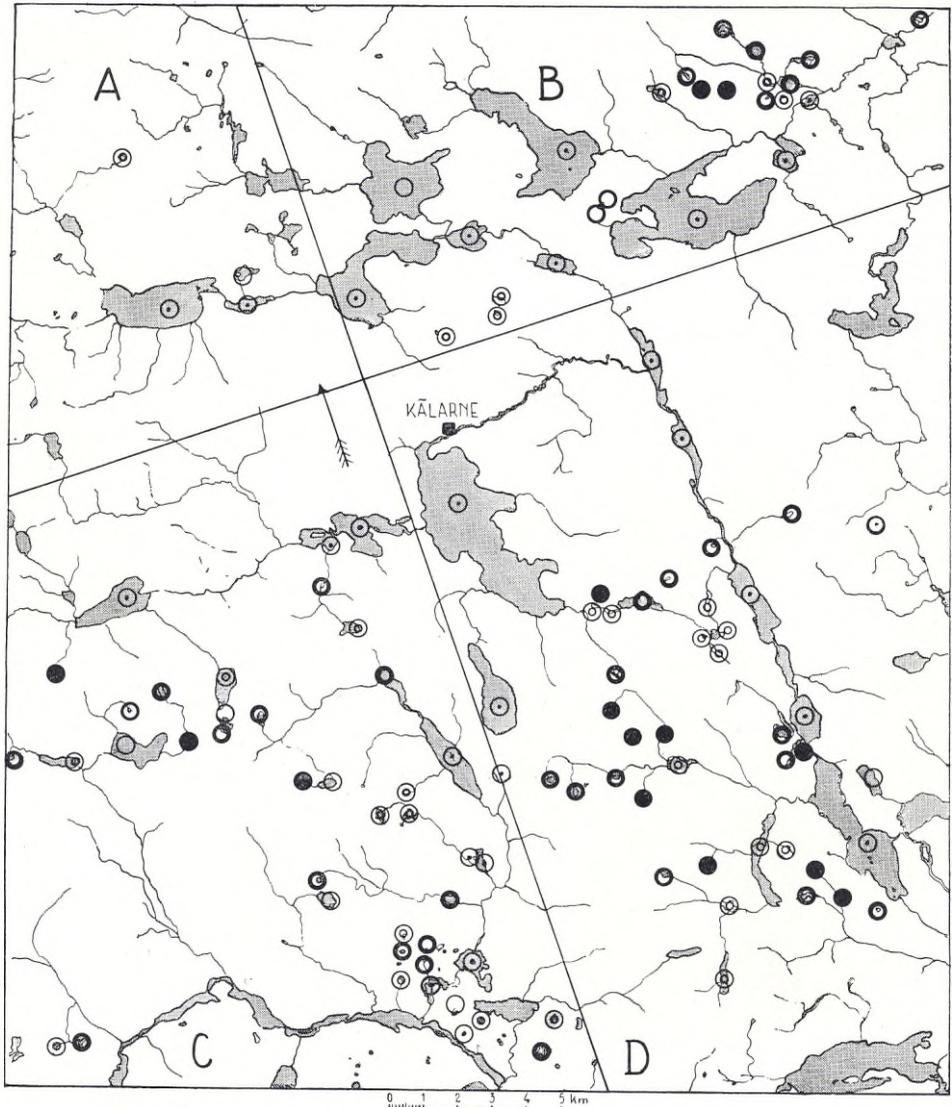


Fig. 5. Die Lage der Seen verschiedener Seefarbe.

● braun, ○ gelb-braun, ⊙ gelb, ⊖ gelb-grün, ⊕ grün.

Verhältnisse in den Kälarne-Seen stimmt vollständig mit dem überein, was Lundquist im übrigen für die Versumpfungsgegenden gezeigt hat. Da sich, wie oben erwähnt, die Grösse der Seen durchschnittlich von den poly- zu den oligohumosen Gruppen erhöht, herrscht auch hier, wie Lundquist gezeigt hat, ein gewisser Zusammenhang zwischen Seefarbe und Seegrösse. Die Verteilung der Seen auf die verschiedenen Gruppen wird deshalb grosse Uebereinstimmungen für jedes Wassersystem zeigen (s. Fig. 4 und 5). Die

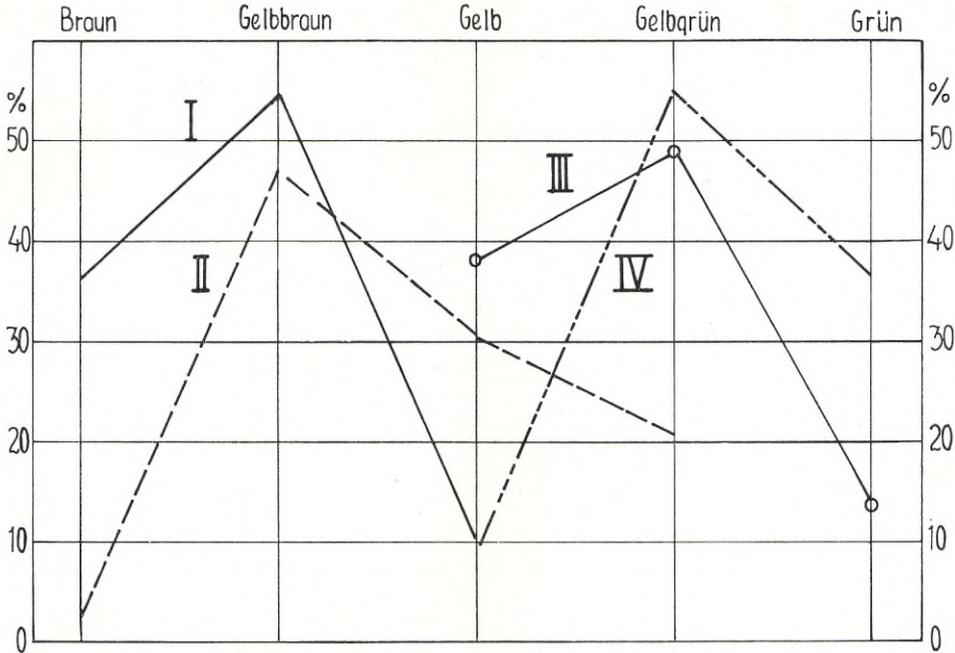


Fig. 6. Graphische Darstellung der Seefarbe in den Gruppen I—IV.

meist in die Augen fallenden Unterschiede zeigen die vorerwähnten sehr kleinen oligohumosen Seen V. Gravtjärn und N. Småtjärn, die beide hohe Transparenz und hellgrüne Farbe haben. Betreffend des ersteren ist das vielleicht nicht so auffallend, da der See innerhalb ausgeprägter Moränengegenden liegt, die in der Nähe des Wasserlaufs des Gimån häufig sind und die deshalb keinen nennenswerten Zuschuss an humusreichem Wasser erhalten dürften. Merkwürdig ist allerdings, dass der nahe belegene Ö. Gravtjärn, der gewiss grösser und etwas tiefer ist, bedeutend geringere Transparenz und dunklere Seefarbe aufweist. (Cfr. auch S. 75.) Der N. Småtjärn dagegen liegt innerhalb eines Moorgebiets. Hier beruht es offenbar auf seiner grossen Tiefe, 11 m, dass das zuströmende Grundwasser über den von einem oberen dünneren Torflager kommenden humushaltigen Wasserzuschuss dominiert.

Die vorerwähnten Forscher haben den oft vorkommenden Wechsel in der Transparenz hervorgehoben. THIENEMANN betont so, dass die Transparenz von planktonreichen Seen während der kälteren Jahreszeit untersucht werden müsste, da die Eigenfarbe des Wassers dann mehr unabhängig von dem in dieser Zeit spärlich vorkommenden Plankton ist. BERZINS konnte für Seen in Lettland zeigen, dass die Transparenzwerte im Winter bisweilen doppelt so gross wie im Sommer sind. Für die Seen in Estland gibt RIIKOJA an, dass die niedrigste Transparenz im Nachsommer eintritt. JUDAY (1932) hat im Karluk Lake eine Transparenz von 4,5 m im September 1929 gegen-

über einer solchen von 8,6 m im Juli 1928 gefunden. JUDAY und BIRGE (1933) haben ferner gezeigt, dass die Transparenz in den Sickerseen gewöhnlich grösser als in den Drainierungsseen war, was darauf beruht, dass letzteren mehr „silt by affluents“ zugeführt sind und dass sie ein reicheres Plankton beherbergen. Das kann jedoch für die innerhalb eines begrenzten nahrungsarmen Gebiets belegenen Kälarne-Seen nicht als Masstab genommen werden. Auch LOHAMMAR (l.c.) hat bei seinen sehr umfassenden Seeuntersuchungen hervorgehoben, dass die Transparenzwerte bisweilen recht grosse Variationen zeigen können, dass dies aber hauptsächlich für die Flachlandseen mit ihrer Tontrübung und Vegetationsfärbung Bedeutung hat. Höchst bedeutende Variationen in der Transparenz in einem See Japans hat weiter UENO (1934) für verschiedene Jahre nachgewiesen. Schliesslich können BERG und PETERSEN (l.c.) genannt werden, die gezeigt haben, dass die Transparenz in dem oben genannten Gribso zwischen 1,0 und 3,2 m gewechselt hat, wobei der letztgenannte Wert für den Monat August galt. Die niedrigsten Werte erhielt man während des Winters und Frühlings. Sie haben auch einen interessanten Zusammenhang zwischen der Transparenz und vor allem der Wasserfarbe auf der einen Seite, und der Schneeschmelze im Frühjahr und dem Sauerstoffschwund des Bodenwassers im Spätsommer auf der anderen Seite festgestellt. Bei beiden Gelegenheiten stieg die Wasserfärbung, in den Zwischenzeiten dagegen sank sie.

Für die Kälarne-Seen ist die Transparenz, wie bereits erwähnt, hauptsächlich im Zusammenhang mit Probeentnahmen während des Sommers untersucht worden. Dabei ergaben sich geringere Variationen zwischen den Werten für die verschiedenen Jahre, in denen sie genommen wurden. In einigen Fällen haben diese Variationen ungefähr 1 m oder mehr erreicht. Dies gilt für den Abborrtjärn D 125 (1,6—3,0 m), Långtjärn B 95 (1,6—2,7 m), St. Meckflotjärn B 119 (2,1—4,1 m), Ulvsjön C 149 (5,0—7,0 m) und Ulvsjöjärn C 103 (3,0—4,4 m). In den Fällen, in denen die Transparenz auch bei Probeentnahmen im Mai, kurz nach der Eisschmelze und Frühjahrszirkulation gemessen wurde, waren die Werte manchmal niedriger, manchmal wiederum auch höher als die Sommerwerte. Besonders interessant bezüglich der Transparenz war der Nissetjärn C 215 mit Werten von 2,1 m am 20.6.1939, 7,3 m am 22.5.1942 und 3,2 m am 3.8.1955.

VI. Wasserstoffjonenkonzentration, Alkalinität und Leitungsvermögen

In den Tabellen 3—6 finden sich Maximal-, Minimal- und Mittelwerte für die pH-Werte und Tabelle 12 gibt die Verteilung der Mittelwerte innerhalb der verschiedenen Gruppen wieder. In Tabelle 13 sind die pH-Werte für sowohl solche Seen, in denen die Differenzen bei verschiedenen Probeentnah-

Tabelle 12. Die pH-Mittelwerte der Seen der Gruppen I—IV.

Gruppe		Zahl der Seen mit pH			
		< 6,0	6,1—6,5	6,6—7,0	7,1—7,5
I	Zahl	7	22	4	—
	%	21,2	66,7	12,1	—
II	Zahl	2	17	25	5
	%	4,1	34,7	51,0	10,2
III	Zahl	3	9	17	8
	%	8,1	24,3	45,9	21,6
IV	Zahl	1	2	5	3
	%	9,1	18,1	45,4	27,2
Sämtl.		13	50	51	16
%		10,0	38,5	39,2	12,3

men besonders gross waren, als auch solche, in denen eine grosse Anzahl von Probeentnahmen gemacht wurden, aufgenommen. Die tiefsten und die höchsten Werte sind hier im Kursivstil wiedergegeben. Figur 7 weist zum Vergleich mit Figur 4 und 5 die Lage der Seen im Hinblick auf die pH-Mittelwerte auf.

Wenn man zunächst die pH-Mittelwerte innerhalb der verschiedenen Gruppen, verglichen mit dem Maximal- und Minimalwerten in den Tabellen 3—6 betrachtet, so ist der Zusammenhang mit den Gruppen, indirekt also mit der Transparenz, in die Augen fallend. In den extrem polyhumosen Gruppen liegt der pH-Mittelwert am häufigsten zwischen 6,1 und 6,5 und hiernach unter 6. Nur 3 Seen zeigen hier Maximalwerte von 7,0 oder mehr, während 18 Seen Minimalwerte von unter und bis zu 6,0 (Tab. 3) aufweisen. Die poly-mesohumosen Seen innerhalb der Gruppe II haben hauptsächlich Mittelwerte von 6,6—7. In 4 Fällen, Mörtsjön D 34, Kvarnsjön B 104, Skällsjön A 151 und V. Rotsjön C 113, sind diese Werte aber über 7 und die Bodensedimente gleichzeitig kalkhaltig. Weiter wurden in dieser Gr. II Maximalwerte von mehr als 7,0 bei 27 Seen angetroffen, und nur 7 Seen zeigen Minimalwerte von weniger als 6,0. Bei den meso-oligohumosen und oligohumosen Seen kommen nicht weniger als 11 mit pH-Mittelwerte über 7, und 11 Seen mit Maximalwerten von mehr als 7,5 vor. Zugleich haben jedoch 4 Seen, Svarttjärn C 279, Nissetjärn C 215, Mantjärn C 152 (Gr. III) und Svarttjärn, Bräcke (Gr. IV) niedrige Mittelwerte von höchstens 6,0, der letztgenannte trotz einer Transparenz von 5,8 m. Auch mehrere andere Seen innerhalb der Gr. III zeigen ziemlich niedrige pH-Werte, 6,5 nicht übersteigend, während gleichzeitig die Transparenz hoch und die Seefarbe gelb oder gelbgrün ist. Im Grossen gesehen besteht weiter, wie aus Figur 8 hervorgeht, ein deutlicher Unterschied zwischen Seen der Gr. I und der drei übrigen Gruppen. Die ersteren weisen durchschnittlich saure Reaktion auf, was mit Rücksicht auf ihre schon erwähnte Lage in Moorgebieten ganz

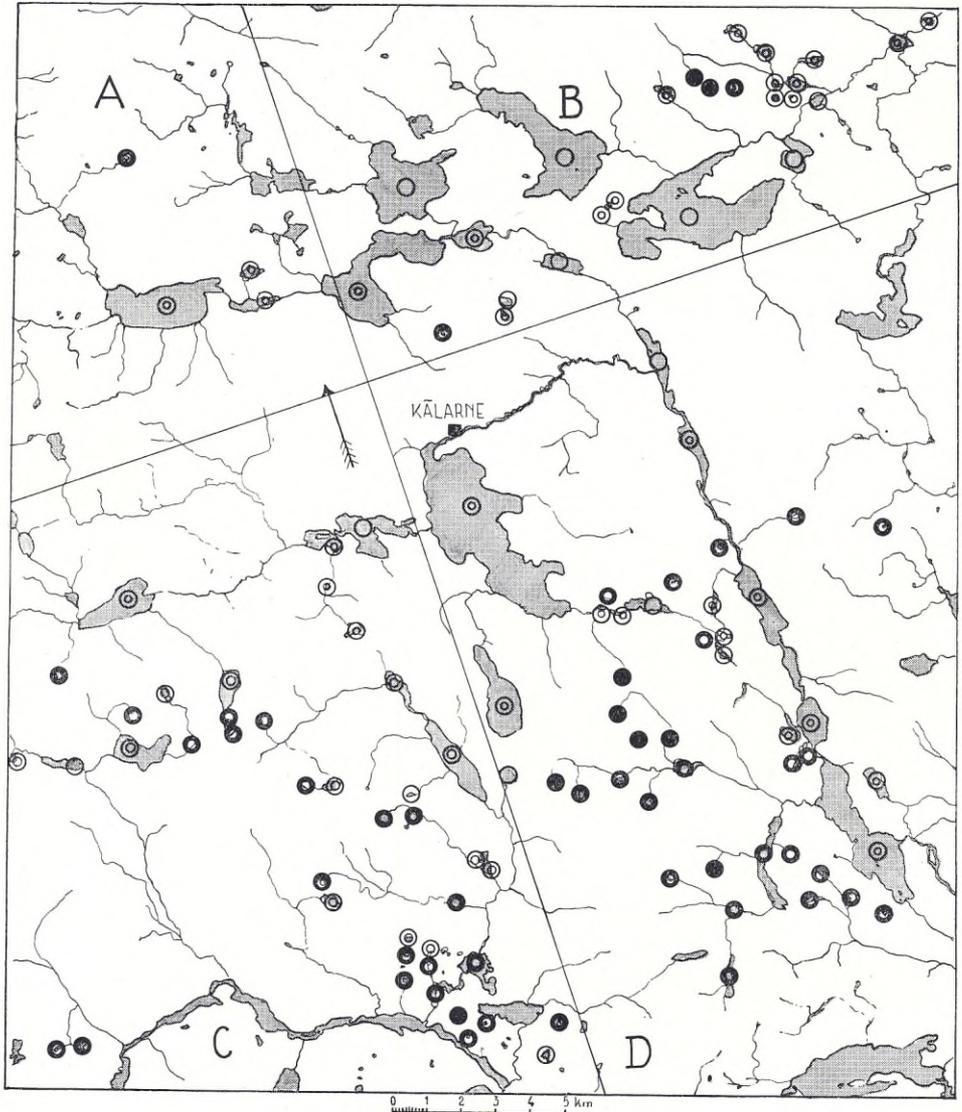


Fig. 7. Die Lage der Seen verschiedener pH-Mittelwerte.

● pH < 6,0, ○ 6,1—6,5, ⊙ 6,6—7,0, ◌ 7,1—7,5.

natürlich ist. Innerhalb der Gr. II gilt dasselbe für einen Teil der Seen, aber die Reaktion nähert sich hier, wie innerhalb der Gr. III und IV, mehr dem neutralen Stadium.

Die jetzt angegebenen Ziffern bezeichnen Mittelwerte. Geht man zu den Einzelwerten über, so zeigt Tabell 13, dass diese bedeutend variieren. Die Sommerwerte sind für das gleiche Datum in den meisten Fällen an der

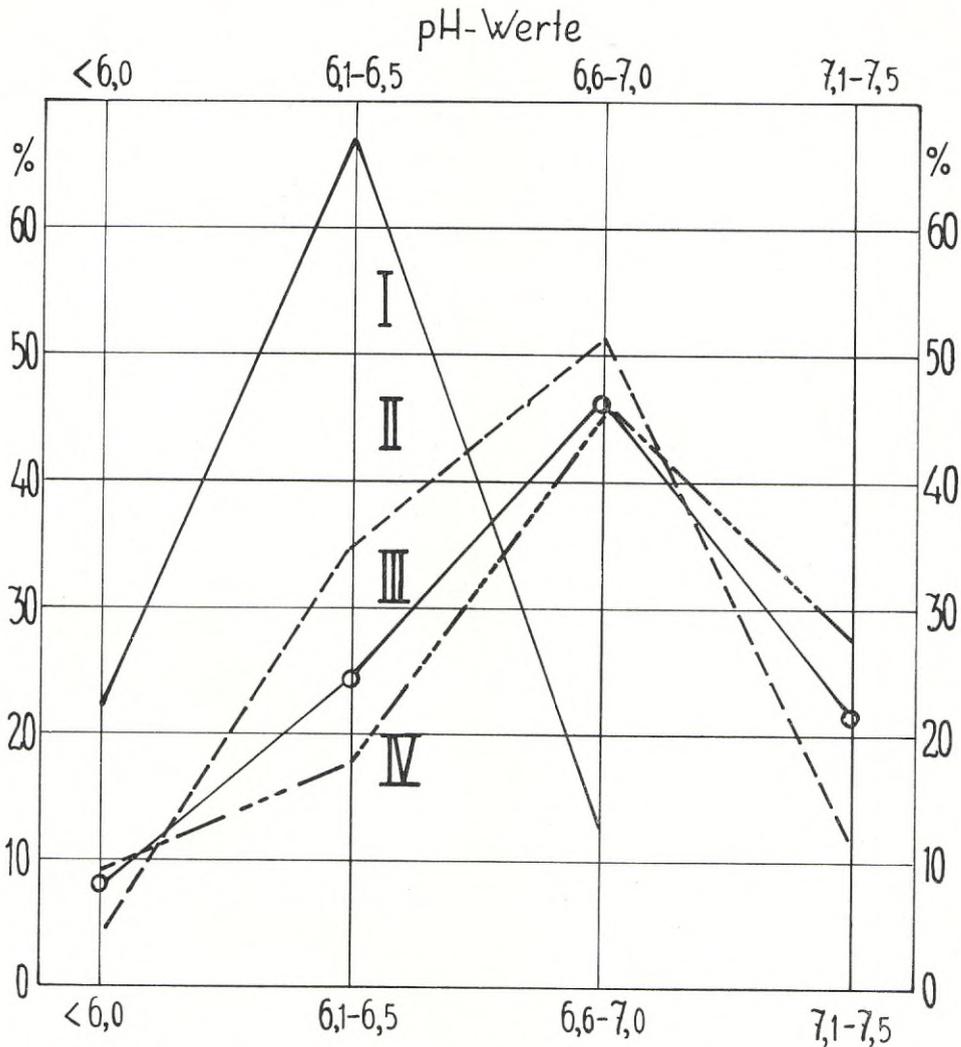


Fig. 8. Graphische Darstellung der pH-Werte in den gruppen I—IV.

Wasseroberfläche höher und am Boden niedriger oder in beiden Fällen gleich. Als Ausnahme kann angeführt werden: Abborrtjärn D 123 am 17.8.34, Abborrtjärn B 97 am 10.8.55, Svarttjärn B 101 am 30.7.38 und 21.8.41 sowie Långtjärn B 95 am 10.8.55, wo das Verhältnis umgekehrt ist. Im ersteren Fall sind die Unterschiede zwischen den Wasseroberflächen- und Bodenwerten manchmal recht hoch, oft über eine Einheit, und für sowohl den Hällesjön D 37 am 8.7.1937, als auch für den Lugnsjön D 119 am 14.7.1937 fast 2 Einheiten. Während des Winters und Frühjahrs liegt keine grössere Regelmässigkeit zwischen den pH-Werten an der Oberfläche und am Boden

Tabelle 13. Die pH-Werte in verschiedenen Jahreszeiten und Jahren.

Gruppe	Name	Tiefe in m	pH		Datum
			Oberfläche	Boden	
I	Mörtsjötjärn D 30	2	7,1	7,1	5.8.36
			6,2	6,6	19.3.41
			6,2	6,2	9.4.41
			6,1	—	27.7.55
	Barntjärn B 118	3	6,1	6,0	10.3.38
			7,2	6,0	26.7.38
			5,8	5,7	5.4.41
			5,8	6,8	28.8.41
	Vontjärn, Ö. D 73	4	6,0	6,0	20.5.42
			6,5	6,0	29.6.37
			6,2	6,2	7.3.38
			6,2	6,6	7.4.41
	Stöveltjärn D 71	4,5	6,8	6,6	26.8.41
			6,2	6,0	30.7.55
			6,6	6,2	28.8.41
			6,0	5,8	Okt. 41
	Grästjärn D 69	4,5	6,0	5,8	18.8.55
			5,9	6,0	5.3.38
			5,8	5,8	12.5.38
			6,4	5,8	26.8.41
Lilltjärn C 120	6	5,8	5,9	15.1.55	
		6,9	6,9	18.8.55	
		6,5	6,4	12.8.38	
		6,9	6,9	25.5.42	
Abborrtjärn 3 D 123	6,5	6,5	6,4	26.7.55	
		4,5	5,7	17.8.34	
		6,0	6,0	3.3.38	
		6,8	6,4	27.7.38	
Abborrtjärn 1 D 126	8	6,3	6,8	2.4.41	
		6,4	6,3	19.8.41	
		6,0	6,6	19.5.42	
		6,6	6,1	16.8.34	
Ilvåstjärn D 33	9	6,0	4,8	11.5.38	
		5,9	5,9	2.3.38	
		6,8	6,2	27.7.38	
		6,2	6,2	2.4.41	
Abborrtjärn B 97	11	5,9	6,0	19.8.41	
		6,3	6,3	19.5.42	
		5,9	6,0	5.8.55	
		6,8	5,8	10.8.36	
Långtjärn B 95	11	6,1	6,1	4.3.38	
		6,7	6,7	21.5.42	
		6,0	5,9	16.5.42	
		6,4	5,8	26.5.42	
Kapelltjärn C 206	2	5,0	5,9	10.8.55	
		6,3	5,8	3.8.38	
		5,1	5,8	10.8.55	
		6,5	6,5	27.8.41	
Ältjärn C 121	2	6,1	6,6	20.1.55	
		6,3	6,3	13.8.55	
		7,3	7,3	26.6.37	
		7,1	6,6	21.3.41	
		7,5	7,2	25.5.42	
		6,4	6,4	26.7.55	

Tabelle 13. Forts.

Gruppe	Name	Tiefe	pH		Datum
			Oberfläche	Boden	
II	Långtjärn D 32	2	7,1		3.8.36
			7,6	7,4	19.3.41
			6,9	7,4	9.4.41
	Flarken A 152	2,5	6,9	6,7	27.7.55
			7,3	7,2	3.7.37
	Bredtjärn D 31	2,5	6,7	6,7	2.8.55
			7,6	7,6	4.8.36
	Skällsjön B 117	3	6,8	7,3	19.3.41
			7,0	6,8	27.7.55
			7,2	7,2	23.6.37
	Lillsjön D 67	3	7,6	6,9	20.3.41
			6,7	6,7	2.8.55
			7,5	7,3	28.6.37
	Gårdtjärn D 124	4	7,2	7,1	1.4.41
			6,7	6,7	28.7.55
			6,4		21.8.36
	Hälltjärn, St. C 278	5	6,7	6,4	25.8.41
			6,1	6,1	4.8.55
	Lillsjön B 126	5	6,2	6,2	24.1.55
6,1			5,9	16.8.55	
Grossjön, La B 93	7	8,0	7,2	5.7.37	
		7,2	6,8	21.8.41	
Lejonrostjärn C 205	8	6,6	6,2	2.8.38	
		6,9	7,2	24.3.41	
Svarttjärn B 101	8,5	6,0	5,6	4.8.38	
		6,7	6,3	22.5.42	
		6,5	6,7	30.7.38	
Täckelsjön, V. C 122	9,5	6,5	6,8	21.8.41	
		6,4	6,7	18.5.42	
		7,2	6,6	12.8.38	
Kolbjörnstjärn 94	10,5	7,5	7,1	21.3.41	
		7,0	6,9	23.8.41	
		7,0	6,2	3.8.38	
Abborrtjärn 2 D 125	11	7,3	7,0	26.3.41	
		6,7	6,3	18.5.42	
		6,6	6,3	16.8.34	
		6,4	6,4	2.3.38	
		6,5	6,5	11.5.38	
		7,2	6,3	27.7.38	
		6,9	7,3	2.4.41	
		7,1	6,9	19.8.41	
		6,7	6,4	19.5.42	
6,2	6,2	18.1.55			
Meckflotjärn, La B 120	5,5	6,2	6,1	5.8.55	
		7,1	6,9	24.6.39	
		6,2	6,2	30.3.41	
Ulvsjötjärn C 103	5,5	6,5	6,3	6.8.55	
		7,5	6,5	17.6.39	
		6,8	7,2	31.3.41	
			6,9	6,6	22.8.55

Tabelle 13. Forts.

Gruppe	Name	Tiefe	pH		Datum
			Oberfläche	Boden	
III	Meckflotjärn, St. B 119	6,5	8,0	7,7	19.6.39
			6,9	6,9	30.3.41
			6,7	6,7	6.8.55
	Rörtjärn, Ö. C 158	7,5	7,3	6,2	28.8.34
			7,0	7,0	29.3.41
	Nissetjärn C 215	8	6,6	6,2	20.6.39
			6,2	6,1	27.3.41
			5,9	5,9	22.5.42
			4,9	4,8	11.1.55
	Bodsjön D 82	8	4,9	4,9	3.8.55
			7,8	7,2	14.7.37
			6,7	6,2	10.3.38
	Gransjön D 8	8	7,2	6,9	3.4.41
7,5			7,2	7.7.37	
6,7			6,4	10.3.38	
Hågsjön, St. 151	9,5	7,3	7,2	18.8.41	
		7,5	6,5	2.7.37	
		7,2	7,0	25.3.41	
Hemsjön A 177, B 89	9,5	7,0	6,5	20.8.41	
		7,3	7,3	25.8.34	
		7,2	7,2	6.4.41	
Högtjärn D 36	12,5	7,5	7,2	28.8.41	
		7,0	6,0	11.8.36	
		6,8	6,2	4.3.38	
Lugnsjön D 119	14	6,9	6,9	4.4.41	
		7,2	6,5	18.8.41	
		7,8	6,0	14.7.37	
Hällesjön D 37	16,5	7,2	6,9	3.4.41	
		7,2	6,9	3.4.41	
		7,8	6,0	8.7.37	
IV	Ansjön D 2	30	7,2	6,9	8.8.34
			7,1	6,8	1.3.38
			6,5	6,5	12.5.38
	Sicksjön B 88	22	7,3	7,3	5.10.41
			7,2	6,3	29.8.34
			7,6	7,6	20.3.41
Ulvsjön C 149	12	7,3	6,9	28.8.41	
		7,5	7,4	14.6.39	
		6,7	6,5	31.3.41	
				22.8.55	

vor. Manchmal sind die ersteren, manchmal die letzteren höher, manchmal erhält man ungefähr die gleichen Werte. Auch kann man aus den gefundenen Werten keinen durchgehenden Unterschied zwischen Sommer- und Winterwerten herauslesen. Letztere sind jedoch in einem Teil der Fälle niedriger als erstere, z.B. im Barntjärn B 118.

Für verschiedene Jahre ist die Variationsamplitude bedeutend und Unterschiede von über einer Einheit sind recht gewöhnlich. Für den Abborrtjärn D 123, und den Abborrtjärn D 126 betragen diese Unterschiede bis zu 2,3

und 2, für den Nissetjärn C 215 und den Lugnsjön D 119 bis zu 1,8 und für den Bodsjön D 82 bis zu 1,6 Einheiten. Auffallend ist, dass die Werte für das Jahr 1955 durchschnittlich niedriger als für frühere Jahre sind. Dies kann möglicherweise darauf beruhen, dass verschiedene Personen die Bestimmungen ausgeführt haben, es kann aber auch mit der fortschreitenden Versumpfung und Versäuerung des Bodens zusammenhängen.

Was hier über die pH-Werte in den Kälarne-Seen ausgeführt ist, stimmt im Wesentlichen mit den vorliegenden Literaturangaben von anderen Gebieten überein. Besonders gilt dieser Zusammenhang zwischen pH-Wert und Lage des Humusstandards für die kalkarmen Urgebirgsseen. Diese Parallelität zwischen Humusgehalt und pH hat dagegen für Seen mit hohem Kalkgehalt keine Gültigkeit, was IVERSEN (1929) für humusreiche Seen in Dänemark nachgewiesen hat. Solche Seen können bisweilen eine alkalische Reaktion aufweisen (BIRGE and JUDAY 1934, NAUMANN 1921, LÖNNERBLAD 1931, JÄRNEFELT 1932, 1956, THUNMARK 1937, LOHAMMAR 1938, OHLE 1940, ÅBERG und RODHE 1942, HUTCHINSON 1957, BERG und PETERSEN 1956 sowie UENO 1958 und and.). Auch für gewisse Seen in Finnland hat MARISTO (1941) bei floristischen Untersuchungen einen hohen Humusgehalt bei hohem pH-Wert, bis zu 7,7 hinauf, nachgewiesen. Er schreibt dieses dem reichlichen Vorkommen von Phytoplankton zu. Wahrscheinlich können die obenerwähnten hohen pH-Werten in Kvarnsjön B 104, Skällsjön B 117, Mörtsjön D 34 und V. Rotsjön C 113, sämtliche in Gr. II, durch die hier vorkommenden Kalkablagerungen erklärt werden. Die übrigen Seen mit kalkhaltigen Ablagerungen haben alle relativ hohe pH-Werte, sind aber sämtlich meso-oligohumos (Gr. III und IV)). Den niedrigsten pH-Mittelwert der kalkhaltigen Seen hat der Ö. Rörtjärn C 158 mit 6,9, wo aber der Maximumwert bis hinauf zu 7,3 steigt und die Transparenz 4,9 m ist. Im Vergleich mit dem nahebelegenen V. Rörtjärn C 157 mit einem pH von nur 6,2 und einer Transparenz von 1,4 m tritt hier die Bedeutung des Kalkgehalts hervor.

Dass umgekehrt im Wasser mit geringem Humusgehalt ein niedriger pH-Wert vorkommen kann, hat LÖNNERBLAD (1931) mit dem Vorhandensein starker Säuren zu erklären versucht. Dies gilt wahrscheinlich für die oben genannten Kälarne-Seen, die, obgleich sie den Gr. III und IV zugehören, niedrige pH-Werte haben. Die Annahme wird bestätigt durch die hier unten aufgeführten, in diesen Seen oft niedrigen Werte für Alkalinität und Leitfähigkeit. Für die Seen in den Hochgebirgen hat auch LUNDQVIST sehr niedrige pH-Werte im Zusammenhang mit hohen Transparenzwerten und grün-blaugrüner Seefarbe gefunden.

Die in der Literatur genannten, oft vorkommenden Differenzen der pH-Werte gelten von allem Probeentnahmen in der Nähe der submersen Vegetation, wo z.B. IVERSEN eine Erhöhung des pH-Wertes von 5,4 auf 8,4 im Verlauf einer Stunde gefunden hat. Die jährlichen Differenzen sind auch gemäss LOHAMMAR für Flachlandseen mit ihrer reichen Vegetation am

Tabelle 14. Alkalinität, Leitungsvermögen und Eisengehalt der Seen der Gruppen I—IV.

Gruppe	Name	Aug. 1941		Okt. 1941		Maj 1942		Jan. 1955		Aug. 1955	
		Alk	Leitf	Fe mg/l	Leitf	Alk	Leitf	Alk	Leitf	Alk	Leitf
I	Lilltjärn C 321	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Hällsjön La. C 277	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bartjärn B 118	0,07	—	0,09	—	0,02	20,9	0,45	—	0,28	—
	Holmtjärn La. C 162	0,17	33,9	—	—	0,20	28,7	0,42	—	0,28	—
	Hundtjärn D 70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bodsjöttjärn D 84	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Stöveljärn D 71	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Vontjärn Ö. D 73	0,17	29,9	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bodsjöttjärn D 85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bodsjöttjärn D 85	0,12	29,8	0,46	—	—	—	0,62	—	—	—
	Flasktjärn D 75	0,09	24,5	—	—	—	—	—	—	—	—
	Grästjärn D 69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Lilltjärn C 120	—	—	—	—	0,41	63,5	0,20	—	0,16	—
	Brantbergstjärn D 74	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Skarpabbortjärn C 231	—	—	—	—	0,07	16,5	0,54	—	—	—
	Abborrtjärn 3 D 123	0,09	—	—	—	0,14	32,7	—	—	—	—
	Bodtjärn B 100	0,21	36,9	—	—	—	—	—	—	—	—
	Abborrtjärn I D 126	0,09	—	—	—	0,12	25,3	—	—	0,16	—
	Bodflottjärn D 44	—	—	—	—	0,32	39,6	—	—	—	—
	Abborrtjärn D 33	—	—	—	—	0,22	30,6	—	—	—	—
	Per Sjulssonstjärn C 119	0,16	28,9	—	—	0,07	17,1	—	—	—	—
	Långtjärn B 95	—	—	—	—	0,27	39,3	—	—	—	—
	Bytjärn B 98	—	—	—	—	0,05	18,3	—	—	—	—
Abborrtjärn B 97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
II	Sörtjärn B 99	—	—	0,37	—	—	—	—	—	—	—
	Libergstjärn C 228	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Kapelltjärn C 207	0,19	30,1	—	—	—	—	0,51	—	0,36	—
	Altjärn C 121	—	—	—	—	—	—	0,44	—	—	—
	Bredtjärn D 31	—	—	1,17	1,2	—	—	—	—	—	—
	Långtjärn D 32	—	—	1,05	1,1	0,57	71,0	—	—	—	—
	Skällsjön B 117	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Kvarnsjön B 104	—	—	0,75	0,2	—	—	—	—	—	—
	Lällsjön D 67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Klångertjärn D 116	—	—	—	—	—	—	0,32	—	0,14	—
	Gårdtjärn D 124	0,22	41,2	—	—	—	—	0,51	—	0,22	—
	Lövsjön B 103	—	—	0,40	0,2	—	—	—	—	—	—
	Storäsentjärn C 221	—	—	—	—	—	—	0,87	—	0,64	—

meisten in die Augen fallend. Da die Probeentnahmen in den Kälarne-Seen im Zusammenhang mit dem Einsammeln von Wasserproben geschehen und somit in die Mitte der Seen verlegt worden sind, erklärt es sich, dass die Unterschiede im pH bei den verschiedenen Gelegenheiten relativ klein waren.

Wie eingangs erwähnt, war es aus verschiedenen Gründen nicht möglich, die Untersuchungen auf eingehendere chemische Analysen auszudehnen. Um aber eine gewisse Auffassung über die Alkalinität und die Leitfähigkeit (Leitungsvermögen) zu erhalten, sind diese Werte wenigstens für eine kleinere Anzahl von Seen bestimmt worden. Tabelle 14 gibt diese wieder, und in den Tabellen 15 und 16 sind die Werte zusammengeführt worden, wobei sowohl die niedrigsten als auch die höchsten Werte mitgenommen wurden.

Aus der Tabelle 14 geht hervor, dass in einigen Fällen und zwar besonders für die Alkalinität, Ziffern für verschiedene Jahre und Jahreszeiten vorliegen. Im allgemeinen zeigen diese Ziffern keine grösseren Ungleichheiten. Für den Abborrtjärn 2, D 125, innerhalb der Gr. II, erhielt man bei 5 verschiedenen Gelegenheiten fast den gleichen Alkalinitätswert. Eine markante Verschiedenheit besteht indessen zwischen den Alkalinitätswerten für Januar und August 1955 insoweit, als die ersteren durchschnittlich bedeutend höher als die letzteren sind. Einen auffallenden Unterschied zeigt für die Leitfähigkeit der N. Kyrktjärn C 208, Gruppe II, mit einer fast doppelt so hohen Ziffer im Mai 1942 wie im August 1941. Anmerkenswert ist dabei, dass die entsprechenden Ziffern in dem darunter liegenden S. Kyrktjärn C 209 ungefähr die gleichen sind.

Eine gewisse Korrelation besteht, wie aus den Tabellen 15 und 16 sowie den Figuren 9 und 10 hervorgeht, zwischen den Alkalinitäts- und Leitfähigkeitswerten der verschiedenen Seengruppen auf der einen und ihren pH-Werten auf der anderen Seite. In der Gruppe I zeigen sowohl die Alkalinität als auch die Leitfähigkeit niedrigere Werte als in der Gr. II, und Seen in dieser Gruppe, wenn es sich um die Alkalinität und die wenigen Ziffern für die Leitfähigkeit handelt, gleichfalls niedrigere Werte als in der Gr. III. Für 4 Seen innerhalb der Gr. I, nämlich für den Skarpaborrtjärn C 231, Långtjärn B 95, Abborrtjärn B 97 und Barntjärn B 118 erreichen die Werte für das Leitungsvermögen nur 16,5, 17,1, 18,3 und 20,9. Auf der anderen Seite hat innerhalb derselben Gruppe der Lillsjön C 120 eine Alkalinitätsziffer von 0,41 und einen Wert von 63,5 für die Leitfähigkeit. Hohe Alkalinitätswerte von 0,54—0,66 zeigen auch mehrere andere Seen dieser Gruppe.

Innerhalb der Gr. II gilt dasselbe, vor allem für den Bredtjärn D 32 und Långtjärn D 31 mit Alkalinitätsziffern von über 1. Solch hohe Werte weisen auch der Lövsjötjärn B 102 mit 0,86 und der Storåsentjärn C 221 mit 0,87 auf. Werte von dieser Höhe sind nur für einen See innerhalb der Gr. III, Ulvsjötjärn C 103 mit 0,87 festgestellt worden. Auf der anderen Seite zeichnen sich einige Seen in dieser Gruppe III durch ungewöhnlich niedrige Werte aus. Ganz besonders gilt dies für den in mehrerer Hinsicht abweichenden

Tabelle 15. Alkalinitätswerte.

Gruppe	Zahl der Seen mit Alkalinitätswerten von										
	< 0.10	0.11 — 0.20	0.21 — 0.30	0.31 — 0.40	0.41 — 0.50	0.51 — 0.60	0.61 — 0.70	0.71 — 0.80	0.81 — 0.90	0.91 — 1.00	> 1
I	7	7	6	1	4	1	2	—	—	—	—
II	—	3	8	13	3	5	4	1	2	—	2
III	3	1	3	5	4	8	1	—	—	—	—
IV	—	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—
Sämtl.	10	11	18	20	13	14	7	1	2	—	2
%	10,2	11,2	18,3	20,4	13,3	14,3	7,2	1,0	2,0	—	2,0

Nissetjärn C 215, bei dem die Alkalinität nur 0,00—0,03 und die Leitfähigkeit 15,0 beträgt. Auch der Mantjärn C 152 und der Svartjärn C 279 haben sehr niedrige Alkalinitätswerte von 0,08—0,28 und 0,10, und für den Käl-sjön C 116 geht die Leitfähigkeit nur bis zu 27,6.

Selbst wenn die für die Kälarne-Seen gefundenen Werte für Alkalinität und Leitungsfähigkeit beachtlich schwanken, sind sie mithin doch recht niedrig, in letzterem Fall liegen die meisten bei 30—40. Zehn Seen weisen hier einen Wert unter 30 auf und kein See erreicht einen Wert über 85.

Von anderen Gebieten mag erwähnt werden, dass BERG und PETERSEN (l.c.) die gleichen niedrigen Alkalinitätswerte wie für den Nissetjärn in Gribsö gefunden haben, nämlich 0,00—0,18. Der Wert für die Leitfähigkeit ist dagegen sehr hoch oder 125 und im Einlauf 185—230. Besonders interessant ist es die Werte für die Leitfähigkeit mit den entsprechenden Werten bei Thunmark, Åberg und Rodhe sowie Lohammar zu vergleichen. THUN-MARK hat in den småländischen Seen gefunden, dass 83 % von den untersuchten Seen Leitfähigkeitsverte zwischen 30—60 haben. Für Seen in den småländischen Grenzgebieten werden Werte von 90 und über 100 angegeben. LOHAMMAR hat für Seen in Dalarna und in Uppland Werte bis zu mehreren Hundert, mit einem Maximum von 518 im Hjalstaviken (Mälaren), aber für Seen in Nordschweden viel niedrigere Werte mit einem Minimum von 12,3—16,4 und Maximum von 49,9—72,3, in einem See 98,5, genannt. Letzterer Wert wird jedoch als Anomali bezeichnet. Lohammar hebt auch die Parallelität zwischen dem Elektrolytgehalt und dem pH des Wassers hervor.

Tabelle 16. Leitungsvermögen.

Gruppe	Zahl der Seen mit Leitungsvermögen von							
	< 20	21 — 30	31 — 40	41 — 50	51 — 60	61 — 70	71 — 80	> 80
I	3	6	5	—	—	1	—	—
II	—	—	5	4	1	2	2	—
III	1	1	2	1	1	1	1	1
IV	—	—	1	1	—	—	—	—
Sämtl.	4	7	13	6	2	4	3	1
%	10,0	17,5	32,5	15,0	5,0	10,0	7,5	2,5

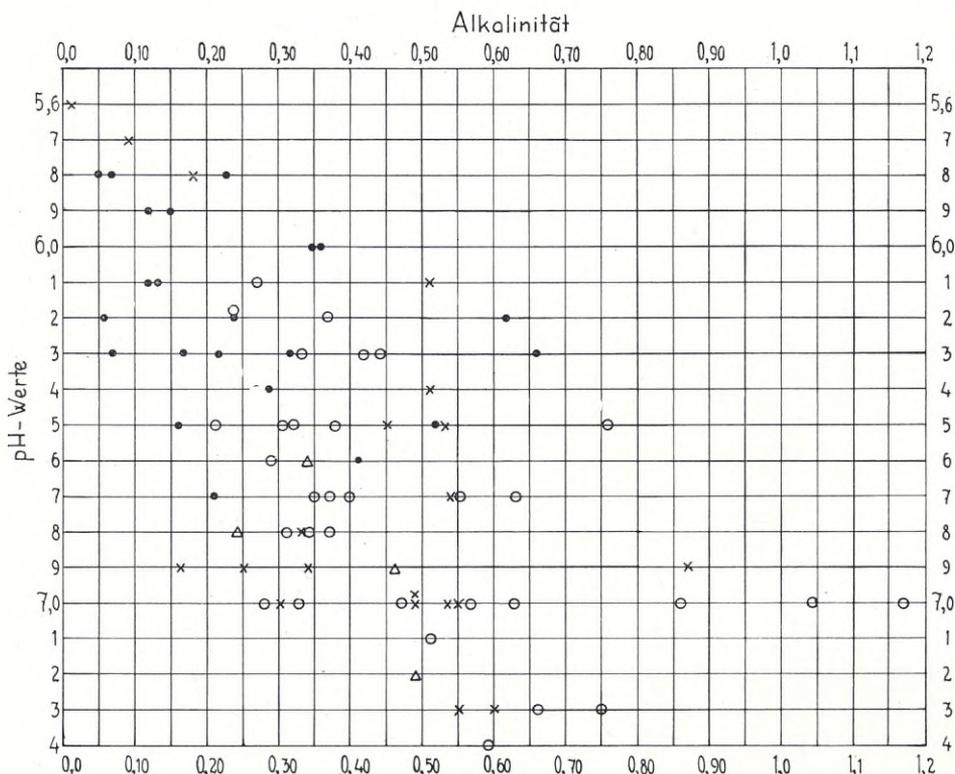


Fig. 9. Korrelation zwischen pH-Werten und Alkalinität.

● Gr. I, ○ Gr. II, × Gr. III, △ Gr. IV.

Dasselbe gilt für NYGAARD (1955), der Ziffern für die Leitfähigkeit von 49—131 bei einem pH von 5—5,5 bzw. 290—410 bei einem pH von ca 8 nennt. JUDAY und BIRGE haben in den Wisconsin-Seen Werte von 6—132 festgestellt und heben auch hervor, dass die Sickerseen (seepage lakes) oft eine hohe Transparenz, aber niedrige Werte für pH und Leitfähigkeit aufweisen, ebenso wie sie für den Nissetjärn und mehrere von den Kälarne-seen in der Gr. III festgestellt sind. Für Estland hat RIKOJA Werte von bis zu 648 angegeben. Sämtliche Verfasser, die die Leitfähigkeit untersucht haben, heben hervor, dass diese in den nahrungsreichen Seen des Flachlandes immer grösst ist. DUNN (1954) erwähnt direkt eine Korrelation zwischen Leitfähigkeit bzw. pH und Trophiestandard. Interessant ist in diesem Zusammenhang eine Untersuchung von PUKE (1949 b) über Seen in der Nähe von Stockholm. Er hat hier einen Zusammenhang zwischen Leitfähigkeit und Höhe der Seen über dem Meer gefunden. Sie betrug so 133 oder 237 in den niedrig liegenden Seen (19 bzw. 7 m ü.M.), aber nur 22 und 77 in Seen von 52 und 23 ü.M. Die Erklärung hierfür ist die, dass

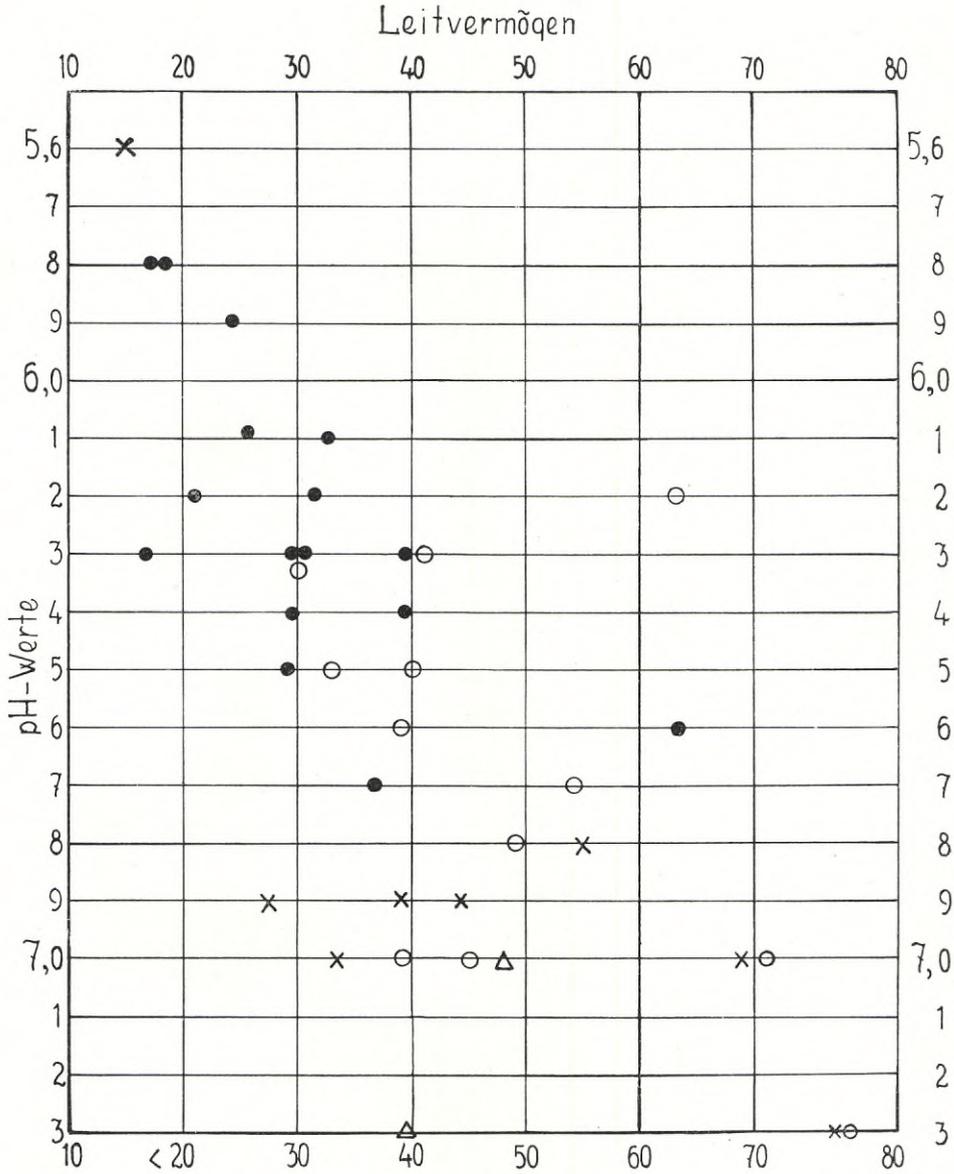


Fig. 10. Korrelation zwischen pH-Werten und Leitvermögen.

● Gr. I, ○ Gr. II, × Gr. III, △ Gr. IV.

die höher belegenen Seen humusreich und nahrungsarm sowie arm an Elektrolyten sind, während die niedrig liegenden Seen umgekehrte Verhältnisse aufweisen.

Leider geben die wenigen Bestimmungen des Eisengehalts in den Kälärne-Seen kaum einige Anhaltspunkte für die Beurteilung der Bedeutung der

chemischen Verhältnisse im übrigen. Aus der Tabelle 14 ist zu ersehen, dass der Eisengehalt zwischen 0,1 und 1,6 mg/l schwankt und sich im allgemeinen um 0,2—0,5 mg/l hält. Einen auffallend hohen Eisengehalt weisen die obengenannten Seen Bredtjärn, Långtjärn und Lövsjötjärn mit gleichzeitig hohen Alkalinitätswerten auf. Den höchsten Eisengehalt 1,6 mg/l hat der Abborrtjärn 2, D 125 und auch der nahegelegene Abborrtjärn 3, D 123 erreicht 1,2 mg/l. Der naheliegende Abborrtjärn 1, D 126 hat dagegen nur 0,6 mg/l. Der Wert für die Leitfähigkeit ist im letzteren Fall niedriger als in den beiden anderen Abborrtjärn 2 und 3, weswegen sich in diesen ein hoher Elektrolytgehalt mit hohem Eisengehalt vereinigt. Bei dem beschriebenen Nissetjärn findet man dagegen niedrigen pH und niedrigen Elektrolytgehalt zusammen mit niedrigem Eisengehalt. LOHAMMAR hebt ebenfalls hervor, dass sich der Eisengehalt der Seen zu der Leitfähigkeit sehr unregelmässig verhält und sagt weiter, dass sehr salzarme Seen eisenfrei sein können. Er hat indessen bedeutend höhere Werte für den Eisengehalt mehrerer Seen in Norrland gefunden, als die Kälarne-Ziffern ausweisen.

VII. Temperatur und Sauerstoff

Wie bereits zu Beginn erwähnt, wurden Untersuchungen der Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse in sämtlichen Seen und oft während verschiedener Jahre in denselben Seen vorgenommen. Die hierbei gefundenen Werte finden sich sowohl in Originalanzeichnungen wie in besonderen Tabellen, die beide im Süßwasserlaboratorium verwahrt werden. Es schien zu belastend, sie in diese Publikation mit aufzunehmen. Statt dessen sind die Werte in Diagramme graphisch wiedergegeben und in die Figuren 11—32 eingezeichnet worden. Die Seen sind hier, im Grossen gesehen, für jede Gruppe in der gleichen Ordnung, wie in den Tabellen 3—6 aufgenommen worden, d.h. von der niedrigsten bis zur grössten Tiefe. Die Temperaturkurven sind liniert, die O₂-Kurven gestrichelt wiedergegeben. Um die Probeentnahmen zu verschiedenen Zeiten zu markieren, sind die Kurven dazu mit speziellen Zeichen versehen worden, die keiner Erklärung bedürfen. Dies ist gleicherweise für die T- und die O₂-Kurven geschehen. Das Datum der Probeentnahme ist am nächsten bei der Kurve, für die sie gilt, ausgesetzt worden. Für mehrere Seen sind die Probeentnahmen, sowohl im Sommer als auch im Winter und Frühjahr erfolgt. Die ersteren Werte findet man in diesem Fall links und die letztere rechts in den Figuren. Die Bezeichnung des Sees ist indessen nur in der oberen linken Ecke angegeben. In gewissen Fällen, wenn keine Winterwerte vorhanden waren, wurden auf der rechten Seite die Sommerwerte für irgendeinen anderen See eingesetzt, die in diesem Fall aber deutlich von den der angrenzenden Seen geschieden sind. Für einige von den grösseren und tieferen Seen sind Kurven für verschiedene Jahreszeitwerte auf derselben Figur eingezeichnet worden.

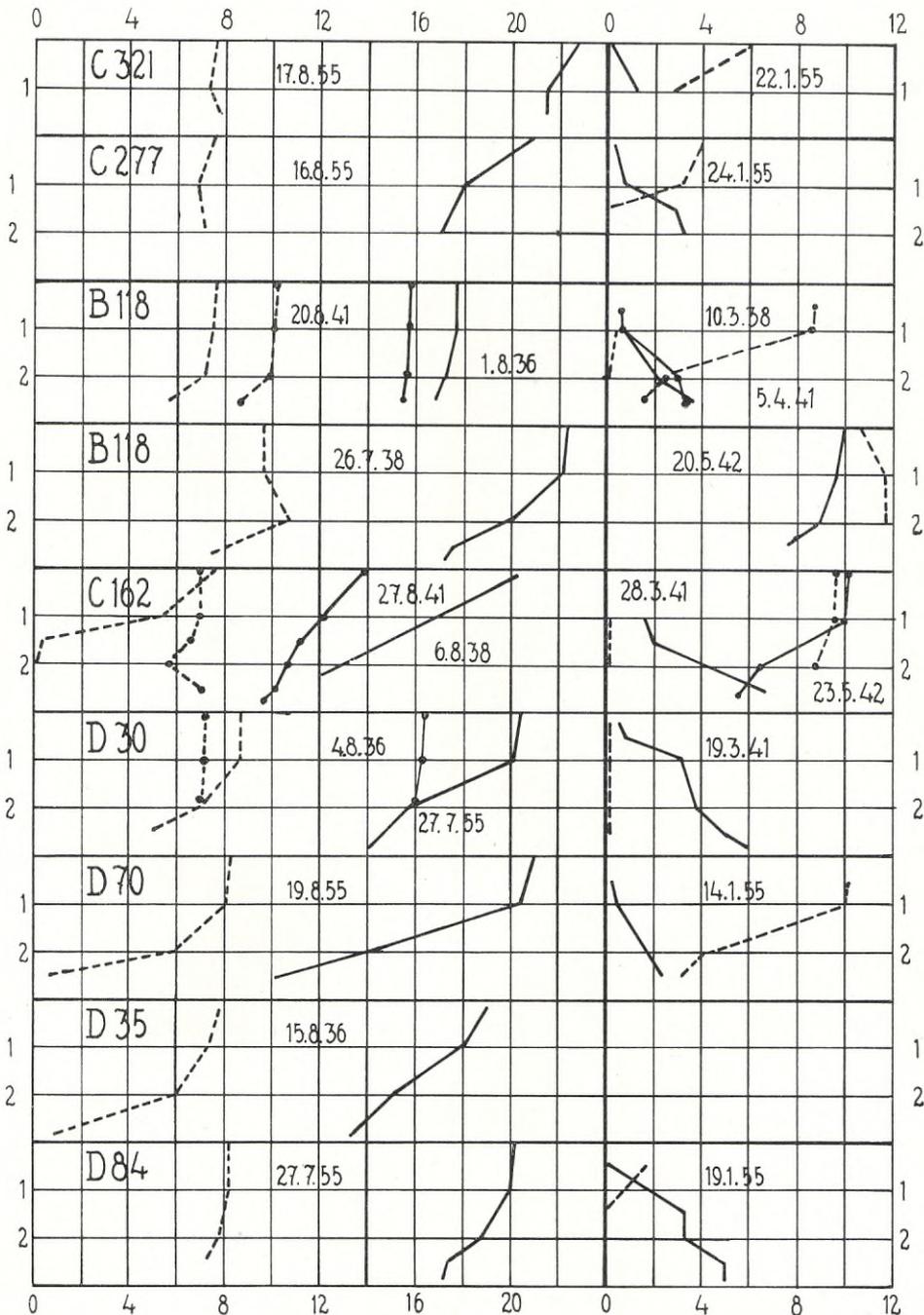


Fig. 11—32. Graphische Darstellung von Temperatur (°C) und Sauerstoffverhältnissen (mg/l.) der Seen in den Gruppen I (Fig. 11—16), II (Fig. 17—23), III (Fig. 24—30), IV (Fig. 31—32). Die Temp.-Kurven sind liniert, die O₂-Kurven gestrichelt. Im übrigen siehe die Erklärungen an S. 42.

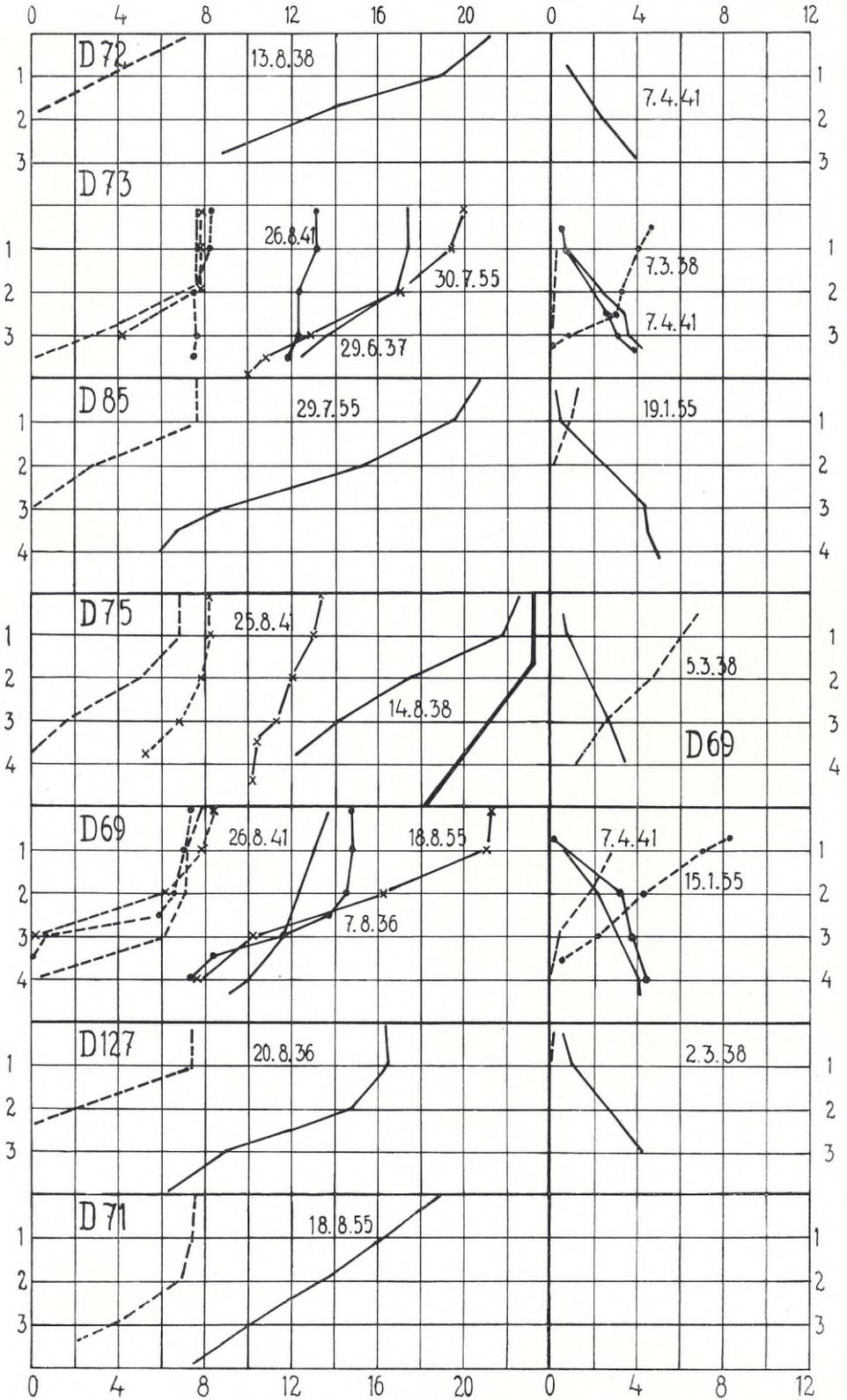


Fig. 12. Gr. I.

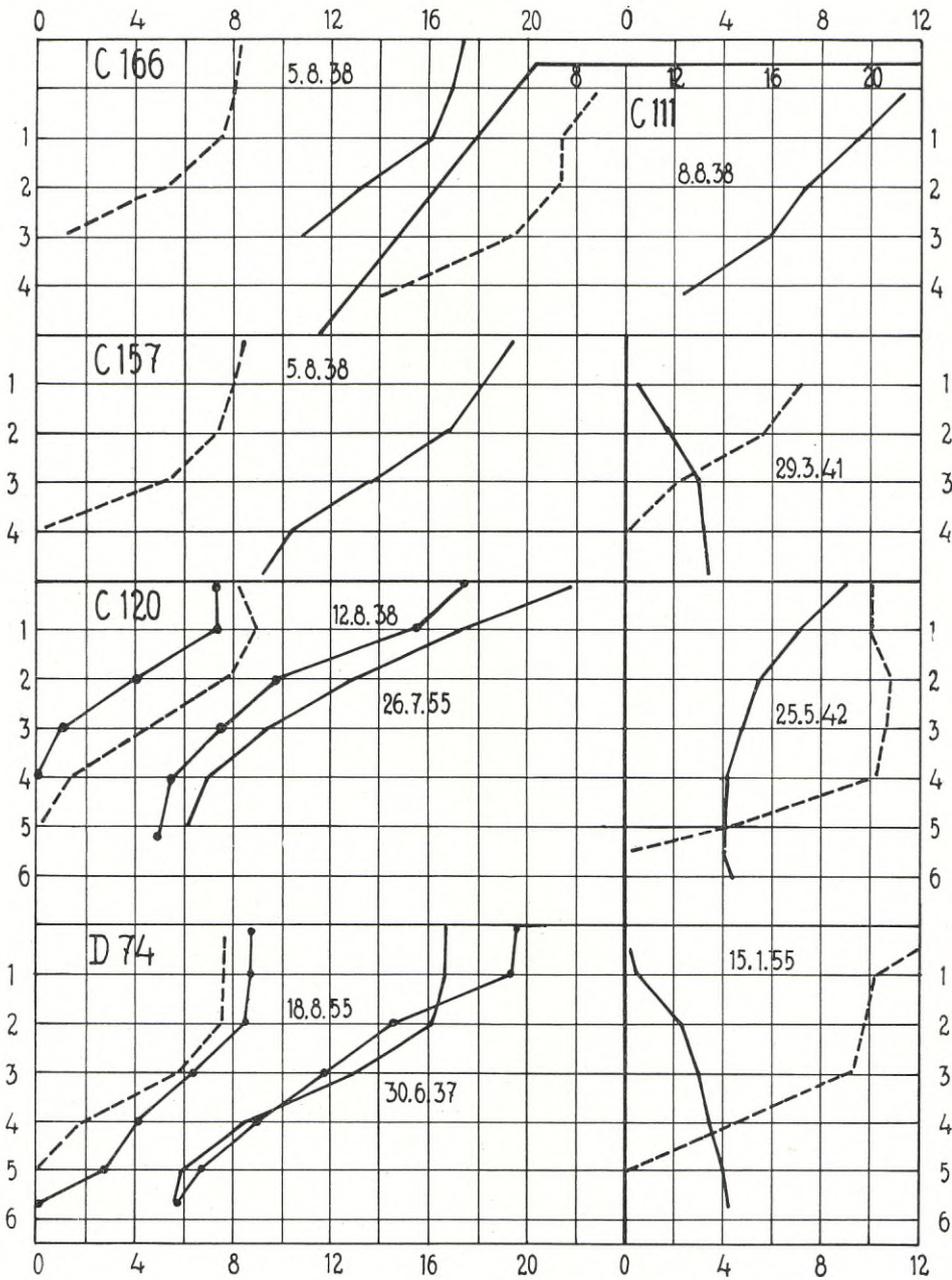


Fig. 13. Gr. I.

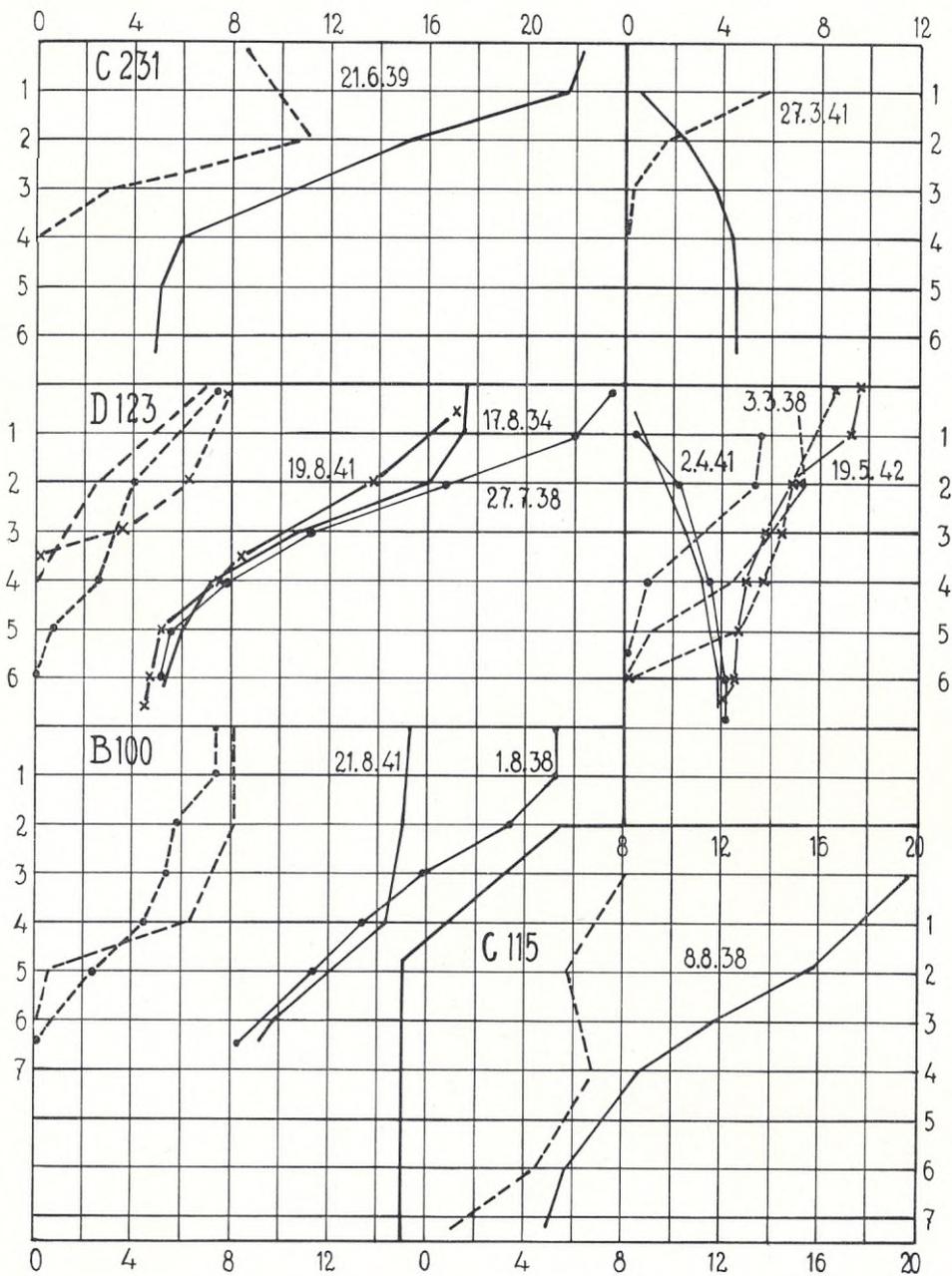


Fig. 14. Gr. I.

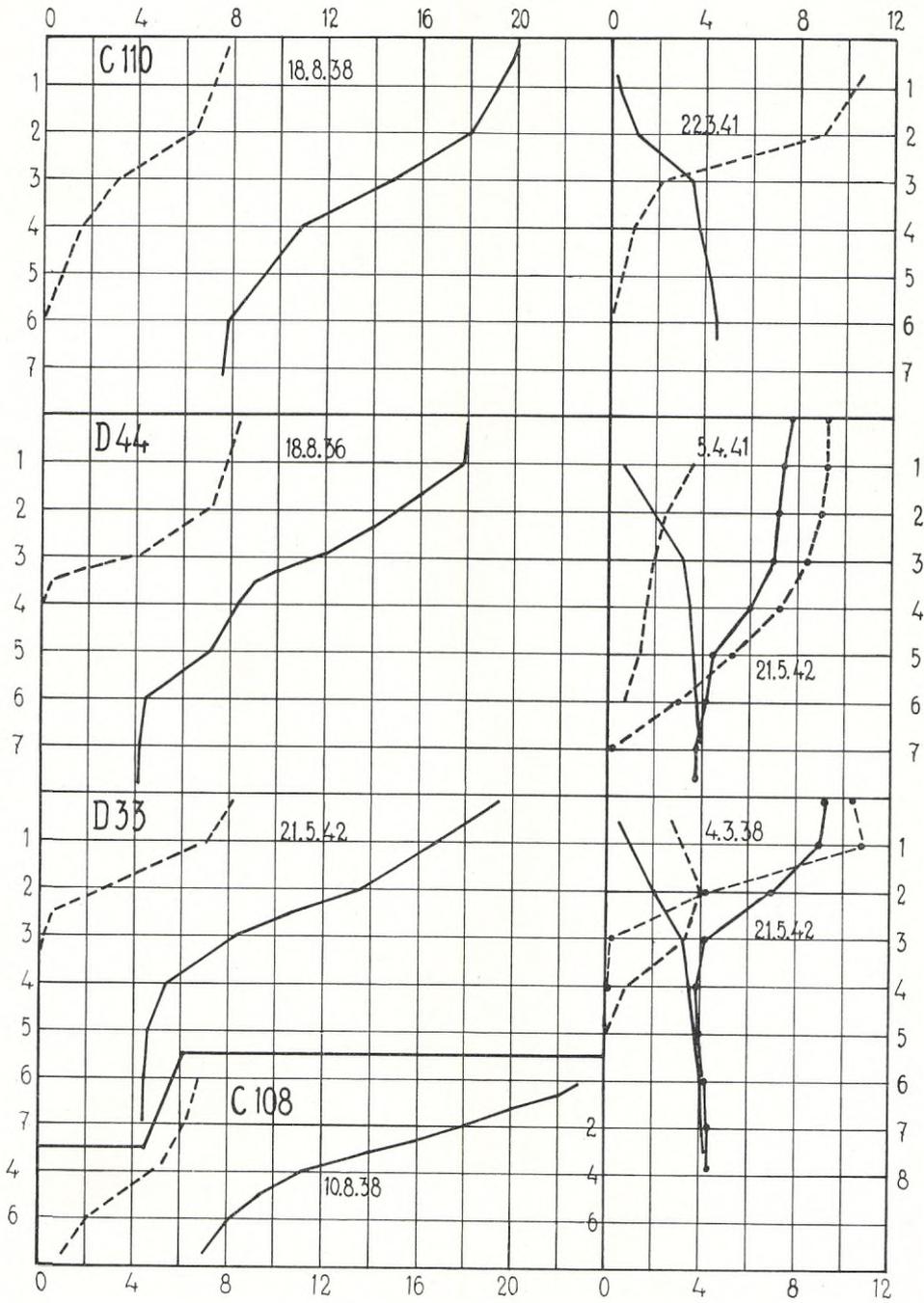


Fig. 15. Gr. I.

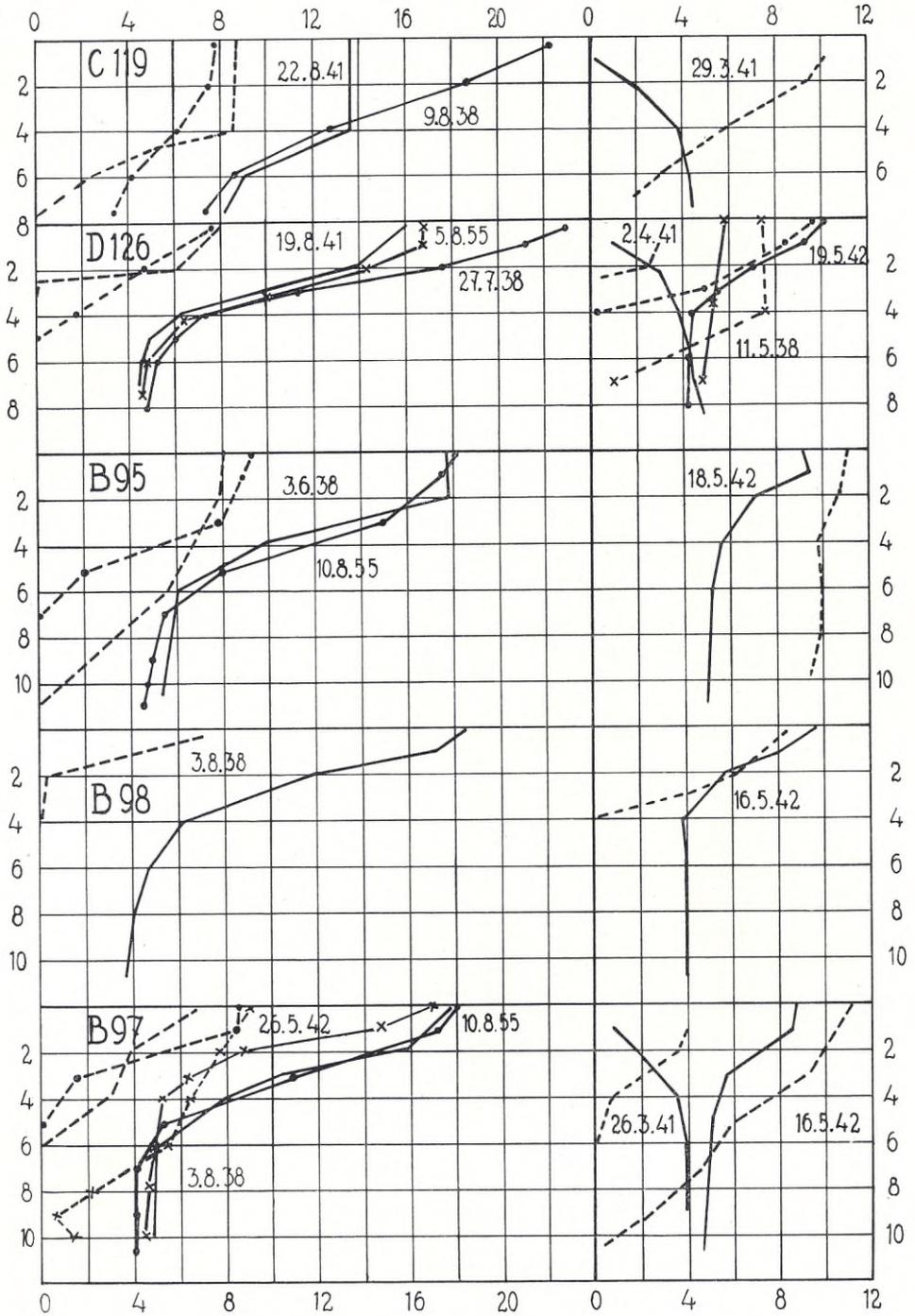


Fig. 16. Gr. I.

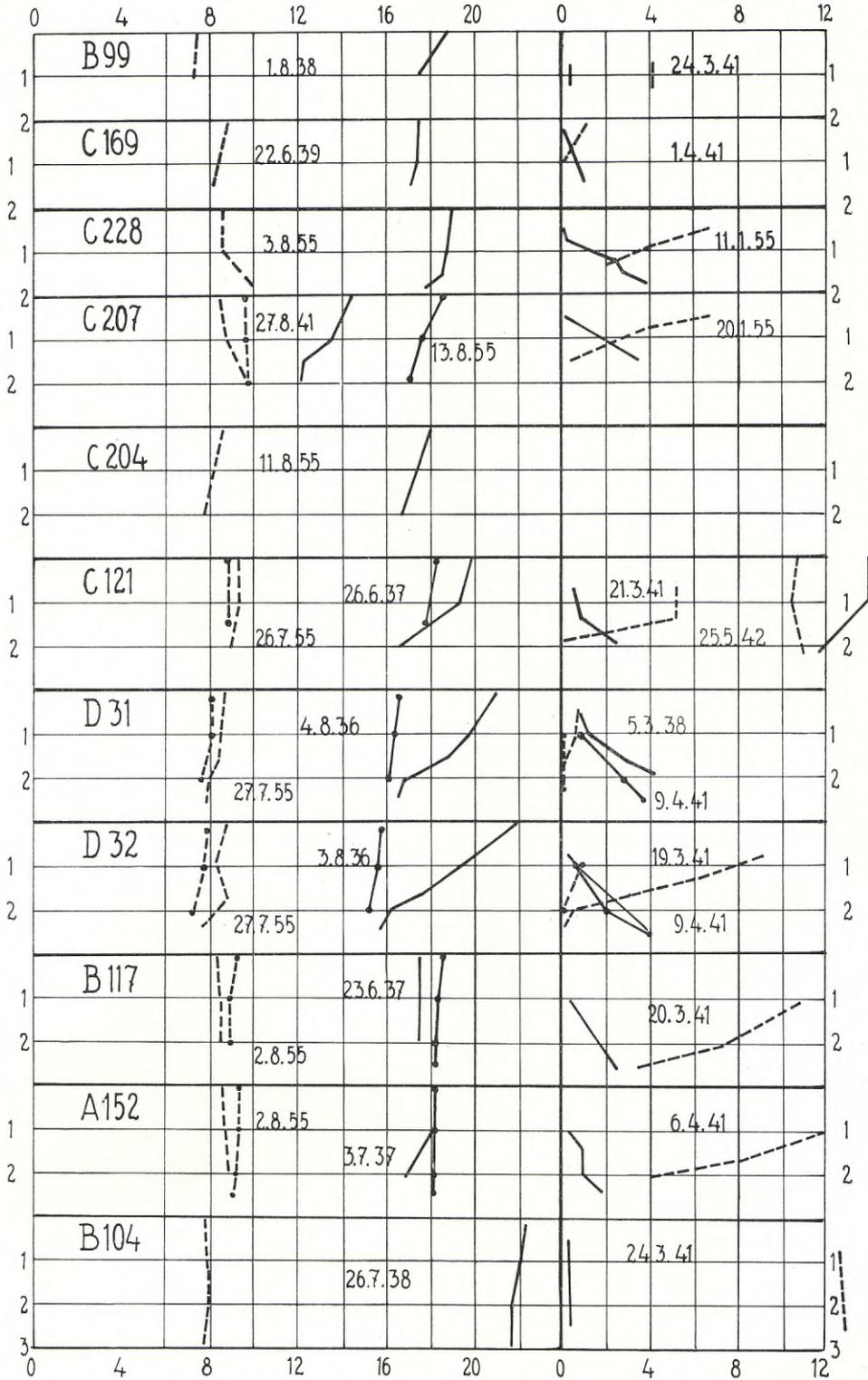


Fig. 17. Gr. II.

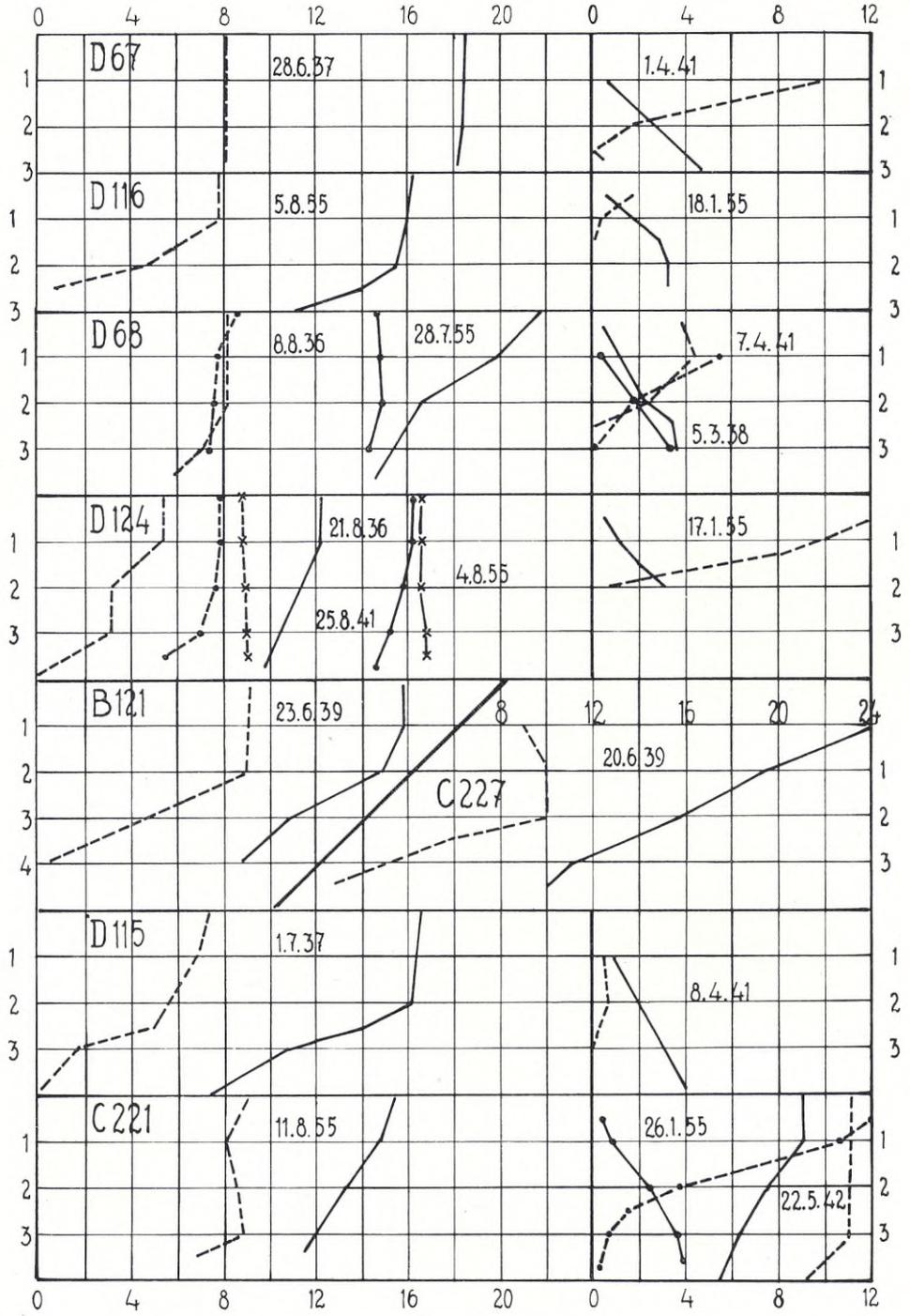


Fig. 18. Gr. II.

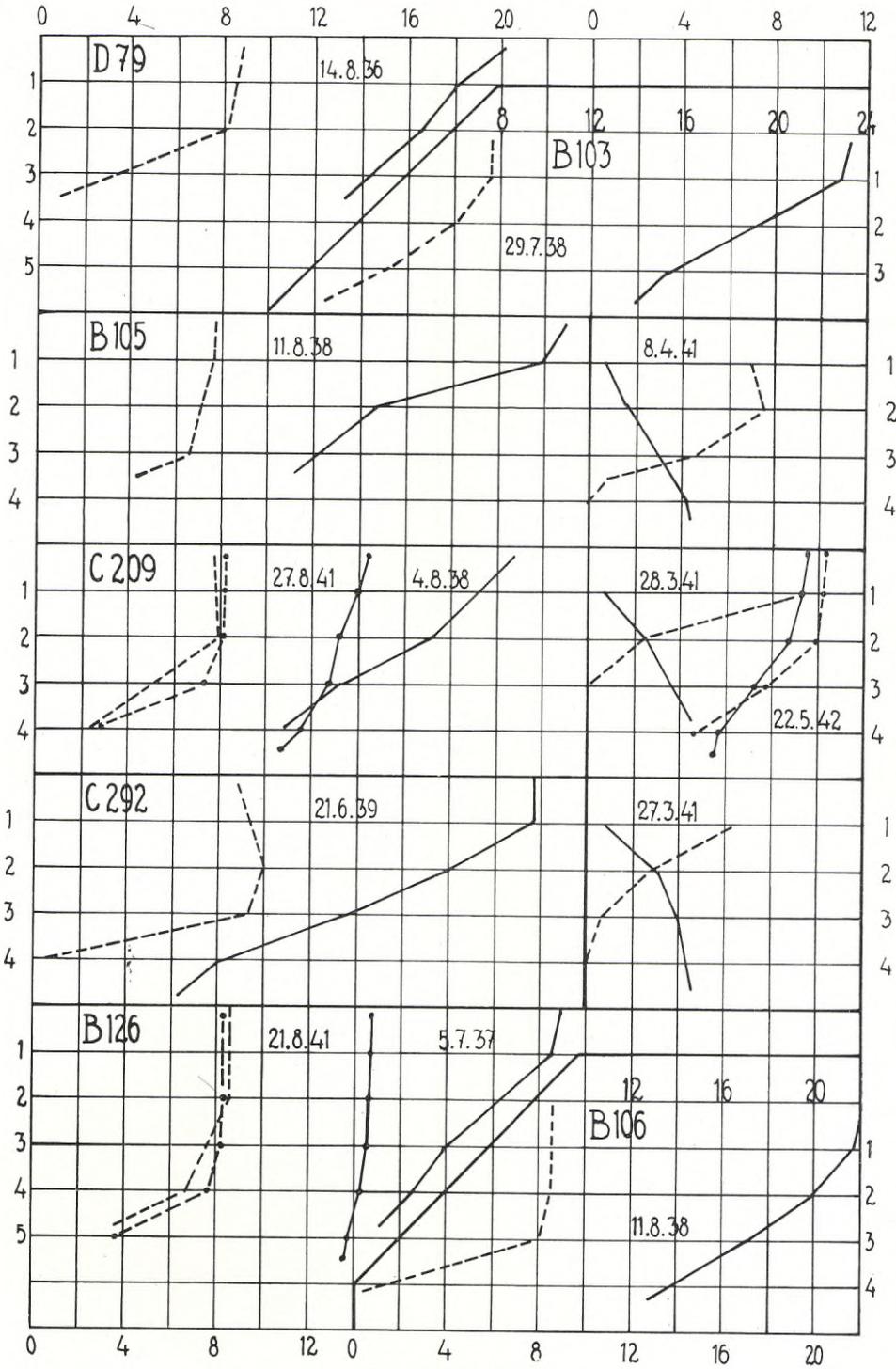


Fig. 19. Gr. II.

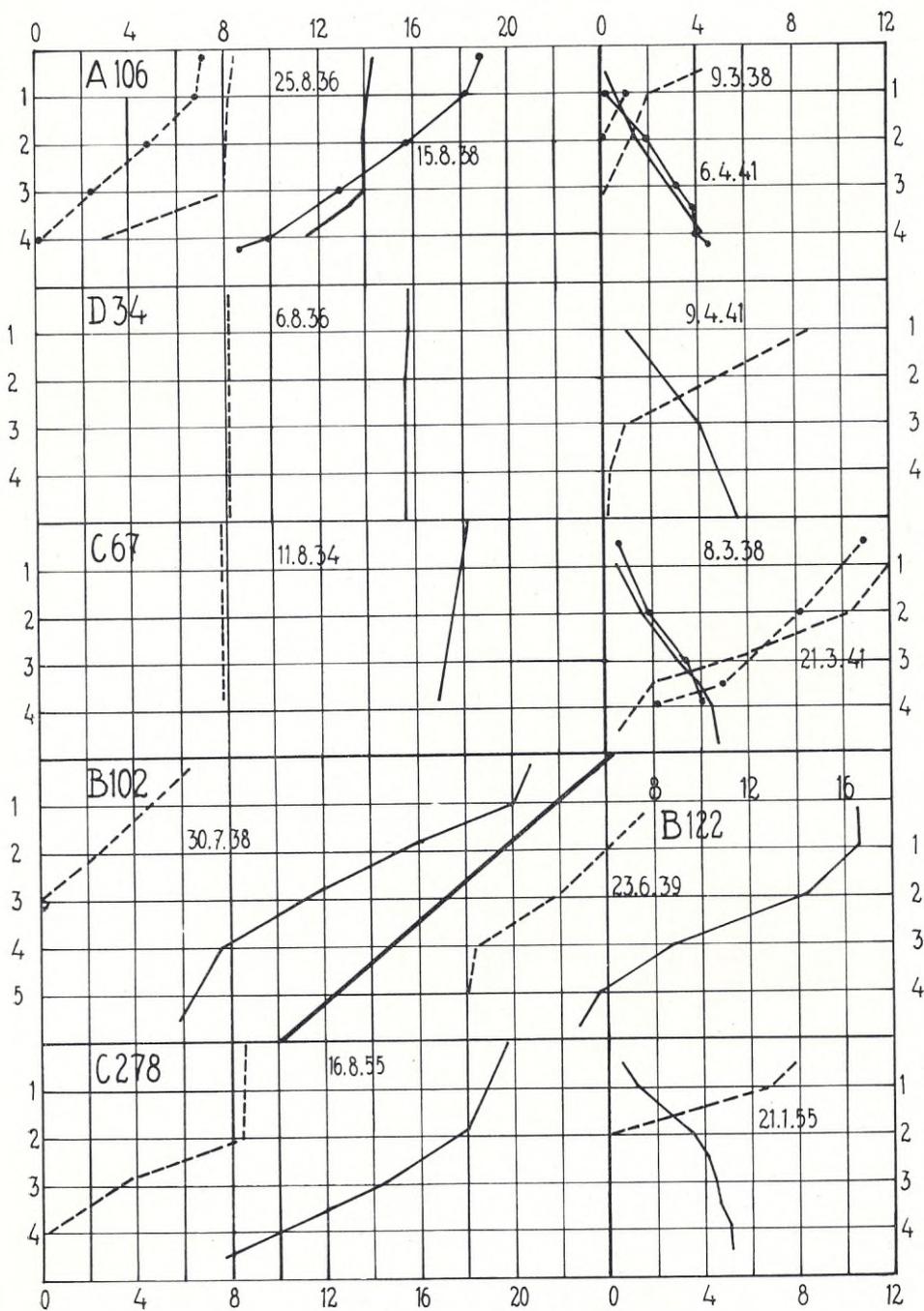


Fig. 20. Gr. II.

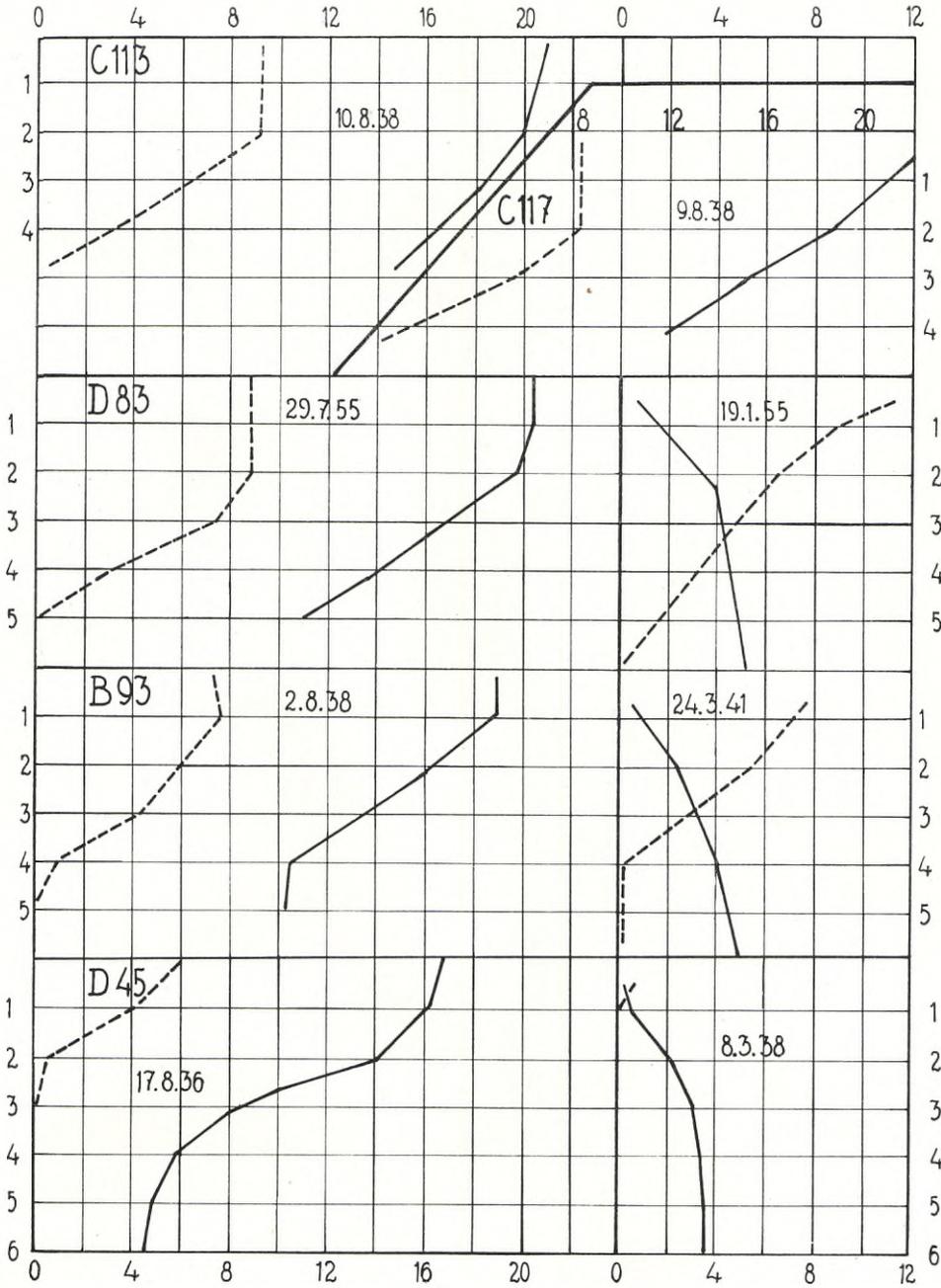


Fig. 21. Gr. II.

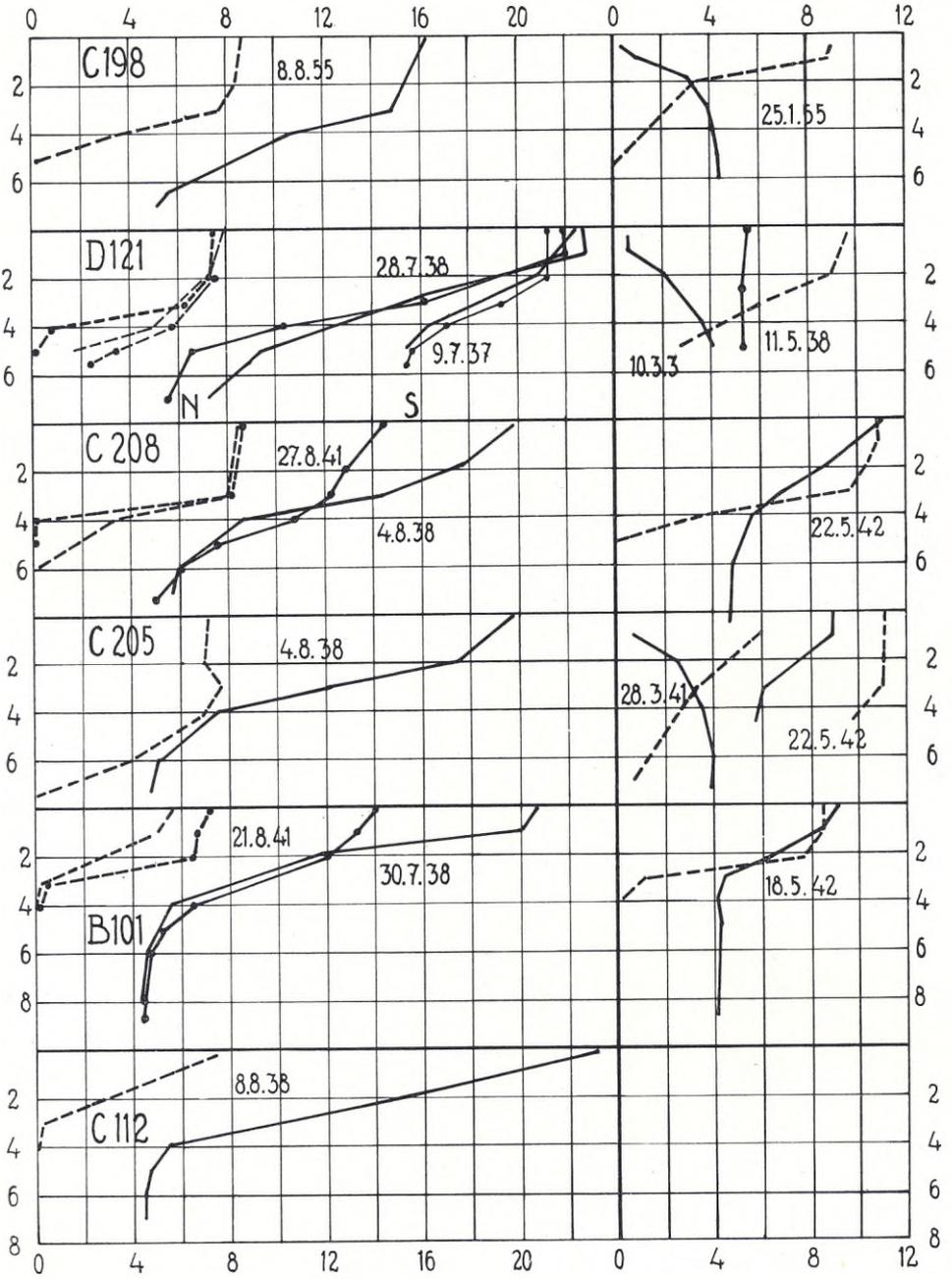


Fig. 22. Gr. II.

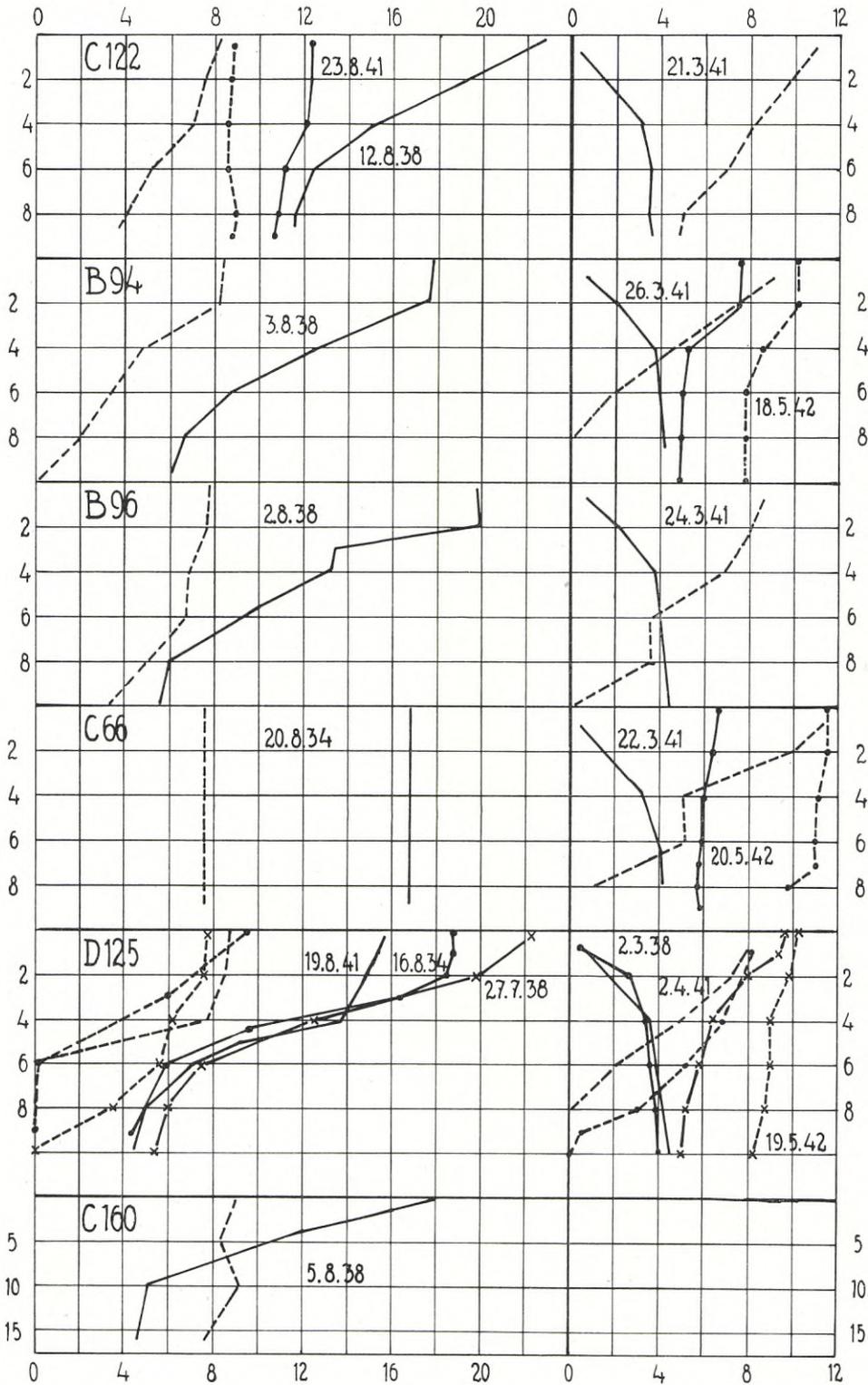


Fig. 23. Gr. II.

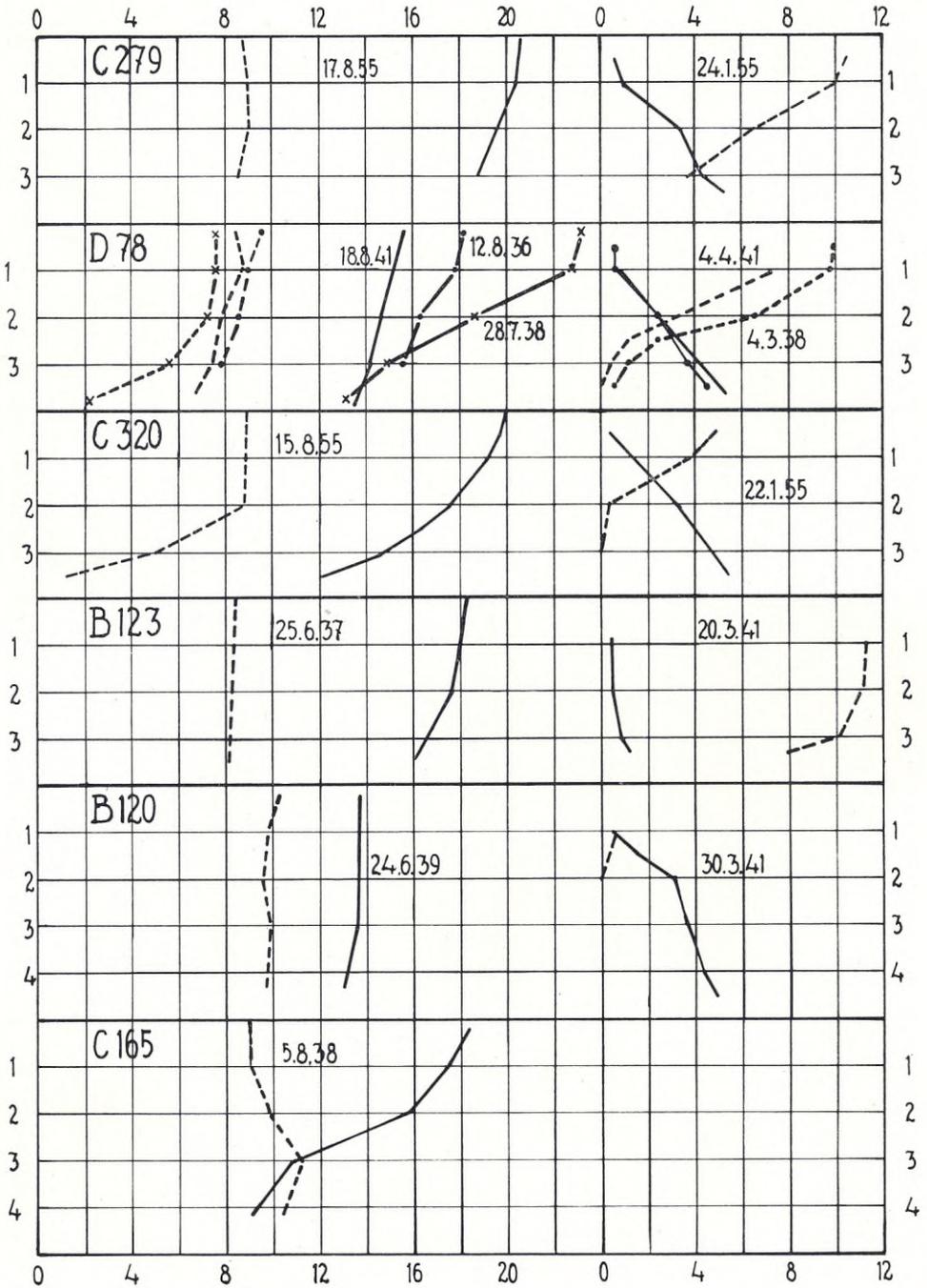


Fig. 24. Gr. III.

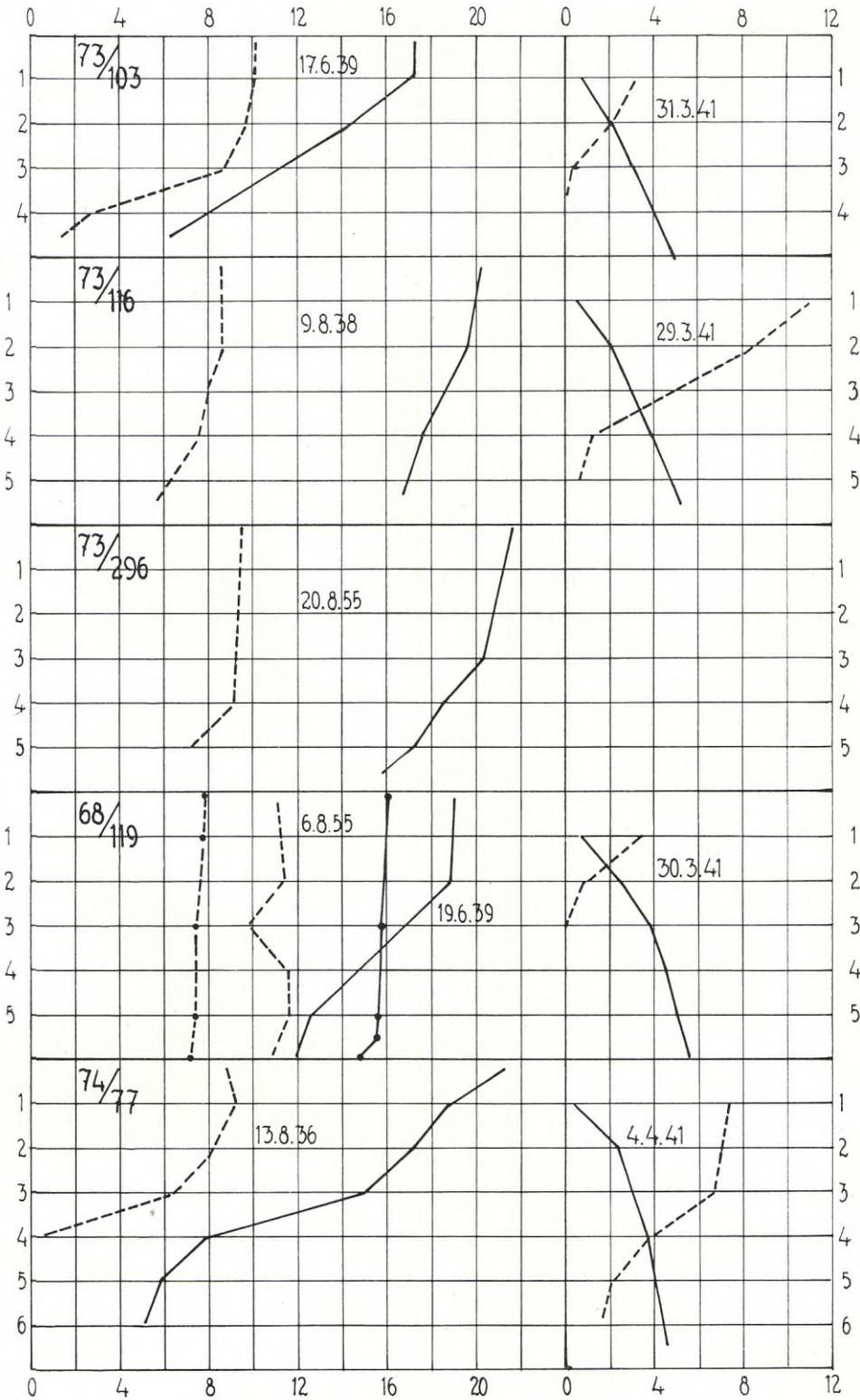


Fig. 25. Gr. III.

Die Nummern 68, 73, 74 entsprechen die Buchstaben B, C, D.

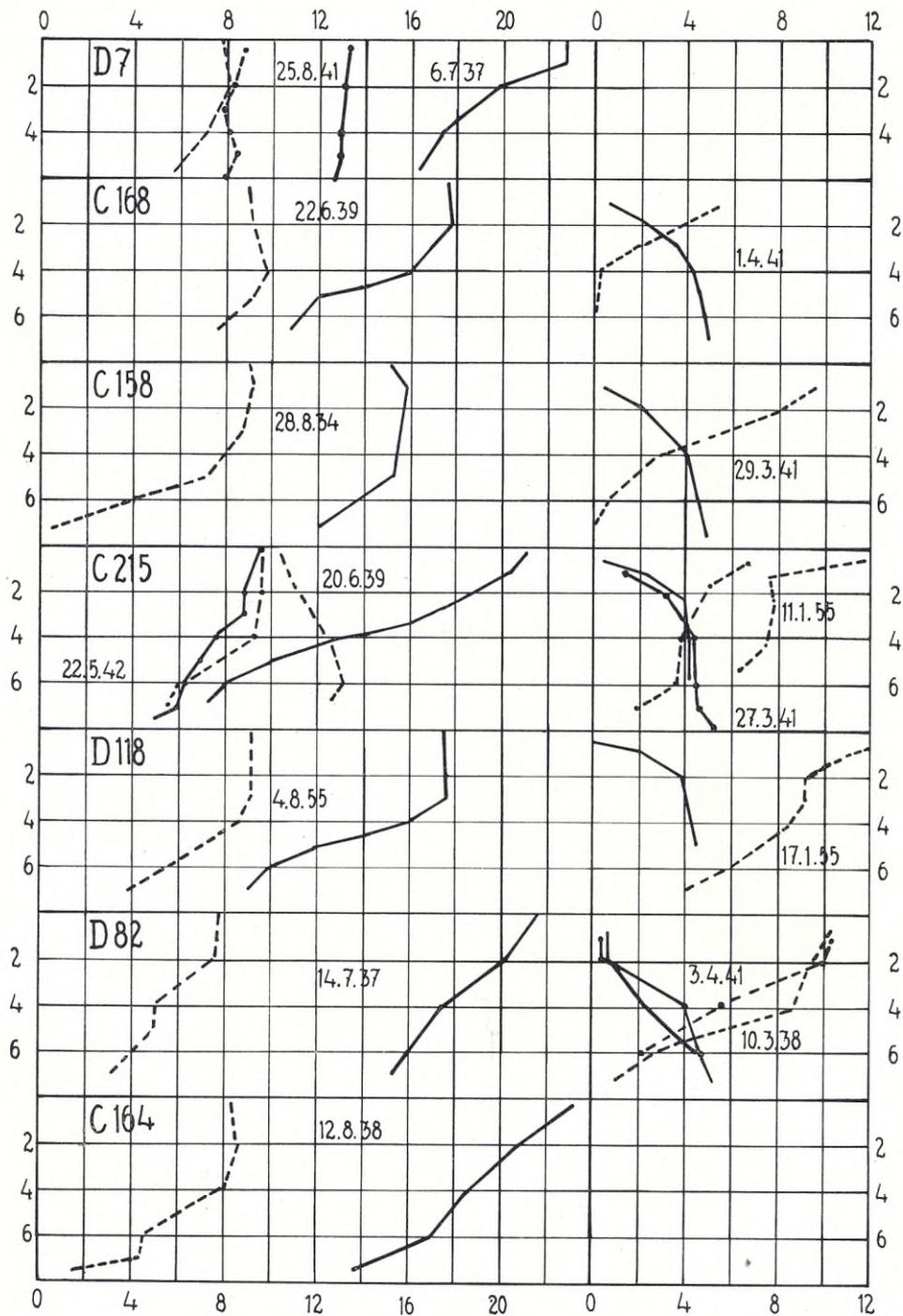


Fig. 26. Gr. III.

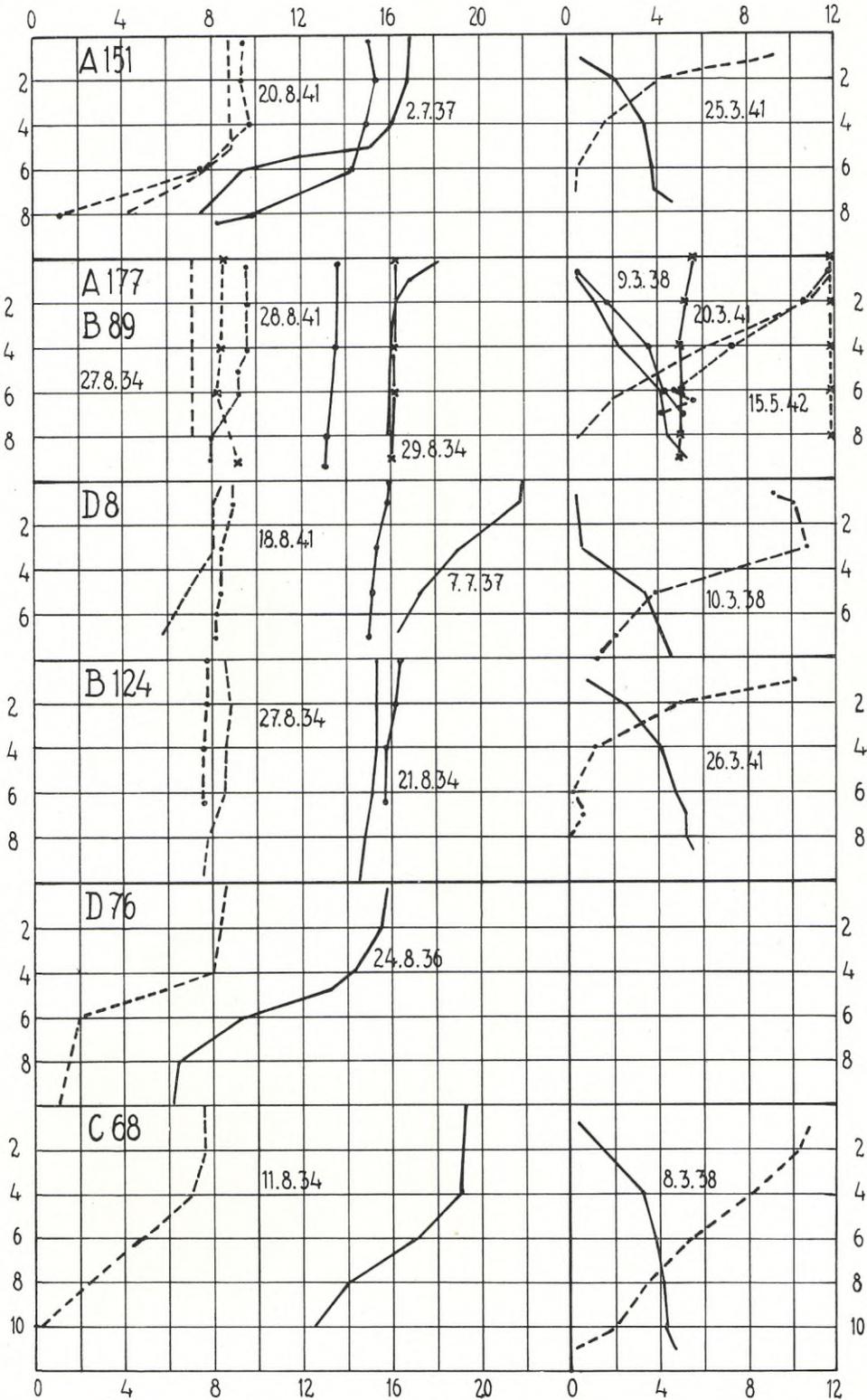


Fig. 27. Gr. III.

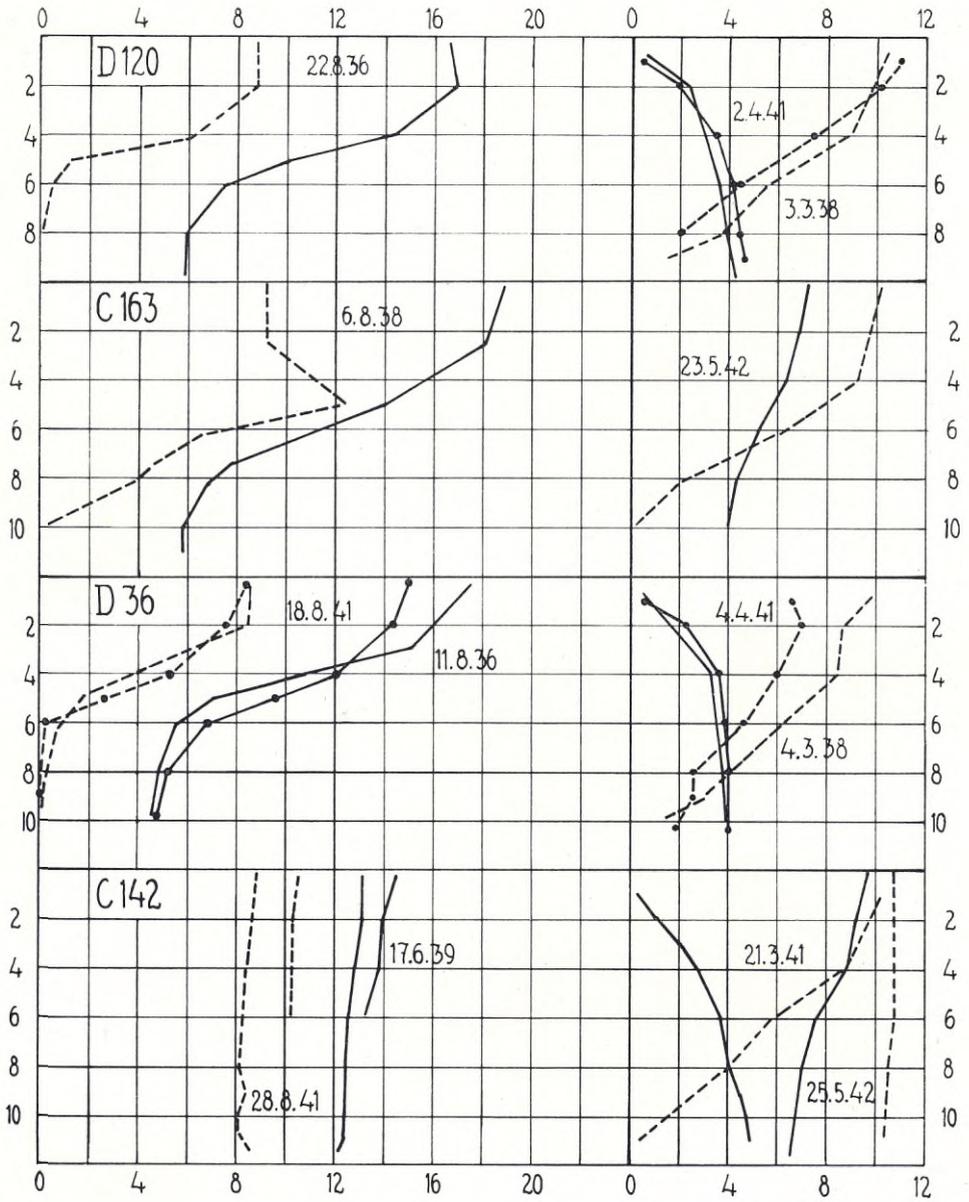


Fig. 28. Gr. III.

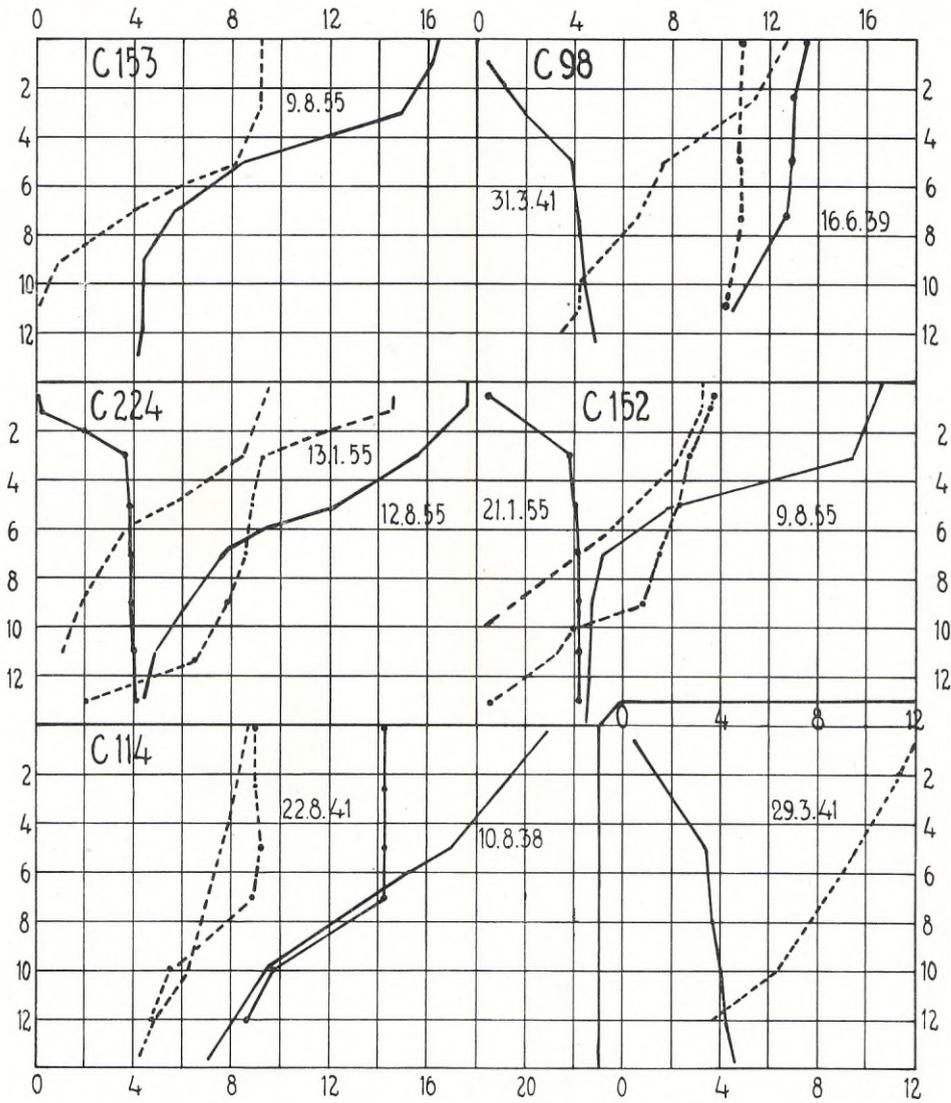


Fig. 29. Gr. III.

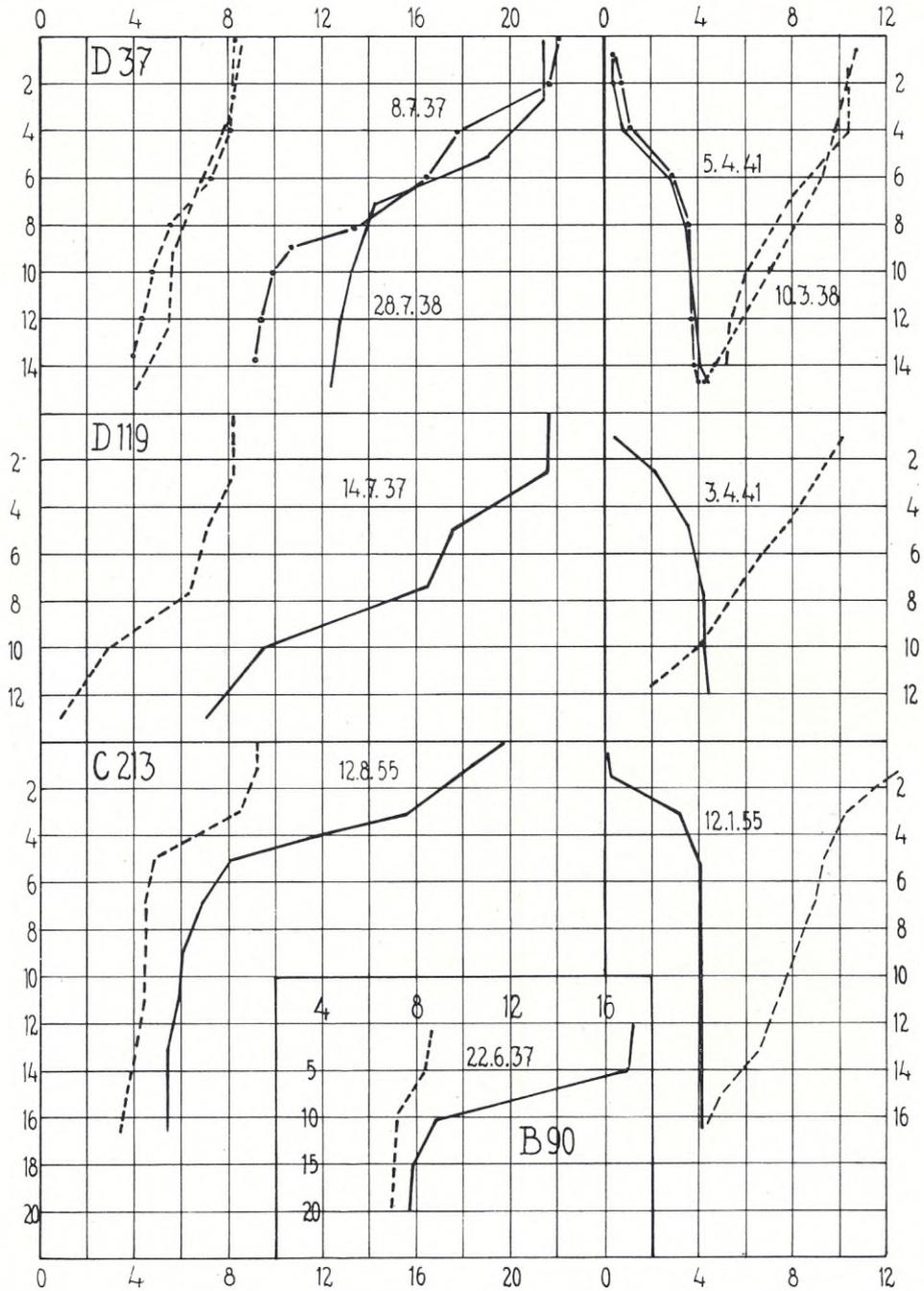


Fig. 30. Gr. III.

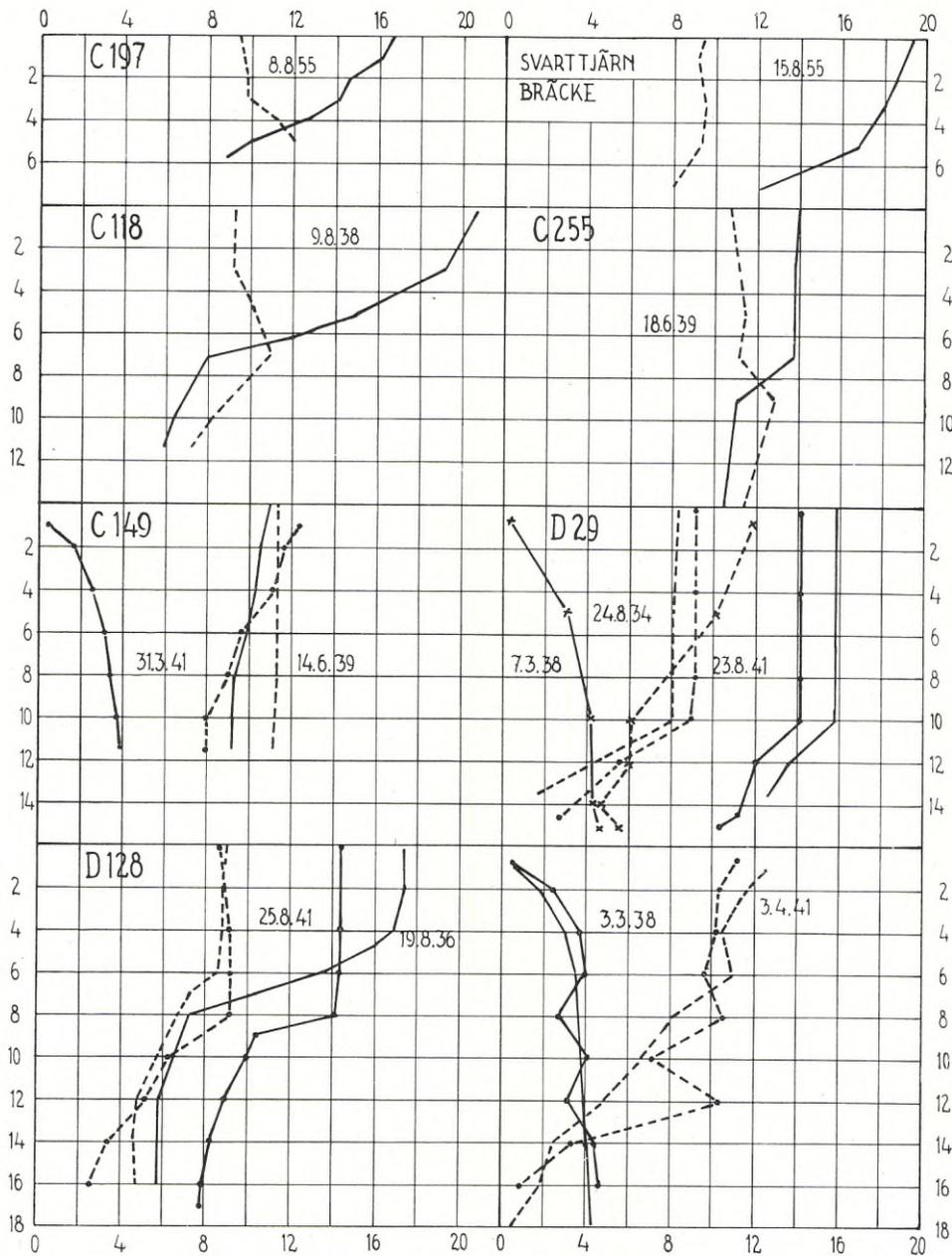


Fig. 31. Gr. IV.

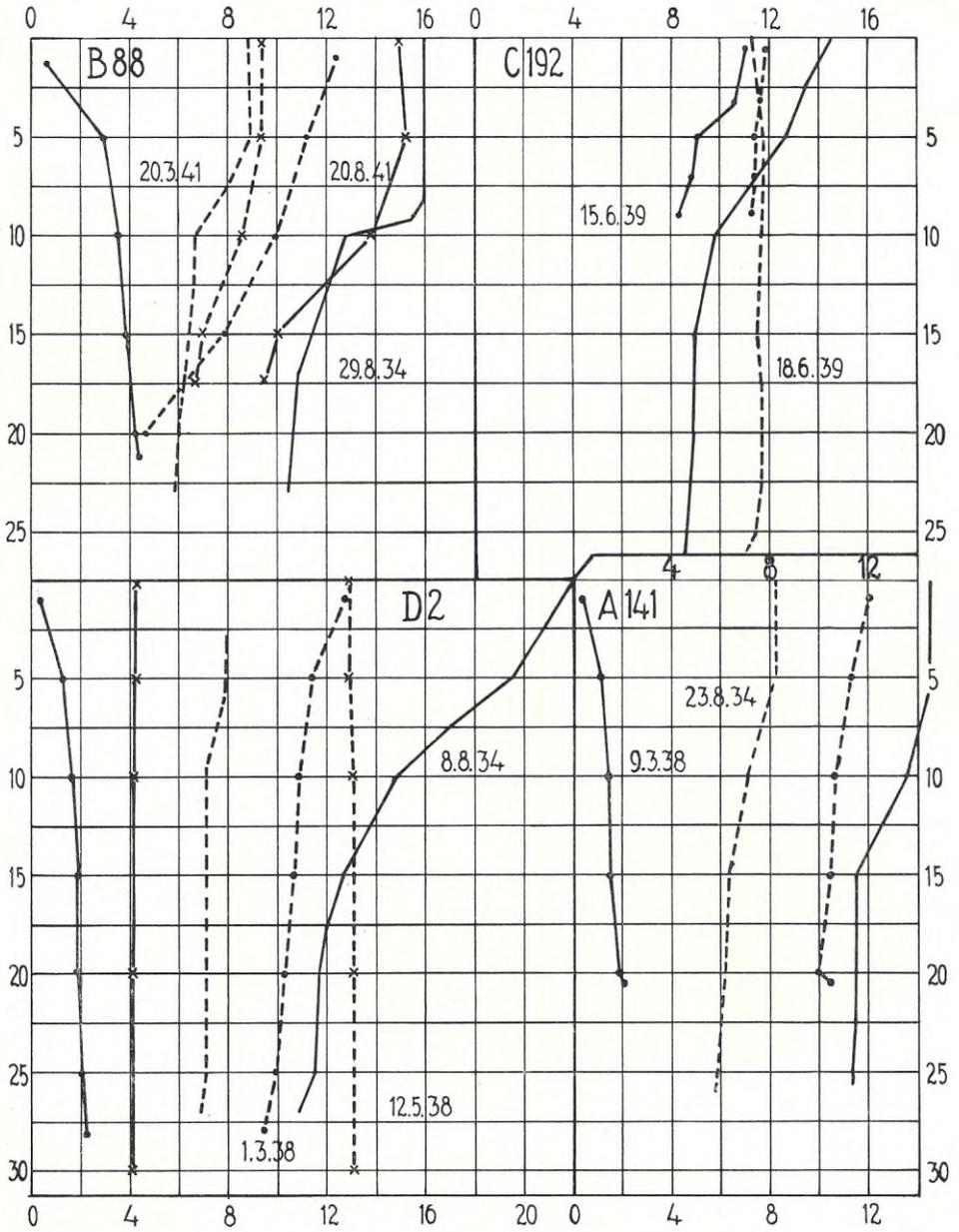


Fig. 32. Gr. IV.

I. Temperaturverhältnisse im Sommer

In den flachesten Seen von 2 bis 3 m findet man oftmals in der Tiefe fast dieselbe Temperatur wie an der Oberfläche. Die Seen sind so seicht und haben eine so offene Lage, dass es im Sommer aus mechanischen Gründen (Wasserbewegung von der Oberfläche her) zu einer Schichtung überhaupt nicht kommt. Einige dieser Seen sind auch Durchflusseen. In etwas tieferen Seen sinken die Temperaturen im allgemeinen etwas in Richtung nach den Boden zu und während gewisser Jahre verläuft diese Kurve zwar gradlinig, aber recht schräg und mit einem Unterschied von manchmal 8 bis zu 10 Graden zwischen der Temperatur an der Oberfläche und am Boden. Möglicherweise zeigen gewisse Seen der Gruppe I eine, gegen den Boden zu stärker fallende Temperatur, als die der Gruppe II. Dieses hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass viele von letzteren teils Durchflusseen teils seichter sind und aus diesen beiden Gründen in stärkerem Masse als in der Gruppe I, die sich fast ausschliesslich aus Sicker- oder Endseen zusammensetzt, ein Umrühren der Wassermasse stattfindet. Die Mehrzahl von den etwas tieferen Seen innerhalb beider Gruppen gehört zu denen der kleinsten Grössenordnung. Die oft waldigen Umgebungen wirken als Windschutz und nur die oberen Wasserschichten von ein bis zwei Metern werden da von den vertikalen Strömen berührt. Dabei tritt eine starke Temperatursenkung ein.

Die Neigung der Temperaturkurve ist indessen während verschiedener Jahre sehr verschieden, was auf der verschiedenen Erwärmung der oberen Wasserschichten im Zusammenhang mit den wechselnden Sommertemperaturen beruht. Als besonders auffallende Beispiele können hier genannt werden: C 162 (Figur 11), D 73, D 75 und D 69 (Figur 12), D 31 und D 32 (Figur 17) sowie D 78 (Figur 24). Der Verlauf der Temperaturkurven in diesen Seen zeigt, dass die Erwärmung während des Jahres 1938, und noch mehr während des Jahres 1955, mit der daraus folgenden kräftig fallenden Kurve, stark war. Im Jahre 1941 waren dagegen die Temperaturen in den oberen Wasserschichten niedrig und die Kurven mehr lotrecht. In den unteren Wasserlagern hat die Temperatur dagegen keine grösseren Verschiedenheiten in den verschiedenen Jahren gezeigt. Dieses macht kenntlich, dass in vielen von diesen flachen Seen eine gewisse, stabile Schichtung während des Sommers geherrscht hat, selbst wenn sich kein Hypolimnion ausgebildet und keine scharfe Grenze zwischen Epi- und Metalimnion gefunden hat.

Die genannten Unterschiede in dem oberen Verlauf der Temperaturkurve während verschiedener Jahre gelten auch für andere Seen. Bei einer Tiefe von 3 bis 4 m und mehr, trifft man indessen nur in vereinzelt Fällen mehr lotrechte Temperaturkurven. Im allgemeinen tritt nun eine deutlichere Schichtung mit einem sehr oft scharf abgegrenzten Epilimnion von 1 bis 2 m auf. In Seen mit grösserer Tiefe als 4 bis 5 m findet man in mehreren

Fällen auch ein deutliches Hypolimnion mit einer Temperatur von 4 bis 6°C. Sehr deutlich und, trotz grosser Temperaturunterschiede im Epilimnion, ganz gleich, tritt dies in den Seen C 119, D 126, B 95 und B 97 (Figur 16), C 208 und B 101 (Figur 22), D 125 (Figur 23), D 120 und D 36 (Figur 28), sowie C 153 (Figur 29) in Erscheinung. Diese Seen sind klein, isoliert oder Endseen mit Ausnahme von D 36, der einen Zufluss von anderen Seen erhält und auch grösser ist. Die Verhältnisse zeigen deutlich die Stabilität der Schichtung und die in verschiedenen Jahren gleichartige Temperatur im Hypominnion.

In den mittelgrossen und grösseren, zugleich auch etwas tieferen Seen treten die Schichtungen in verschiedenen Fällen weniger stark hervor. Dies gilt für: D 34, C 67 (Figur 20), C 66, Gastsjön, (Figur 23), C 116 Kålsjön, (Figur 25), B 89 Hemsjön, B 124 Singsjön, D 8 Gransjön, (Figur 27) C 142, Mellsjön, (Figur 28), sowie einige der Seen in der Gruppe IV (Figur 32). Alle diese Seen haben bedeutende Zuflüsse, ziemlich grosse Oberflächen, sind offen für Wind und haben hierdurch bedingte Turbulenzströme bis in grössere Tiefen hinab. Aber diese weniger deutliche Schichtung gilt auch für die beiden Meckflotjärnarna B 119 und B 120 (Figur 24 und 25). Diese Seen liegen ganz offen in einem grossen Moor. Der erstere, der etwas tiefer und grösser als der letztere ist, wies aber doch eine wahrnehmbare Schichtung während eines Jahres auf. In einigen Fällen kann die Abwesenheit einer Schichtung darauf beruhen, dass die Proben während des zeitigen Frühjahrs entnommen wurden, z.B. während des Juni in den grossen Seen Ulvsjön C 149 und Idsjön C 192 (Figuren 31, bzw. 32). In letzterem Falle weist aber die Temperaturkurve eine deutliche Sänkung auf. In einigen von den tieferen Seen, in denen die Schichtung deutlich ist, reicht das Epilimnion bis zu recht bedeutender Tiefe hinab, nämlich bei C 114 (Figur 29) bis zu 7 m, bei D 128 und D 29 (Figur 31), sowie bei B 88 (Figur 32) bis hinab zu 8 und 10 m. Interessant ist, dass das Hypolimnion oft bedeutende Unterschiede in der Temperatur während verschiedener Jahre aufweist, z.B. bei D 37, Hällesjön (Figur 30), bei D 29, Vallsjön, und noch mehr bei D 128 Harsjön (Figur 31). Überhaupt weist das Hypolimnion in diesen grösseren und tieferen Seen höhere Temperaturen als in den kleineren und flacheren Seen auf. Wahrscheinlich ist, dass in letzteren Fall, der Zufluss von den versumpften Umgebungen diese abkühlende Wirkung ausübt, ein Verhalten, dass erst NAUMANN (1921) hervorgehoben hat.

2. Temperaturverhältnisse im Winter und Frühling

Was die Temperaturkurven betrifft, so steigen diese für den Winter natürlich immer in Richtung auf den Boden zu. In einigen Seen ist diese Steigung aber sehr schwach. Dies gilt für sehr flache Seen mit einer Tiefe von höchstens etwas über 3 m. Einige von nur 1,5 m Tiefe, C 321 und D 70

(Figur 11), sowie C 169 (Figur 17) sind sehr kleine, isolierte Seen, in denen die Abkühlung des Herbstes deutlich die ganze Wassermasse zu umfassen vermag, bevor der See zufriert. Andere Seen sind solche mit kräftigem Durchfluss, in denen auf Grund der geringen Tiefe offenbar eine gewisse Mischung des Wassers hervorgerufen wird, wie bei B 99, B 117, A 152 und B 104 (Figur 17), sowie B 123 (Figur 24). Einen gleichen Fall zeigen auch 2 von den tieferen Seen, nämlich D 2, Ansjön und A 141 St. Öfsjön (Figur 32). In beiden Fällen steigt die Temperatur nur bis zu 1,5—2°C selbst in den tieferen Wasserschichten. Hier kann dies kaum auf der Tatsache des Durchflusses beruhen. Die Erklärung liegt vielmehr wahrscheinlich in der grossen Wassermasse und der ansehnlichen Wasseroberfläche. Nach der Herbstzirkulation kann deshalb eine langsame Abkühlung durch Mischung der verschiedenen Wasserschichten stattfinden, bevor die Seen zufrieren.

In den übrigen sowohl flachen wie tiefen Seen steigt die Temperaturkurve des Winters schnell gegen höhere Gradzahlen. Dabei ist festzustellen, dass in den grösseren und tieferen Seen, und oft auch in den kleineren und flacheren, Temperaturen von 4°C in den unteren Wasserschichten vorkommen, im ersten Fall oft in einem sehr grossen Teil der Wassermasse z.B. bei: D 33 (Figur 15) von 4 bis zu 8 m, bei C 152 (Figur 29), von 3 bis zu 13 m und bei C 213 (Figur 30) von 5 bis zu 16 m. Im D 128, Harsjön, (Figur 31) wechselte die Temperatur im Laufe des Winters 1938 mehrere Male in verschiedenen Tiefen zwischen 3 und etwas über 4°C.

In gewissen kleineren und flacheren Seen steigt die Wintertemperatur in den unteren Wasserschichten bis zu 5 und 6°C, z.B. in C 162 und D 30 (Figur 11), D 34 (Figur 20), D 78 und C 320 (Figur 24). Auch für einige von den grössten aber gleichzeitig recht tiefen Seen innerhalb Gruppe III, wie in B 89, Hemsjön, und B 124, Singsjön, (beide Figur 27) gilt das gleiche. Es ist aber eigentümlich, dass die untere Wasserschicht unbeweglich liegt, trotzdem sie durch die Temperaturerhöhung auf über 4° ein geringeres spezifisches Gewicht bekommen hat. Eine gewisse Temperaturerhöhung des Wassers am Boden im Spätwinter hat STRÖM (1945) nachgewiesen. Schliesslich soll erwähnt werden, dass in den Fällen, in denen die Probeentnahmen unter verschiedenen Wintern stattgefunden haben Temperaturkurven mit untereinander grosser Uebereinstimmung festzustellen sind.

In verschiedenen Seen hat die Probeentnahme auch während des Frühjahrs bald nach der Eisschmelze, die hier gewöhnlich Anfang oder Mitte des Mai zu geschehen pflegt, stattgefunden. In einigen der grösseren Seen war die Frühjahrszirkulation offenbar erst gerade erfolgt, aber hatte noch keine eigentliche Erwärmung der oberen Wasserschichten mit sich geführt. So zeigt z.B. der Ansjön am 12. Maj Temperaturen von 4°C von der Oberfläche bis hinab zu 30 m in der Tiefe (Figur 32). In dem flacheren Hemsjön (Figur 27) liegt die Temperatur bei 5°C, im D 121, Mjösjön, (Figur 22)

bei 5 bis 6°C, und im C 66, Gastsjön, (Figur 23) bei ca 6°C. In den meisten Seen hat jedoch einige Zeit nach der Eisschmelze die Erwärmung begonnen und die Temperaturkurven sinken nun in Richtung auf den Boden zu. Gewöhnlich ist diese Senkung recht gleichmässig.

Bisweilen hat aber bereits eine deutliche Schichtung stattgefunden, und sich ein Hypolimnion mit ca 4°C gebildet, so in einer Tiefe von ca 3 m in D 33 (Figur 15), von 4 m in B 98 und D 126 (Figur 16) sowie B 101 (Figur 22) und schliesslich von 7 m in C 152 (Figur 29). Wie schnell diese Schichtung sich bilden kann, zeigen 2 Probeentnahmen im Bytjärn B 98. Hier zeigt Figur 16, dass die Temperatur am 16. Mai 1942 an der Wasseroberfläche 9,6°C, in 1 m Tiefe 8°, in 2 m Tiefe 5,8° und in 3 m Tiefe 5,1°C betrug. Am 26. Mai (in der Figur nicht eingezeichnet) war die Temperatur an der Oberfläche auf 15,2° und in 1 m Tiefe bis zu 10,4°C gestiegen. In 2 m Tiefe war sie nur unbedeutend höher als am 16. Mai, nämlich 6° und auf 3 m wies sie 5,05° auf. Die ganze untere Wassermasse von 4 bis zu 11 m hinab zeigte eine Temperatur von ungefähr 4°C.

Im allgemeinen können die Temperaturverhältnisse in den Kälarne-Seen folgendermassen beurteilt werden. Ein Teil von den kleinsten und gewöhnlich auch flachesten Seen gehört ÅBERG und RODHES (vergl. auch Alsterberg 1935) epilimnisch und metastabil geschichteten Seen an. Die Mehrzahl dieser Seen zeigt aber so stark sinkende Temperaturkurven, dass sie als epimetalmnisch bezeichnet werden müssen. Auch unter den seichten, nur wenigen Meter tiefen Seen sind einige stabil geschichtet mit einem deutlich ausgeprägten Hypolimnion von niedriger Temperatur. Die Neigung der Kurven wechselt aber bedeutend während verschiedener Jahre. Bei starker Erwärmung unter dem Vorsommer wird ein Unterschied von 10 bis 15° zwischen der Oberflächen- und Bodentemperatur in Seen von nur 3 bis 4 m Tiefe in der Gruppe I erreicht. Für die Seen innerhalb der Gruppe II trifft man grössere Temperaturunterschiede erst in etwas grössere Tiefe an.

Ähnliche Verhältnisse haben CARLIN (1937) und EKMAN (1943) in Kleinseen in Dalarne gefunden. Ekman hebt gerade die hochgelegene Temperatursprungschicht hervor, die in mehreren Fällen in 3 bis 5 m Tiefe liegt. In mehreren von den Kälarne-Seen liegt indessen die obere Grenze für das Metalimnion noch höher, oft schon bei 1 m. In einer von Ekman zusammengestellten Tabelle über die untersuchten kleineren Seen mit hochgelegener Sprungschicht findet man nur einige einzelne Seen, in denen sie bei 2 m liegt. Früher bekannte Beispiele mit einer Sprungschicht in 1 Meter Tiefe wie in mehreren Kälarne-Seen sind; Paska-Lampa, Kloten (SWENANDER und JONSSON 1921), sowie Grimsgöl, ein kleiner Moorkolk in Småland, wo BRUNDIN (1949) eine Gradienten von 12,9° zwischen 1 und 2 m Tiefe gefunden hat.

Als Erklärung für die hochliegende Sprungschicht führt Ekman das glei-

che an, was für die Kälarne-Seen gesagt ist, nämlich vor allen, dass die windgeschützte Lage eine kräftigere Mischung der Wasserschichten verhindert. Diese Frage hat RUTTNER (1940) eingehend behandelt und HARNISCH (1929) in Hinblick auf die Schwankungen der Oberflächentemperaturen während 24 Std. studiert. In Seen vom gleichen Typ und von 4 bis 6 m Tiefe in Japan hat UENO (1934) dagegen nur unbedeutende Unterschiede in der Temperatur zwischen Oberfläche und Boden, nämlich von 3 bis zu 4°C gefunden. Auch LÖNNERBLAD (1931, S. 25) meint, die polyhumosen Seen im allgemeinen besäßen eine so geringe Tiefe dass ein gut ausgebildetes Hypolimnion fehlt. Dass dieses oft nicht stimmt, haben die Ziffern für die Kälarne-Seen gezeigt.

JÄRNEFELT (1925) und GESSNER (1934) haben versucht, einen Zusammenhang zwischen der Wasserfarbe und der Lage der Sprungschicht festzustellen. Das kann möglicherweise eine Erklärung für die behaupteten Unterschiede in der Tiefenlage des Metalimnion in den Kälarne-Seen der Gruppen I und II und zwischen den Kälarne-Seen überhaupt und den von Ekman und Ueno untersuchten Seen sein. UENO teilt aber mit (S. 573), dass in den von ihm behandelten Kleinseen „the colour of the water is generally from reddish brown to coffea-black“. Sie haben somit einen ungewöhnlich hohen Humusstandard und dürften deshalb eine Schichtung und ein hoch belegenes Metalimnion aufweisen. Sicherlich spielen in diesem Zusammenhang die Grösse und Form des Seebeckens und vor allem die Lage in der Umgebung wie auch die geographische Lage — die japanischen Seen liegen in heissen Gegenden — die Hauptrolle.

FINDENEGG (1935) hat, wie bekannt, gezeigt, dass in gewissen Seen immer oder wenigstens in gewissen Jahren die tieferen Wasserschichten nicht in die Zirkulation einbegriffen werden, sondern dass sich dort stagnierende Wasserschichten bilden. Solche Seen hat Findenegg meromiktische genannt. Gleiche Verhältnisse haben später andere Forscher, vor allen für tiefere Seen nachgewiesen (STRÖM 1945, YOSHIMURA 1938, HUTCHINSON 1957). Der Verlauf der Temperaturkurven in gewissen kleinen aber gleichzeitig ziemlich tiefen Kälarne-Seen deutet darauf hin, dass auch dort keine vollständige Zirkulation der ganzen Wassermenge stattfindet. Sie gehören also mehr oder weniger zu den meromiktischen Typen. Dies gilt ganz sicher für D 33 (Figur 15), B 98 (Figur 16), beide in Gruppe I, sowie C 208 und B 101 (Figur 22) in Gruppe II und, wenigstens in gewissen Jahren, wahrscheinlich auch D 123 (Figur 14), D 44 (Figur 15), D 126 und B 97 (Figur 16) alle in Gruppe I.

Die Temperaturverhältnisse in den etwas grösseren und tieferen Kälarne-Seen zeigen keine Abweichungen von den allgemein bekannten Verhältnissen. Auffallend sind jedoch die in einigen von diesen Seen ungewöhnlich schwach ausgebildeten Schichtungen und die durchgehend relativ hohen Temperaturen.

3. Sauerstoffverhältnisse im Sommer

Die flacheren Seen, seichter als 2 bis 2,5 m, zeigen fast stets ziemlich orthograde O₂-Kurven. Die Ursache hierfür ist natürlich die gleiche, wie für die gradlinigen T-Kurven, nämlich die geringe Tiefe und offene Lage und eine tägliche Vertikalzirkulation. Auch in mehreren Seen mit einer Tiefe von 4 bis 6 m findet man ähnliche O₂-Kurven. Es handelt sich hier gewöhnlich um Durchflüsse von etwas grösserem Areal: D 34 und C 67 (Figur 20), C 66 (Figur 23), B 123 (Figur 24), D 7 und C 168 (Figur 26), sowie die schon genannten in einem grossen Moor liegenden Kleinseen C 119 und C 120.

Im übrigen gilt sowohl für die kleineren und seichteren als auch für die grösseren und tieferen Seen, dass die O₂-Kurven meistens mehr oder weniger parallel zu den T-Kurven verlaufen. Schon bei einer Tiefe von 2,5 bis 3 m trifft man so oft stark fallende O₂-Kurven. Sie sind aber von einem Typ, der als Uebergang zwischen ÅBERGS und RODHES orthograden und klinograden Kurven bezeichnet werden kann. Erst bei und mit der Ausbildung einer stabilen Schichtung und deutlichem Meta- und Hypolimnion treten rein klinograde O-Kurven auf. In manchen Seen von allen Typen vermindert sich der O-Gehalt stark gegen die Tiefe hin, sodass in den unteren Wasserschichten totaler O₂-Mangel eintritt.

Dieses gilt schon für viele Seen mit so geringer Tiefe wie von 3 und 4 m: D 72, D 73 und D 127 (Figur 12), aber ist gewöhnlicher in den mitteltiefen Seen: D 44 und D 33 (Figur 15), D 126, B 98 und B 97 (Figur 16), B 102 (Figur 20), D 45 (Figur 21), B 101 und C 112 (Figur 22). In mehreren von diesen Seen ist somit das ganze Hypolimnion während des Sommers sauerstofffrei. Andere Seen zeigen auch stark sinkende und in mehreren Fällen klinograde O₂-Kurven, aber sogar in den unteren Wasserschichten verbleiben O₂-Gehalte bei einigen mg/l. Am häufigsten handelt es sich in diesen Fällen um Durchflüsse.

Ein gewisser Zusammenhang besteht bisweilen zwischen hoher Temperatur im Epilimnion und niedrigem O₂-Gehalt besonders in der Tiefe. Die obere während warmer Sommer stärker erwärmte Wasserschicht setzt dann die O₂-Aufnahme in den unteren Wasserschichten deutlich herab. Besonders markante Beispiele hierfür bilden die Seen C 162 (Figur 11) sowie D 73, D 75 und D 69 (Figur 12). Ueberhaupt tritt dieser Umstand in den kleinen und seichten Seen der Gruppe I mehr als in ähnlichen Seen der Gruppe II hervor, in welchem die absoluten O₂-Gehalte im allgemeinen auch höher sind. Einige markante Ausnahmen machen die Seen C 120 (Figur 13), aber noch mehr D 124 (Figur 18) in denen der O₂-Gehalt in Sommern mit geringer Erwärmung und niederer Temperatur im Epilimnion umgekehrt geringer ist. Der letzt genannte See zeigte im Jahre 1955 einen T- und O₂-Gehalt von ungefähr gleicher Grössenordnung in der ganzen Wassermenge.

In den mittelgrossen und grösseren Seen innerhalb der Gruppen III und

IV ist die Parallelität zwischen den T- und O₂-Kurven sehr deutlich. Hier trifft man deshalb sowohl rein orthograde als typisch klinograde O₂-Kurven. Im letzteren Fall entsteht jedoch nur in einzelnen Seen ein totales O₂-Defizit in den untersten Teilen des Hypolimnion: D 120 (Figur 28) und C 153 (Figur 29), wobei es sich in beiden Fällen um Endseen handelt.

Eine eigentümliche Ausnahme von der Regel einer gewissen Parallelität zwischen dem T- und O₂-Kurven bilden die kleinen zur Gruppe IV gehörenden Seen: C 197 mit 6 m, Svarttjärn Bräcke mit 7 m, C 118 mit 12 m und C 255 mit 14 m Tiefe (sämtlich Figur 31). Hier verlaufen nämlich die O₂-Kurven fast umgekehrt zu den T-Kurven. Im Svarttjärn Bräcke geht die Kurve ziemlich gerade, in C 197 nimmt sie stark gegen die Tiefe und in C 118 und C 255 nimmt sie im Metalimnion zu, sinkt dann aber wieder im Hypolimnion ab. Die O₂-Kurven sind also hier nach ÅBERG und RODHE zwar schwach, aber doch deutlich plus-heterograd. Deutliche O₂-Kurven dieses Typs zeigen während gewisser Jahre auch die Seen B 118 (Figur 11), C 231 (Figur 14), C 163 (Figur 28) und der in vielen Hinsichten eigentümliche Nissetjärn C 215 (Figur 26). Minus-heterograde Kurven findet man in den Seen C 162 (Figur 11), und B 119 (Figur 25). Sowohl plus- als auch minus-heterograde O₂-Kurven kommen also in Seen mit verschiedenem Humusstandard vor. Die Seen mit heterograden Kurven sind alle ganz klein. Auch ALSTERBERG (1929) hat hervorgehoben, dass die T- und O₂-Kurven oft ganz unabhängig von einander verlaufen.

4. Sauerstoffverhältnisse im Winter und Frühling

Die Probeentnahmen während des Winters weisen durchgehend stark sinkende O₂-Kurven auf. In manchen Fällen entsteht ein absoluter O₂-Mangel im unteren Hypolimnion. Mehrere von den kleineren Seen haben im Winter ganz O₂-freies Wasser so: C 162 und D 30 (Figur 11), D 72, D 73 und D 127 (Figur 12) sowie D 31 (Figur 17). Die Verhältnisse schwanken in verschiedenen Wintern. Das Jahr 1941 wies stärkeren O₂-Mangel als das Jahr 1938 auf. Dieses kann darauf beruhen, dass das Zufrieren im Herbst 1940 früher als im Herbst 1937 geschah. Es kann das aber auch mit der Zeit für die Probeentnahmen, die 1941 hauptsächlich im April, 1938 dagegen dem März stattfanden, zusammenhängen. Um festzustellen, wie schnell das Absinken des O₂-Gehaltes geschieht, wurden im Jahre 1941 einige Seen teils am 19. März und teils am 9. April untersucht. Die Tabelle 17 zeigt die hierbei erhaltenen T- und O₂-Werte. Von diesen Seen zeigt der Mörtsjön ein schwaches Sinken des O₂-Gehaltes während der 3 Wochen. Im Långtjärn war der O₂-Gehalt kräftig gesunken und der Bredtjärn, wo der O₂-Zugang schon im März recht niedrig war, wies bei der späteren Probeentnahme vollständigen O₂-Mangel auf. In beiden Fällen war der O₂-Gehalt im März schon in 2 m Tiefe recht niedrig oder gleich 0.

Tabelle 17. Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse in drei Seen untersucht am 19 März und 9 April 1941.

Tiefe in m.	Mörtsjön D 34 Gr. II				Långtjärn D 32 Gr. II				Bredtjärn D 31 Gr. II			
	19.3.41		9.4.41		19.3.41		9.4.41		19.3.41		9.4.41	
	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.
1	0,6	9,15	0,9	8,77	0,4	7,85	0,6	0,90	0,5	1,10	0,8	0,00
2	2,8	4,48	2,5	4,53	0,1	0,23	2,7	0,00	0,7	0,00	2,7	0,00
3	4,0	0,92	4,1	0,79	3,2	0,00	4,0	0,00	3,3	0,00	3,2	—
4	4,5	0,20	5,2	0,21								
5	4,8	0,00	5,6	0,00								

Für das Jahr 1955, in dem die Probeentnahmen schon im Januar stattfanden, ist wahrscheinlich, dass die gefundenen O₂-Gehalte in der späteren Zeit des Winters gesunken sind, und das mehrere von den Seen kurz vor der Eisschmelze vielleicht ganz O₂ frei waren. Dies gilt wahrscheinlich für verschiedene von den seichteren Seen innerhalb der Gruppen I und II. In einigen Seen von gleichem Typ war andererseits der O₂-Gehalt während des Winters recht hoch: B 99 und B 104 (Figur 17), sicherlich darauf beruhend, dass es sich um Durchflussees handelt.

Eine gewisse Rolle für den O₂-Gehalt während des Winters spielt auch das Vorkommen von vegetierenden Pflanzen unter dem Eis. Um das zu beleuchten, wurde im Frühjahr 1941 in gewissen Seen Probeentnahmen so-

Tabelle 18. Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse im Spätwinter 1941, teils an der tiefsten Stelle (A) und teils in der Nähe der Ufer (B) in einigen Seen mit wintervegetierenden Pflanzen.

Tiefe in m.	Bodflotjärn D 44 Gr. I				Nästjärn B 105 Gr. II				Stockbergstjärn A 106 Gr. II			
	A		B		A		B		A		B	
	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.
1	0,6	3,53	0,6	3,68	0,7	7,08	0,4	7,68	0,2	0,99	0,2	2,10
2	2,0	2,36	1,8	3,70	1,6	7,46	—	—	1,9	0,00	1,4	0,51
3	3,1	2,03	3,0	2,92	2,8	4,70	—	—	3,1	0,00	—	—
4	3,4	1,60	3,5	2,07	4,2	0,40	—	—	4,0	0,00	—	—
5	3,6	1,42	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Gröningsstjärn D 115 Gr. II				Ulvsjötjärn C 103 Gr. III				Ö. Vontjärn D 73 Gr. I			
	A		B		A		B		A		B	
	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.
1	0,8	0,57	0,8	1,33	0,7	2,63	0,7	3,12	0,8	0,26	0,6	0,09
2	2,0	0,67	1,1	0,59	2,2	2,27	1,6	0,59	2,4	0,00	2,0	0,00
3	3,1	0,00	—	—	3,1	0,36	—	—	3,6	0,00	—	—
4	4,0	0,00	—	—	4,0	0,00	—	—	—	—	—	—

Tabelle 19. Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse im Spätwinter 1941, teils an der tiefsten Stelle (A) und teils in der Nähe der Ufer (B) in einigen Seen ohne wintervegetierenden Pflanzen.

Tiefe in. m.	Abborrtjärn B 97 Gr. I				L. Täckeltjärn C 169 Gr. II				Långtjärn D 32 Gr. II				Lillsjön D 67 Gr. II			
	A		B		A		B		A		B		A		B	
	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.
	T.		O.		T.		O.		T.		O.		T.		O.	
1	0,7	3,99	0,5	0,90	0,3	0,87	0,6	0,00	0,6	0,90	0,6	0,00	0,7	9,95	0,6	4,59
2	1,7	3,80	—	—	0,4	0,07	—	—	2,7	0,00	—	—	2,8	1,59	—	—
3	—	—	—	—	—	—	—	—	4,0	0,00	—	—	4,8	0,43	—	—
4	3,7	0,73	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Abborrtjärn 2 D 125 Gr. II				Krångtjärn D 78 Gr. III				Singsjön B 124 Gr. III							
	A		B		A		AB		B		A		B			
	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.	T.	O.		
1	0,8	7,94	0,8	5,78	0,6	7,65	0,9	3,20	0,3	1,04	0,8	10,24	0,8	7,61		
2	2,0	7,44	2,2	4,70	2,4	3,16	2,3	1,39	—	—	2,0	5,08	—	—		
3	—	—	—	—	4,0	0,43	—	—	—	—	—	—	—	—		
4	3,6	5,15	4,3	0,00	5,0	0,00	—	—	—	—	4,3	1,13	—	—		

wohl draussen im freien Wasser über der grössten Tiefe, als auch nahe am Ufer vorgenommen. Hierbei wählte man teils einige Seen, in denen sich eine Bodenvegetation von Characeen und Wassermooseen (*Amblystegium*) zeigte, als auch Seen denen solch eine Vegetation fehlte und nur Gewächse vorkamen, die im Herbst vergehen (siehe Tabelle 20 und 21 Seite 78—82). Das Resultat ergibt sich aus den Tabellen 18 und 19. Im ersteren Fall, der 6 Seen umfasst, erhöhte sich der O₂-Gehalt in der Nähe des Ufers in 5 von diesen Seen in der oberen Wasserschicht, in einem Fall sogar bis hinab zu einer Tiefe von 4 m. Eine Ausnahme machte der Ö. Vontjärn, indem der draussen im See sehr niedrige O₂-Gehalt sank. In 7 Seen ohne Wintervegetation zeigten sämtlich eine mehr oder minder starke Senkung des O₂-Gehaltes in der Nähe des Ufers. Offenkundig hat in der Wintervegetation der erstgenannten Seen ständig eine gewisse Kolensäureassimilation mit dem Resultat stattgefunden, dass der O₂-Gehalt über diesen Gebieten etwas höher geblieben ist, als über den tieferen Teilen. Bei dem Vontjärn war die Vegetation möglicherweise zu unbedeutend um ein solches Ansteigen des O₂-Gehalts gegenüber den Zersetzungs- und O₂-zehrenden Prozessen, die gleichzeitig stattfanden, und die offenkundig die O₂-Verminderung in den späteren Seen verursachte, zu ermöglichen. In diesen hatte sich nämlich von den während des Herbstes vergehenden Gewächsen sowohl der Rohr- als auch besonders der Schwimmblattvegetation eine reichliche „Förna“ gebildet, die dieses Resultat zur Folge hatte.

In den grösseren und tieferen Seen verlaufen die O_2 -Kurven während des Winters mehr gradlinig, obwohl mit einer schrägen Neigung. Aber selbst in den unteren Wasserschichten ist der O_2 -Gehalt sehr häufig relativ hoch. In dem mittelgrossen Harsjön D 128 (Figur 31) schwankt die O_2 -Kurve umgekehrt wie die T-Kurve mit deren früher genannten Wechseln in den verschiedenen Tiefen.

Die Probeentnahmen während des Frühlings, die gleich nach der Eisschmelze gemacht wurden, zeigen gewöhnlicherweise ziemlich gradlinige, manchmal schräge O_2 -Kurven. Ab und zu tritt eine starke Senkung des O_2 -Gehalts in den tiefsten Wasserschichten auf. Und in einigen Seen z.B. in: D 33 (Figur 15), B 98 (Figur 16), sowie C 208 und B 101 (Figur 22) herrscht im Zusammenhang mit deren oben gezeigten meromiktischen Typ im unteren Hypolimnion vollständiger O_2 -Mangel.

Diese Uebersicht über die O_2 -Verhältnisse der Kälarne-Seen hat gezeigt, dass die O_2 -Kurven im Sommer in den meisten Seen der 4 Gruppen mit den T-Kurven mehr oder weniger parallel laufen. Das ist vor allen in den grösseren und tieferen Seen deutlich. In den seichtesten Seen und in einigen tieferen Durchflüssen findet man orthograde, oft ziemlich senkrechte O_2 -Kurven. In anderen Seen, falls sie eine Tiefe von 3 zu 4 m haben, sind diese Kurven meistens schräg und alle Uebergänge zu den klinograden Kurven sind vorhanden. Viele Seen der letzteren Gruppe zeigen einen totalen O_2 -Mangel in der Tiefe, der oft das ganze Hypolimnion umfasst. Da das Metalimnion oft sehr hoch gelegen ist, sind also nur die ganz oberflächlichen Wasserschichten sauerstoffreich. Diese markanten klinograden O_2 -Kurven haben bereits früher BRUNDIN (1942) und ALM (1943) nachgewiesen. Der starke O_2 -Mangel im Hypolimnion ist fast gleichhäufig in Seen der Gruppe II wie in solchen der Gruppe I und kommt auch, obgleich nicht so oft, in den Gruppen III und IV, die ja die harmonisch oligotrophen Seen repräsentieren, vor. Hier entsteht aber im Hypolimnion gewöhnlich kein totaler O_2 -Mangel.

Von Interesse ist, dass gewisse von den Seen in den Gruppen I und II in der Sommerstagnation orthograde O_2 -Kurven haben können, auch in solchen Jahren, in denen die T-Kurven ziemlich schräg sind. Gewisse Angaben von LUNDBERG (1929), JUDAY und BIRGE (1932), CARLIN (1937), JÄRNEFELT (1953 a) und anderen stimmen hiermit überein. Dieses beruht gemäss Lundberg darauf, dass die Humusstoffe inagil sind, und ÅBERG und RODHE weisen diesen Erklärungsgrund auch nicht zurück. JUDAY und BIRGE, die in mehreren braunwässrigen Kleinseen in Wisconsin, USA, orthograde O_2 -Kurven fanden, haben eine gleichzeitig hohe Planktonproduktion eutrophen Charakters gezeigt, die vielleicht den hohen O_2 -Gehalt während des Sommers erklären kann.

Hervorgehoben werden soll weiter, dass die ebengenannten in gewisser Hinsicht abweichenden Kleinseen der Gruppe IV (Figur 31), ebenso wie der

zur Gruppe III gerechnete Svarttjärn C 279 (Figur 24) und der Nissetjärn, C 215 (Figur 26) sämtlich ebenfalls abweichende O_2 -Kurven mit oft vermehrtem O_2 -Gehalt am Boden aufweisen. Zuvor ist schon deren niedriger Humusstandard, und gleichzeitig auch niedriger Wert für das pH und auch für die Alkalinität und die Leitfähigkeit da solche Probe genommen wurden hervorgehoben worden. Offensichtlich repräsentieren sie sämtlich einen sehr sterilen Typ, in denen weder Humusstoffe noch Zersetzungsprodukte im übrigen den O_2 -Gehalt herabsetzen. Es ist von Interesse in diesem Zusammenhang den V. und Ö. Gravtjärn C 197 und 198 mit einander zu vergleichen. Während ersterer (Fig. 31) dem nun diskutierten Typ von abweichenden Kleinseen zugehört, zeichnet sich der nur ca. 600 m davon entfernte liegende aber bloss etwas grössere und ca. 1 m tiefere (6 m) Ö. Gravtjärn mit hohem Humusstandard durch eine bedeutend niedrigere Temperatur im Hypolimnion und stark sinkende O_2 -Kurve und mit O_2 -Mangel in einer Tiefe von 5 m (Figur 22), aus. Bei der Untersuchung im Januar 1955 herrschte eine starke O_2 -Verminderung in der Tiefe. Leider wurde der V. Gravtjärn damals nicht untersucht.

Im Winter sind die O_2 -Verhältnisse in den kleinen und seichten Seen manchmal ganz schlecht, oft zeigen sie einen totalen O_2 -Mangel in der ganzen Wassermasse. Ein solcher O_2 -Mangel ist auch im Frühling in einigen Seen festzustellen, weshalb diese Seen wahrscheinlich in gewissen Jahren meromiktisch sind.

Zu beachten ist auch, dass während des Winters in Seen mit starker O_2 -Senkung speziell im Hypolimnion eine entsprechende Senkung in den nahe der Litoralregion liegenden oberen Wasserschichten auf Grund des hier grossen Verbrauchs an O_2 bei der Zerteilung der vergehenden Pflanzen geschehen kann. Dies hat auch BRUNDIN (1949) hervorgehoben, der diese (S. 435) „zwei voneinander entfernten Sauerstoffminima, eines an der Uferlinie und eines in der grössten Tiefe“ direkt nennt. Zu dem gleichen Ergebnis kam PUKE (1949 a). Wie bereits erwähnt, kann aber ein reiches Vorkommen von Gewächsen, die während des Winters weitervegetieren, einer solchen O_2 -Senkung in der Litoralregion entgegenwirken.

Einige Forscher haben auf die Parallelität zwischen dem O_2 -Gehalt an der Wasseroberfläche und dem Humusstandard oder der Farbe des Oberflächenwassers hingewiesen. JUDAY und BIRGE (1932) fanden so, dass der O_2 -Gehalt an der Wasseroberfläche zwischen 3,4 und 12,4 mgl mit der geringsten Ziffer in „bog lakes and lakelets“ schwankte. YOSHIMURA (1938, S. 105) stellt fest, dass in dystrophen Seen in Japan „the consumption of the oxygen from the air by humic matter dissolved in the water is too active to keep the surface water saturated“. Das spärlichvorkommende Phytoplankton wirkt hierzu nach Yoshimura indirekt mit. ÅBERG und RODHE (l.c.) haben das gleiche gefunden und mit Ziffern von schwedischen Seen belegt. Ein solcher Zusammenhang besteht auch für die Kälarne-Seen. An den Figuren 11—32

kann nämlich abgelesen werden, dass die absoluten Ziffern für den O_2 -Gehalt an der Wasseroberfläche von den polyhumosen Seen der Gruppe I zu den oligohumosen Seen der Gruppe III bis IV steigt. Im ersten Falle schwanken die Ziffern gewöhnlich zwischen 7 und 8 mg/l und in Gruppe II zwischen 8 und 10 mg/l, wobei sie doch manchmal 8 mg/l untersteigen. In Gruppe III und IV dagegen liegen sie oft zwischen 10 und 12, selbst wenn 8 bis 10 mg/l gewöhnlich sind.

Als eins der wichtigsten Resultate dieser Untersuchungen über die O_2 -Verhältnisse in einer grossen Zahl ihrer Natur nach ungleicher Seen in einem sehr begrenzten Gebiet kann folgendes angeführt werden. Sowohl in den disharmonisch oligotrophen, stark humushaltigen Seen, wie in den harmonisch oligotrophen Seen sind die O_2 -Verhältnisse sehr verschieden. Rein orthograde und typisch klinograde O_2 -Kurven kommen überall vor. Im ersteren Falle gilt dieses vor allem für kleine und seichte oder für zwar grössere und tiefere, aber offen liegende Seen oder für Seen mit kräftigem Durchfluss. In letzterem Falle hängt dies zusammen mit der windgeschützter Lage, die Konvektionsströme während des Tages verhindert, mit der Zufuhr von O_2 -armen Grundwasser aus Mooren der Umgebung, die also direkt ein O_2 -Defizit verursachen, und schliesslich mit den durch die Zuflüsse mitgeführten Humusstoffen, die O_2 zehrende Prozesse verursachen. Oft liegt natürlich eine Kombination aller dieser Faktoren vor. O_2 -Kurven von THIE-NEMANN'S eutropher und oligotropher Art finden wir also in Seen von ganz verschiedenem Humus- und Trophiestandard. Eine sehr grosse Rolle spielt hierbei die geologische Natur der Umgebung und die Morphometrie des Seebeckens (vergl. auch in dieser Hinsicht LOHAMMAR l.c. BRUNDIN 1949 und RAWSON 1955).

VIII. Die Vegetation

Im Zusammenhang mit den Probeentnahmen in den Seen und Besuchen im übrigen wurden Anzeichnungen über das Vorkommen von stärker in die Augen fallenden Pflanzen, oft mit Anlage von Karten, gemacht. Auch sind kritischere Arten für eine spätere Bestimmung gesammelt worden. Es handelt sich hier aber um keine eingehendere floristische Untersuchung. Dagegen schien es von gewissem Interesse, einen Begriff von der Reichhaltigkeit der Vegetation und der Variation der Arten in den verschiedenen Seen-gruppen zu erhalten, die ja im Hinblick auf Klima und Lage ziemlich gleichartige Bedingungen, im Hinblick auf Humusstandard, pH usw. aber grosse Verschiedenheiten aufweisen dürften.

Im allgemeinen kann von den Kälarne-Seen gesagt werden, dass vor allen die kleinen Seen oft eine auffallend reiche Vegetation von Fliessblattgewächsen, besonders *Potamogeton natans* sowie *Nuphar* und *Nymphaea*

haben. In mehreren Kleinseen ist der grösste Teil der Wasseroberfläche von diesen Arten bedeckt. Am nächsten zum Ufer kommt oft ein Band einer ziemlich spärlichen Luftvegetation vor. Am gewöhnlichsten sind *Carex*-Arten — vor allem *C. rostrata*, aber auch *C. limosa* und *C. lasiocarpa* kommen vor — sowie *Equisetum limosum*. *Phragmites* und *Scirpus lacustris* sind dagegen seltener. Einen Teil der Seen fehlt fast ganz eine Fanerogamen-Vegetation z.B. dem Barntjärn B 118, Hundtjärn D 70 und Ilvästjärn D 33 in Gruppe I, dem Mantjärn C 152 und Nissetjärn C 215 in Gr. III, sowie dem Svarttjärn, Bräcke und Skåsjön C 255 in Gr. IV. Im Barntjärn tritt dagegen *Amblystegium* reichlich auf. In vielen Seen speziell der Gruppe II sind *Nostoc*-Kolonien sowohl im Litoral wie im Profundal sehr gewöhnlich. Sie kommen oft bis zu einer Anzahl von 5 bis 10 auf einer Bodenfläche von 10 dm² vor.

Verschiedene Seen haben eine Senkung, vor allem in den 20-er Jahren erfahren. In welchem Masse diese auf die Vegetation eingewirkt hat, kann im allgemeinen nicht beurteilt werden. Bei der Anlage der Vegetationskarten für gewisse Seen konnte jedoch in einem Fall, Ältjärn C 121, zwischen den Jahren 1937 und 1955 eine merkbare Vermehrung von *Phragmites* und *Spartanium* sowie ein Hinzukommen von *Typha latifolia* in ziemlich dichtem Bestand festgestellt werden. Diese Art ist sonst in den Kälärne-Seen sehr ungewöhnlich.

Von speziellem Interesse für einen evtl. Zusammenhang zwischen Vegetation und Seetypen sind die verschiedenen *Myriophyllum*- und *Potamogeton*-Arten sowie in gewissen Umfang auch *Utricularia*, *Isoetes*, *Lobelia* und *Characeen*. Die Tabelle 20 weist das Vorkommen dieser Arten in Seen, in denen die Vegetation Gegenstand der Untersuchung geworden ist, auf. Die Bezeichnungen für spärlicheres und reichlicheres Vorkommen sind die gleichen die von ALMQVIST (1929) und LOHAMMAR (l.c.) angewandt worden sind. In dieser Tabelle sind die oben genannten gewöhnlich vorkommenden Arten nicht mit aufgenommen worden. Für einzelne Seen, in denen nur diese Arten vorkommen, sind deshalb in der Tabelle ganze Reihen leer geblieben. Weiter ergibt sich aus der Tabelle, dass in 4 Seen innerhalb der Gr. III keine Beobachtungen über die Vegetation gemacht wurden.

Früher ist die Flora in den Seen Jämtlands Gegenstand Untersuchungen von OLSSON (1885), SAMUELSSON (1934), LANGE (1938) und STENAR (1950) gewesen. Diese Verfasser geben einige Fundorte für *Myriophyllum spicatum* und gewisse weniger gewöhnliche *Potamogeton*-Arten von Seen im Kälärne-Gebiet an, die bei unseren Untersuchungen nicht mehr gefunden wurden. Dies gilt besonders für *Myr. verticillatum*, *Pot. mucronatus*, *zosterifolius* und *pusillus*, sämtliche im Singsjön B 124, und *P. zosterifolius* in dem kurzen Bach zwischen Hemsjön und Skällsjön sowie *P. obtusifolius* im Fisksjön B 90. Auch einige Fundorte für *Utricularia* und *Isoetes* sind hierdurch hinzugekommen. Dasselbe gilt für *Lobelia*, die bei späteren Untersuchungen

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
II																					
Bytjärn B 98			×																		
Abborrtjärn B 97																					
Sörtjärn B 99			+	×	×	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Sehr reiche Veg.
Täckeltjärn, La. C 169																					
Libergstjärn C 228			+	×	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Sehr reiche Veg.
Kapeltjärn C 207			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Sehr reiche Veg.
Fågellektjärn C 204			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Sehr reiche Veg.
Ältjärn C 121				×																	
Bredtjärn D 31			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Långtjärn D 32			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Flarken A 152							+														
Skällsjön B 117			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Myr. verticill.
Kvarnsjön B 104			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Sehr reiche Veg.
Lillsjön D 67			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Klingertjärn D 116			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Bodtjärn D 68			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Gårdtjärn D 124			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Gäddtjärn, St. B 121			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Hällmisstjärn C 227			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Gröningsjärn D 115			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Lövsjön B 103			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Loktjärn D 79			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Storäsentjärn C 221			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Nästjärn B 105			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Kyrktjärn, Sö. C 209			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Allmänningsjärn C 292 ..			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Mannsjön B 106			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Stockbergstjärn A 101 ..			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Lillsjön B 126			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Övsjön C 67			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Lövsjöttjärn B 102			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Gäddtjärn, La. B 122			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Halltjärn, St. C 278			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Småttjärn, Sö. C 117			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Mörtsjön D 34			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Rofsjön, V. C 113			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Bodsjöttjärn D 83			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Skimsåstjärn D 45			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Grossjön, La. B 93			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Gravtjärn, Ö. C 198			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Kyrktjärn, N. C 208			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Mjösjön D 121			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	

¹ Nicht bei neueren Untersuchungen wiedergefunden.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
III Nissetjärn C 215	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg.
Långtjärn D 118	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg.
Bodsjön D 82	+	+	+	+	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+	+	+	Fontinalis Lobelia ¹
Gransjön D 8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Fontinalis Lobelia ¹
Täckelsjön, Ö. C 164	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fontinalis Lobelia ¹
Hågsjön A 151	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fontinalis Lobelia ¹
Hemsjön A 177 B 89	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fontinalis Lobelia ¹
Singsjön B 124	+	+	+	+	×	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Lobelia ¹ Myr. vertic. ¹
Mellansjön C 68	+	⊕	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Lobelia ¹ Myr. vertic. ¹
Svarttjärn D 120	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Lobelia ¹ Myr. vertic. ¹
Holmtjärn, St. C 163	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Lobelia ¹ Myr. vertic. ¹
Bjusjön D 76	+	+	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Lobelia ¹ Myr. vertic. ¹
Mellsjön C 142	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters. Myr. verticill.
Högtjärn D 36	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Bodtjärn C 153	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Ösjön C 224	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Rotsjön, Ö. C 114	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Håvdsjön C 98	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Mantjärn C 152	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Lugnsjön D 119	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Hällesjön D 37	+	+	+	+	—	+	+	—	×	+	—	—	—	+	+	+	Veg. sehr arm Lobelia ¹
Sundsjön C 213	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
Fisksjön B 90	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	Nicht unters.
IV Gravtjärn, V. C 97	—	—	⊕	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Svarttjärn, Bräcke	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Småtjärn, N. C 118	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Ulvsjön C 149	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Skånsjön C 255	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Vallsjön D 29	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Harsjön D 128	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Sicksjön B 88	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Idsjön C 192	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Öfsjön, St. A 141	+	+	+	+	—	×	×	—	—	—	—	+	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm
Ansjön D 2	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Fast keine Veg. Veg. sehr arm

¹ Nicht bei neueren Untersuchungen wiedergefunden.

Tab. 21. Zahl der Seen der Gruppen I—IV, in welchen die untenstehenden Pflanzen gefunden sind (1—17) oder in grösseren Beständen vorhanden waren (18—23).

Gruppe	Myriophyllum			Potamogeton									Grössere Bestände von											
	alterniflorum	spicatum	verticillatum	natans	lucens	alpinus	gramineus	perfoliatus	obtusifolius	zosterifolius	praelongus	pusillus	mucronatus	Utricularia	Isoetes	Chara, Nitella	Amblystegium	Lobelia	Nuphar	Nymphaea	Phragmites	Scirpus	Equisetum	Fontinalis
I	3	—	—	21	—	8	5	—	—	—	—	1	—	6	—	4	6	—	21	20	3	—	13	3
II	17	7	3	38	12	8	9	11	5	5	3	3	—	15	3	8	10	—	27	36	13	7	18	1
III	10	10	2	19	12	6	8	11	3	9	6	1	2	1	10	4	5	4	11	20	13	6	13	1
IV	5	1	—	3	2	1	1	3	—	—	2	—	—	1	1	—	1	—	3	4	5	1	4	—
Sämtl. . .	35	18	5	81	26	23	23	25	8	14	11	5	2	23	14	16	22	4	62	80	31	14	48	5

nicht mehr gefunden wurde. Diese sämtlichen Fundorte sind in die Tabelle 20 aufgenommen, aber dort besonders gekennzeichnet worden.

In Tabelle 21 wurden die 4 verschiedenen Gruppen zusammengefasst und dabei einige weitere Formen aufgenommen. Man findet hier, dass berechnet für sämtliche Seen *Potam. natans* und *Nymphaea* mit einem Vorkommen in 81 bzw. 80 Seen die gewöhnlichsten Arten sind. Danach kommt *Nuphar*. Sie sind indes nicht so allgemein in den Seen der Gr. IV, wie in den drei übrigen Gruppen vertreten, und überhaupt weisen die Gruppen untereinander im Hinblick auf das Vorkommen von Arten grosse Verschiedenheiten auf.

In Seen der Gr. I treten die 3 soeben genannten Fliessblattarten gleich zahlreich, nämlich eine jede von ihnen in ungefähr $\frac{2}{3}$ der Seen, auf. Am häufigsten kommen sämtliche 3 Arten in gemischtem Bestand vor. In mehreren Fällen dominiert jedoch irgendeine von ihnen. In einem See, Långtjärn B 95, fehlt *Pot. natans* gänzlich, während Seerosen recht allgemein vorkommen. Im übrigen sind in dieser Gruppe *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton alpinus* und *P. gramineus* sowie *Utricularia* und die *Characeen* nur in einer kleinen Zahl von Seen nachgewiesen. *Phragmites* in bedeutende Bestände findet sich nur in 3 Seen, während *Equisetum* mehr allgemein ist. In 6 Seen fand man auch *Amblystegium* und in 3 Seen *Fontinalis*. *Isoetes* fehlt ganz. Im See V. Vontjärn D 72 kommt *Pot. pusillus* vor.

In den Seen der Gruppe II dominieren weiter *Potam. natans* und *Nymphaea*. *Nuphar* ist hier nicht so allgemein vertreten. Von *Myriophyllum* ist *M. alterniflorum* recht häufig (in ca 35 % der Seen), und dazu gibt es 7 Seen mit *M. spicatum* und 3 Seen mit *M. verticillatum*. Ausser den in der

Gr. I auftretenden *Potam. natans*, *alpinus* und *gramineus* sind an verschiedenen Plätzen *Potam. lucens*, *perfoliatus*, *obtusifolius*, *zosterifolius*, *praelongus* und *pusillus* und in einem See, dem Abborrtjärn 2, D 125, auch *P. pectinatus* hinzugekommen. Bestände von *Phragmites* und *Equisetum*, gemischt mit *Carex*-Arten sind nun häufiger. Gleichfalls kommen *Utricularia* und in einigen Seen *Scirpus* und *Characeen* vor. In 3 Seen, Kvarnsjön B 104, Lillsjön B 126, und Öfsjön C 67, treten *Isoetes* auf.

Bedeutend gewöhnlicher sind *Isoetiden* in Seen der Gruppe III vertreten, wo man sie in 10 Seen antraf. Weiter kommt *Lobelia* in 4 Seen vor. Dagegen fehlten ungefähr ganz *Utricularia*, und *Potam. natans* und *Nuphar* sind nicht so häufig wie in der Gruppe II. Dagegen kommen die früher für diese Gruppe neuen *Potamogeton*-arten alle hier vor, und in zwei Seen, Balsjön D 7 und Singsjön B 124, ist auch *Pot. mucronatus* nachgewiesen. Von den *Myriophyllum*-Arten, wurde jetzt *M. spicatum* in ebenso vielen Seen wie *M. alterniflorum* gefunden. Zusammen mit diesen beiden kommt in zwei Seen auch *M. verticillatum* vor. Vor allem in den grösseren Seen sind auch Bestände von *Phragmites*, *Scirpus* und *Equisetum* nicht selten.

Von den Seen der Gruppe IV sind einige recht klein (Tab. 6) und auch vegetationsarm. Die meisten Seen dieser Gruppe sind aber gross, oft mit Stein- oder Sandufeln und spärlicher Vegetation. Sie wurden auch nicht so genau untersucht wie die Mehrzahl der kleineren Seen. In diesen Seen der Gruppe IV wurden aber die in den Gruppen III und IV ziemlich häufig vorkommenden *Potamog. obtusifolius*, *zosterifolius* und *pusillus* nicht und *Myr. spicatum* und *P. praelongus* nur in einem resp. zwei Seen gefunden. Auch *Utricularia* und *Isoetes* wurden in nur je einem dieser Seen nachgewiesen. Wahrscheinlich ist aber, dass *Isoetes* auch in mehreren von den übrigen, ihrer Natur nach gleichartigen Seen vorkommt.

Schon aus Tabelle 20 geht hervor, dass oft zwei oder mehr von den weniger häufigen *Myriophyllum*- und *Potamogeton*-Arten gleichzeitig vorkommen. Um deren Ausbreitung weitergehend klarzulegen, sind auf Figur 33 sämtliche Fundorte eingezeichnet worden, somit auch die, die bei den jetzt diskutierten Untersuchungen nicht gefunden wurden. Es ergibt sich daraus, dass die infrage kommenden Arten nicht auf gewisse Wassersysteme beschränkt sind. Im Gegensatz findet man sie, eine oder mehrere in sämtlichen Zweigen des Gimån und in dem Ljungån-Wassersystem. Weiter finden sich mehrere Fundstellen auch in dem zu dem Indalsälven fliessendem Singsån-Zweig. Die Figur, verglichen mit der Tabelle, zeigt auch deutlich, dass sie im allgemeinen an die grösseren und mittelgrossen Seen gebunden sind. Dies kann nicht auf Zufälligkeiten abhängig sein, weil die kleineren Seen eigentlich genauer als die grösseren untersucht wurden. Trotzdem wurden in den ersteren Seen nur wenige Fundorte beobachtet.

Ein Vergleich mit den Tabellen 3 bis 6 und Figur 7 zeigt nun dass es

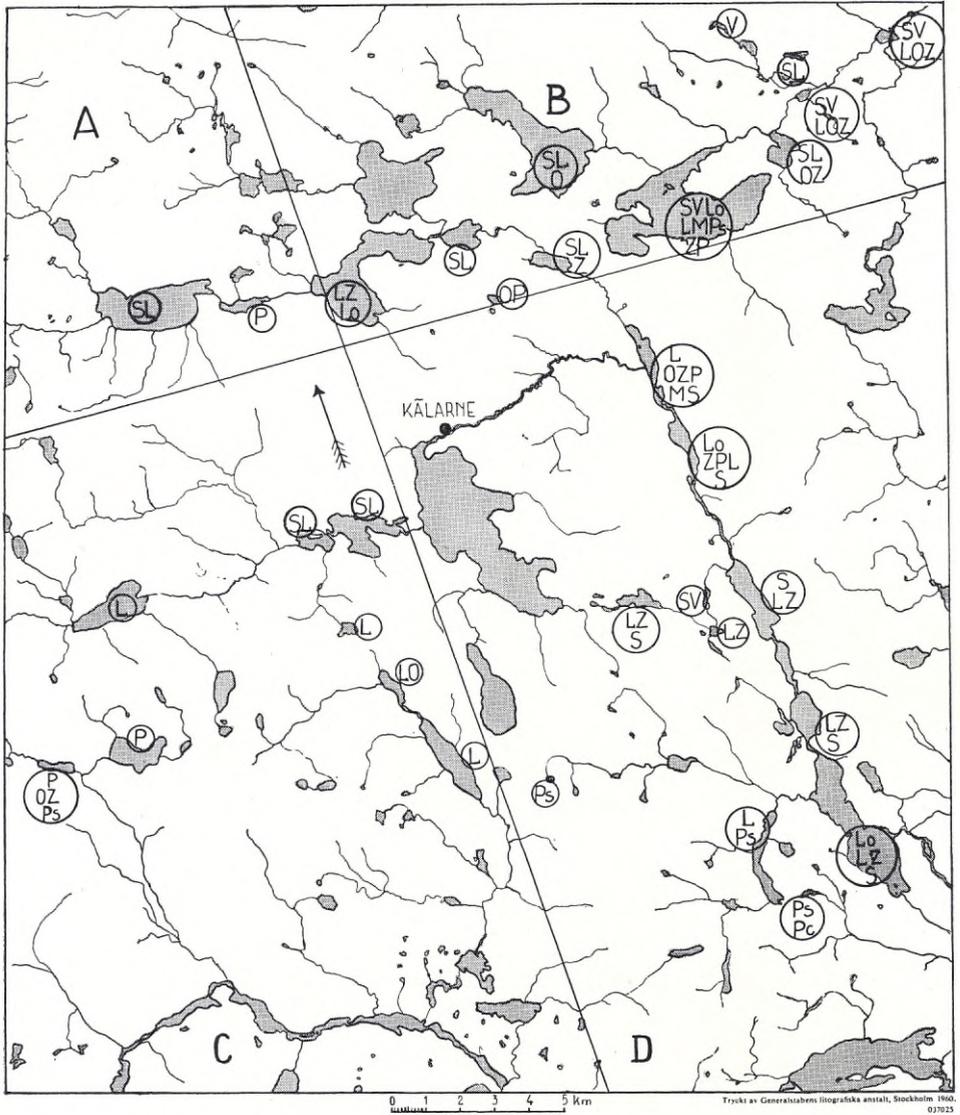


Fig. 33. Die Lage der Seen mit dem Vorkommen gewisser fordernden Pflanzen.
 S=Myriophyllum spicatum, V=Myr. verticillatum, L=Potamogeton lucens, O=P. obtusifolius, Z=P. zosterifolius, M=P. mucronatus, P=P. praelongus, Ps=P. pusillus, Pc=P. pectinatus, Lo=Lobelia.

hauptsächlich Seen mit pH-Mittelwerten gleich oder grösser als 7,0 sind, die eine oder einige dieser Arten beherbergen. In der Gr. I, die ja ausschliesslich Kleinseen umfasst, und in denen der Mittelwert für den pH selten bis zu 6,5 steigt, fehlen sie, mit Ausnahme von *Potam. pusillus* im V. Vontjärn D 72, ganz. In der Gr. II, in der 15 Seen pH-Mittelwerte von mindestens 7,0

aufweisen, kommen sie in 10 von diesen Seen vor. Gleichfalls findet man sie in 4 der 39 übrigen Seen mit niedrigerem pH, nämlich dem Lövsjön B 103, L. Grossjön B 93, Mjösjön D 121 und Gastsjön C 66. In der Gr. III, in der 17 Seen einen pH-Mittelwert gleich oder von mehr als 7,0 haben, findet man, dass 14 von diesen Seen eine oder mehrere von den infrage kommenden Arten aufweisen, während sie nur in 3 fehlen. Dazu kommen sie in 3 der übrigen 20 Seen mit einem pH weniger als 7,0 vor, nämlich in dem Ulvsjö-tjärn C 103, Högtjärn D 36, und Ö. Rotsjön C 114. In den Seen der Gr. IV sind sie, wie bereits zuvor gesagt, nicht gewöhnlich. Das Fehlen von Fundplätzen in einigen Seen mit pH-Werten von 7,0 oder mehr, kann natürlich auch ein nur scheinbares sein, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass bei einer näheren Nachforschung auch diese Seen, oder einige von ihnen, die diskutierten Arten doch besitzen. Dabei muss auch daran gedacht werden, dass verschiedene Pflanzen, wie LOHAMMAR (l.c.) gezeigt hat, in einem oder mehreren Jahren, an Orten nicht vorkommen, an denen man sie sonst findet.

Es ist oben bereits gesagt, dass in 9 Kälarne-Seen ein Kalkeinschlag, oft ausgebildet zu einer wirklichen „Bleke“ nachgewiesen ist. In 6 von diesen Seen, 4 in Gr. II und 2 in Gr. III, treten die fordernden *Myriophyllum* und *Potamogeton*-Arten auf. Sie fehlen dagegen in 3 von diesen Seen, nämlich dem Ö. Rörtjärn C 158, und dem Hågsjön A 151 in Gr. III und im Sicksjön B 88 in der Gr. IV. Diese 3 Seen sind indessen alle sehr vegetationsarm, mit Stein-Sand-Ufern. Und in 2 dieser Seen kommt *Isoetes* vor. Vielleicht sind darum die edaphischen Verhältnisse für die Langspross-Pflanzen hier nicht so gut.

Zusammenfassend kann man sagen, dass das Fehlen der eben diskutierten Arten in Seen innerhalb der Gr. I, sämtliche mit niedrigen pH-Werten, und deren sehr spärlichem Vorkommen in Seen mit einem pH unter 7,0 in den übrigen Gruppen darauf hindeutet, dass ein direkter oder indirekter Zusammenhang mit dem pH-Wert des Wassers besteht, selbst wenn die Grösse der Seen und andere Faktoren sicherlich auch eine Rolle spielen. Das Vorliegen eines solchen Zusammenhang ist auch früher von mehreren Forschern angedenkt. Unter den ersteren ist SKADOWSKY (1926) der von seinen Untersuchungen hierüber die Schlussfolgerung zieht „dass der pH-Standard eines Wasserbeckens ein wichtiger ökologischer Faktor ist welcher gewissermassen die qualitative Zusammensetzung der Biocönosen . . . bestimmt“ (S. 140). IVERSEN (1929) hat speziell die Vegetation und die pH-Werte in mehreren dänischen Seen studiert. Auf Grund seiner Untersuchungen sagt er, dass *Potamogeton natans*, *Nuphar* und *Nymphaea* in sowohl Seen mit saurer als auch mit alkalischer Reaktion vorkommen, dass *Myriophyllum alterniflorum*, sowie *Potam. gramineus*, *perfoliatus* und *pusillus* rein saures Wasser vermeiden und dass *Myr. spicatum* und noch mehr *Myr. verticillatum* sowie *Potam. lucens*, *obtusifolius*, *praelongus* und *pectinatus* Wasser

mit alkalischer Reaktion fordern. IVERSEN schreibt somit der Reaktion des Wassers eine grosse Bedeutung für die Vegetation zu. Im Hinblick auf die pH-Werte und die Artenzusammensetzung der Vegetation sowie auf den Humusstandard teilt er die Seen in 4 Gruppen ein: I saure Klarwasserseen, II saure Braunwasserseen, III alkalische Klarwasserseen und IV alkalische Humusseen. Betr. *Isoetes* und *Lobelia*, die kennzeichnend für die erste Gruppe sind, behauptet er, dass sie auch im alkalischen Gewässern vorkommen. Ihre Seltenheit in diesen ist nach Iversen nicht in erster Linie eine Folge ihrer Vorliebe für saures Wasser, sondern es ist die Konkurrenz mit den hier üppig vorkommenden Langsprosspflanzen und die oft ungeeignete Bodenbeschaffenheit die ihre Lebensmöglichkeiten in diesen Wassertypen vermindert.

Schon etwas früher war SAMUELSSON (1925) bei seinen Studien über die höhere Wasserflora von Dalarna zu der Frage nach dem Zusammenhang zwischen der Vegetation und dem Seetypus gekommen. In erster Linie im Hinblick auf das Vorkommen verschiedener Arten stellte er 3 wichtige Seetypen auf: 1. die Dyseen mit *Potamogeton natans*, *Nymphaea* und *Nuphar* zumeist häufig vorkommend, 2. die *Lobelia*-Seen, in denen ausser den genannten Formen auch *Myriophyllum alterniflorum*, *Potam. perfoliatus* und als Charakterpflanzen die beiden *Isoetes*-Arten und *Lobelia* vorkommen, und 3. die *Potamogeton*-Seen mit den meisten *Potamogeton*-Arten, *Nuphar* und *Nymphaea*, *Myr. spicatum* und dichten Röhrichte von *Phragmites*, *Scirpus* und *Equisetum*, aber ohne die Kurzsprossengewächse *Isoetes* und *Lobelia*. In einer späteren Arbeit (1934) hebt SAMUELSSON hervor, dass die Arten der Gattung *Myriophyllum* eine eutrophe Tendenz haben, dass sie aber auch in oligotrophen Seen vorhanden sind.

Eine ähnliche Einteilung der Seen Upplands hat ALMQVIST (1929) bei seinen umfassenden Untersuchungen der Flora dieser Gegend gemacht. Für die Dy- und *Lobelia*-Seen, die in Uppland selten sind, nennt Almqvist in beiden Fällen das, wenn auch seltene Vorkommen von *Pot. praelongus*, und bei den späteren Typen auch von *P. zosterifolius* und *Myr. spicatum*. Dieses stimmt gut mit dem Auftreten dieser Arten in den Kälarne-Seen der Gruppen II und III überein. Eine direkte Aufteilung der berührten Arten im Hinblick auf pH, Nährstoff und möglicherweise Elektrolyten-Gehalt hat LINKOLA (1933) gemacht. Als eutroph rechnet er dabei *Pot. lucens*, *pusillus*, *pectinatus*, *obtusifolius* und *mucronatus*, sowie *Myriophyllum spicatum* und *verticillatum*, während *Pot. natans*, *alpinus* und *gramineus*, *Myr. alterniflorum* sowie *Nuphar* und *Nymphaea* unter die meso-oligotrophen Formen eingereiht werden.

Gegenüber Iversen behauptet LOHAMMAR (1938), dass die *Isoetes*-Arten, wie auch *Myr. alterniflorum* ausgesprochen Eutrophseen fremd sind und weist ferner darauf hin, dass *Myr. spicatum*, *Potam. alpinus*, *obtusifolius*, *praelongus* und *zosterifolius* nicht auf Seen von alkalisch eutrophen Typ

begrenzt sind, sondern in Nordschweden auch im sauren Wasser vorkommen. Lohammar meint deshalb (S. 215), dass „die Wasserpflanzen bzgl. pH weit grössere Toleranz aufweisen, als nach Iversens Beobachtungen zu vermuten wäre“. Weiter sagt er (S. 243): „wenigstens für die höheren Pflanzen scheint ein hoher Gehalt an Humusstoffen in keiner anderen Weise nachteilig zu sein, als der, dass er die Pflanzen vermöge Lichtabsorption hindert, in die Tiefe zu gehen“ Gleichzeitig zeigt sich jedoch, dass Lohammar meint, *Myr. spicatum* sei zusammen mit den *Potamogeton*-Arten *mucronatus*, *lucens* und *pectinatus* bezeichnend für eutrophe Seen. Aus Lohammars Tabelle (Beilage 2) ergibt sich weiter, dass im oberen Norrland von den *Potamogeton*-Arten *P. perfoliatus* bedeutend üblicher ist als *P. natans* mit einem Vorkommen in 52 bzw. 33 von 66 untersuchten Seen. Eine ähnliche Verteilung dieser beiden Arten hat BRAARUD (1932) für Seen im Tröndelag in Norwegen, in denen gleichzeitig *Isoetes lacustre* sehr häufig war, nachgewiesen. Es sollte auch beachtet werden, dass laut Lohammar *Potamogeton praelongus* in gleich vielen Seen in oberem Norrland, nämlich 27, wie *P. alpinus* vorkommt, während die erstere bedeutend ungewöhnlicher in den Kälärne-Seen war. Eigentümlich ist, weiter, dass *Lobelia*, die Lohammar für 11 Seen des oberen Norrland nachgewiesen hat, nur in 4 der Kälärne-Seen früher angetroffen wurde.

Bei seinen umfassenden Untersuchungen über die Flora in Seen Finnlands hat MARISTO (1941), wie Iversen und andere, im Hinblick auf das Vorkommen gewisser für jeden Typ bezeichnender Arten eine Anzahl verschiedener Seetypen aufgestellt. Er ist bei seinen Untersuchungen über die Wasserfarbe, die Transparenz und das pH auch zu der Auffassung gekommen (S. 245) „dass mit steigenden pH Wert des Wassers auch der Makrophytenbestand der Seen zunimmt“. In Gleichheit mit Lohammar meint er doch, dass der Zusammenhang mit dem pH nicht so begrenzt wie es Iversen tut, angesehen werden darf, und er hebt hervor, dass es in erster Linie der parallel zu dem pH verlaufende Aufstieg des Elektrolytgehalts des Wassers ist, der den Ausschlag gibt. KOTILAINEN (1956) erwähnt in Seen des nordl. Finnland pH-Werte zwischen 5,9 und 8,3 zusammen mit dem Vorkommen von *Myriophyllum spicatum* und *verticillatum*, sowie mehr fordernder *Potamogeton*-Arten.

Unter späteren Verfassern, die den Zusammenhang zwischen der Vegetation und Chemie mit dem Nahrungsgehalt der Seen näher diskutiert haben, soll HÄYRÉN (1954) erwähnt werden, der typische eutrophe und oligotrophe Arten zusammenstellt. Zu den ersteren rechnet er *Myr. verticillatum*, *Potam. alpinus*, *obtusifolius*, *praelongus* und *pusillus*, zu den letzteren *Myr. alterniflorum* und *Isoetes lacustre*. *Potam. gramineus* und *Isoetes echinosporum* betrachtet er als Übergangsformen, *Potam. natans* und *perfoliatus* als eurytroph. Er geht jedoch nicht näher auf die pH-Werte ein. *Pot. alpinus*, das also von Häyren als eutroph gerechnet wird, wurde dagegen in den Kälärne

Seen in ungefähr gleichem Umfang in sämtlichen Gruppen festgestellt, relativ am häufigsten in den Seen der Gruppe I. Wahrscheinlich findet diese Art, die ja in ihrem Wachstum grosse Ähnlichkeit mit *P. natans* aufweist, ziemlich günstige Bedingungen selbst in diesen kleinen Seen mit niedrigen pH-Werten. Sie kann in jedem Fall nicht gut zu den mehr fordernden Arten gerechnet werden.

Ohne direkt einen Zusammenhang zwischen pH und dem Vorkommen von verschiedenen Pflanzen zu behaupten, nennt NYGAARD (1955) betr. gewisser dänischer Seen Werte von 5 bis 5,5 in einem typischen *Lobelia-Isoetes*-See, während der pH in einigen *Potamogeton*-Seen ca 8 ist. Er behauptet auch, wie Lohammar, dass die Vegetation in einigen Seen mit braunem Wasser sehr arm ist und nur aus *Utricularia*, *Fontinalis* und *Sphagnum* besteht. Einen sichtlichen Zusammenhang mit dem pH hat SJÖRS (1950) gefunden, als er sich um die Reichhaltigkeit der Moorvegetation handelte. Er spricht von „extreme poor fens“ mit einem pH von 4—5 und „extreme rich fens“ mit einem pH von 7—8,5 sowie Uebergangsformen zwischen ihnen.

Selbst wenn Lohammars eingehenden Untersuchungen über dem Zusammenhang zwischen gewisser *Myriophyllum* und *Potamogeton*-Arten und der chemischen Zusammensetzung des Wassers zeigt, dass dieser nicht so gross ist, wie Iversen und einige andere Forscher angenommen haben, so scheint man doch folgendes konstatieren zu können. *Myr. spicatum* und *M. verticillatum*, sowie *Potam. obtusifolius*, *zosterifolius*, *pusillus* und *praelongus* haben ein bedeutend begrenzteres Vorkommen als *Myr. alterniflorum* sowie *Pot. natans* u.a. Dies gilt sowohl für die von Lohammar untersuchten Seen im oberen Norrland, als auch für die Kälarne-Seen. Dagegen kommen diese Arten bedeutend häufiger in Lohammars Seen in Uppland vor. Dass gleichzeitig der pH und Elektrolytgehalt in den Seen Norrlands und den Kälarne-Seen, im grossen gesehen, niedriger als in Uppland ist, scheint dafür zu sprechen, dass diese Arten in gewissem Umfang von den genannten chemischen Faktoren abhängig sind. Lohammar führt auch an dass man bei diesen und einigen anderen Arten einen deutlichen „Ausschlag nach der salzreichen Seite“ findet (S. 213).

Das Fehlen von *Pot. lucens* und noch mehr *P. perfoliatus*, von welchen letztere von Iversen und Häyrén als weniger fordernd angesehen wird, in dem Kälarne-Seen der Gruppe I sowie das Vorkommen von *Myr. alterniflorum* in nur 3 von diesen 33 Seen stützt die oben genannte Annahme von Nygaard und Lohammar, dass die dunklere Wasserfarbe und die daraus folgenden herabgesetzten Assimilationsmöglichkeiten die Ausbreitung von solchen Langsprosspflanzen in humusreichen Seen erschweren. Auch HANNERZ (1921) hat betreffs die Vegetation in den kleinen Kloten-Seen hervor-

gehoben, dass sie wegen des dunklen Wassers nicht tief geht. Und VALLE (1928) hat bei seinen bodenfaunistischen Untersuchungen in Finnland betont, dass die submerse Vegetation in kleinen Moorseen sehr spärlich ist.

IX. Die Bodenfauna

Die in mehreren der untersuchten Seen genommenen Bodenproben galten sowohl der Litoral- als auch der Profundalfauna. Wo die Grenze zwischen beiden zu ziehen ist, kann freilich zweifelhaft sein. Es sei aber daran erinnert, dass sie, wie besonders BRUNDIN (1949) hervorgehoben hat, bei zunehmendem Humusstandard wegen der sinkenden Durchsichtigkeit des Wassers immer höher und höher hinaus verschoben wird. Die Proben wurden mit dem kleinen Ekman'schen Bodenschöpfer, der eine Fläche von 2,25 dm² deckt, genommen. Meist wurden 4 Proben auf jeder Station genommen. Aus Zeitmangel konnten in jedem See aber nur wenige Stationen ausgewählt werden. Die Siebreste wurden konserviert und im Süßwasserlaboratorium durchgegangen. Nur in einer kleinen Anzahl der Fälle wurden die Proben indessen eingehender, speziell im Hinblick auf die verschiedenen Chironomiden (BRUNDIN 1942, 1949) untersucht. Im übrigen wurde nur die Anzahl der Tiere aus den verschiedenen Gruppen durchgegangen und das Gesamtgewicht derselben angezeichnet. Alle diese Angaben sind in Tabelle 22 aufgenommen und eine Zusammenfassung ist in Tabelle 23 gegeben. Das Material wird für evtl. nähere Untersuchungen im Süßwasserlaboratorium Drottningholm verwahrt.

Schon früher ist erwähnt worden, dass grössere Teile der Seen in Wald und Mooregebieten mit minerogenen oder versumpften Ufern gelegen sind. Die Litoralregion besteht deshalb oft aus Geröll und Stein, bisweilen aus Sand, und in vielen Fällen aus queren Schwingmoorufer. In einigen Seen kommt, wie aus den Tabellen 3 bis 6 hervorgeht, Stein und Geröll oder Sand auch in den Bodensedimenten vor. Meist bestehen die litoralen und profundalen Bodensedimente aber aus gelb-brauner, braun-grüner oder grau-grüner Dygyttja. In den Seen der Gr. I geht die Farbe hauptsächlich in braun, und die Dygyttja oder hier Dy ist oft reich an Grobdetritus. In den Seen der anderen Gruppen bestehen die Bodensedimente sowohl aus Grob- als auch Feindetritusgyttja oder aus Dygyttja. In einigen Seen, z.B. dem L. Täckeltjärn C 169 und dem Ältjärn C 121, kommt eine typische Algengyttja vor, und in 9 Seen sind die Bodensedimente wie bereits erwähnt, stellenweise mehr oder minder kalkhaltig. In gewissen anderen Seen sind sie ein wenig eiseninkrustiert.

Die Tabellen 22 und 23 geben nun mehrere interessante Auskünfte über die Verteilung der Fauna in den verschiedenen Gruppen, sowie deren Reichhaltigkeit und Zusammensetzung. In praktisch sämtlichen Seen dominieren die Chironomiden. Aus Brundins Untersuchungen (1942), die 3 Seen meiner

				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
I	Bodflotjärn D 44	18.8.36	1	9	0,95	10,55	4	5	—	—	—	—	—	—	92	54	—	—		
			4,5	9	0,15	1,66	7	—	—	—	—	—	—	—	2	3	—	—	3	
I	Ilvåstjärn D 33	10.8.36	1	9	3,59	39,88	15	5	1	—	3	—	—	—	193	12	—	—	Fischleer	
			2	9	0,50	5,55	9	5	—	—	2	—	—	—	32	—	5	—	—	
			5	9	0,04	0,44	—	—	—	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II	Åltjärn C 121	26.6.37	0,5	9	0,15	1,66	48	23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
			1,5	18	0,63	3,50	43	110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
II	Bredtjärn D 31	4.8.36	2	4,5	0,70	15,53	10	3	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	2	
			0,5	9	0,23	2,56	44	6	—	—	—	—	—	—	—	41	2	—	—	2
			1,3	18	0,42	2,33	46	—	—	4	—	—	—	—	—	55	—	—	—	1
			2	9	0,31	3,44	75	2	—	—	—	—	—	—	—	130	—	2	—	—
II	Långjärn D 32	3.8.36	0,5	18	0,45	2,50	16	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	8	
			1,5	9	0,18	2,00	36	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	4
			2,2	9	0,04	0,44	32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17
			0,8	9	1,04	11,55	1,070	8	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3
II	Flarken A 152	3.7.37	2	18	0,40	2,22	450	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			2,4	9	0,30	3,33	356	20	—	—	—	—	—	—	10	—	—	—	—	
			2	9	0,39	4,33	53	9	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			3	18	0,18	1,00	95	2	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
II	Skällsjön B 117	23.6.37	3	9	0,11	1,22	25	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			0,3	4,5	0,11	2,44	55	17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			1,5	9	0,44	4,88	7	5	—	—	—	—	—	—	—	11	8	6	—	7
			2,5	9	0,23	2,55	76	4	1	—	—	—	—	—	—	19	9	—	—	—
II	Lillsjön D 67	8.6.37	3	9	0,34	3,77	200	5	—	—	—	—	—	—	39	2	8	—	53	
			1,8	9	3,39	37,66	3	—	—	—	—	—	—	—	—	60	79	—	—	5
			3	18	0,57	3,16	139	—	—	—	—	—	—	—	—	65	—	4	—	16
			3,8	9	0,68	7,55	48	—	—	4	—	—	—	—	—	36	—	—	—	—
II	Bodtjärn D 68	8.8.36	1-2	18	1,65	9,16	37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			3	9	0,03	0,33	24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			4	9	0,18	2,00	129	—	—	—	—	—	—	—	—	18	—	—	—	—
			0,5-1	9	1,22	13,55	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II	Gårdtjärn D 124	21.8.36	3	9	0,89	9,88	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			4	18	0,73	4,05	193	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			0,5-1	9	1,22	13,55	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			3	9	0,18	2,00	129	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II	Gröningstjärn D 115	1.7.37	4	18	0,73	4,05	193	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			0,5-1	9	1,22	13,55	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			3	9	0,89	9,88	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			4	18	0,73	4,05	193	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II	Loktjärn D 79	14.8.36	1	9	0,16	1,77	20	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
			3	9	0,08	0,88	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			4	18	0,88	4,88	159	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
			—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Fischleer

Tabelle 23. Zahl der Seen der Gruppen I—IV, in welchen die untenstehenden Tiere oder Tiergruppen gefunden sind.

Gruppe	Zahl d. unters. Seen	Chironomiden	Ephemeren	Trichopteren	Corethra	Sialis	Odonaten	Pallasea	Gammarus	Asellus	Pisidium	Sphaerium	Valvata	Übrige Molusken	Oligochaeten	Egeln
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
I	11	11	7	8	5	—	4	—	—	1	9	4	7	—	6	—
II	18	18	9	9	4	5	8	4 ²	6	6	17	4	9	5	15	2
III	17	17	13	10	1	7	—	4 ¹	7	7	14	1	6	3	10	8
IV	5	5	2	3	—	—	—	3 ¹	4	1	4	1	2	2	4	?
Sämtl.	51	51	31	30	10	12	12	11	17	15	44	10	24	10	35	10

¹ Eingerechnet 1 Fundort von Nybelin.

² „ 2 Fundorte „ „

Gr. I, 4 der Gr. II und 8 der Gr. III umfassen, geht hervor, dass gewisse Chironomidformen offenbar charakteristisch für verschiedene Gruppen sind. In Gr. I (Brantbergstjärn, Flasktjärn und Ö. Vontjärn) bemerkt man besonders *Sergentia* sowie *Ch. plumosus*- und *bathophilus*-Larven. In dem von mir zur Gr. II gerechneten Ältjärn und Gröningstjärn waren auch *Ch. bathophilus*-, im Gröningstjärn weiter *Ch. plumosus*-Larven allgemein, und im Flarken und Lillsjön D 67 *Eutanytarsus*-Larven besonders zahlreich. Im Flarken kamen sie zusammen mit *Cladotanytarsus*-Larven vor. In den Seen der Gr. III waren vor allem *Tanyptinen* im Litoral und *Stichtochironomus*, bisweilen auch *Ch. bathophilus*-Larven, in der Tiefe vorherrschend. Die Seen der verschiedenen Gruppen wurden also von gewissen speziellen Chironomid-Formen beherrscht, abgesehen von einer Mehrzahl anderer dort vorkommenden Chironomiden. Dass die Chironomiden mehrere Arten und Formen haben, die für Seen mit vor allen verschiedenen O₂-Gehalt charakteristisch sind, wurde ja zuerst von THIENEMANN (1913) bei seinen Eifelmaar-Untersuchungen gezeigt. Als dies später von einer Reihe Forscher bestätigt wurde, hat man aber gefunden, dass auch andere Verhältnisse wie Trophie- und Humus-Standard, Beschaffenheit des Unterlages usw. hier eine grosse Rolle spielen (Vergl. mit and. BRUNDIN 1949 und JÄRNEFELT 1925, 1953 b).

Dasselbe gilt auch für andere in den Kälarne-Seen vorkommenden zur Litoral und Profundalfauna gehörenden Formen. Die Tabelle 23 weist in dieser Hinsicht aus, dass *Ephemeren*-Larven in Seen der Gruppe III häufiger als in denen der übrigen Gruppen vorkommen. Hierbei trifft man Arten der Gattung *Caenis* innerhalb aller Gruppen, aber die grossen *Ephemer*-Larven nur in Seen der Gr. III und IV. *Trichopteren*-Larven kamen, wenn auch nicht

in grösseren Mengen, in mehreren Seen aller Gruppen ebenfalls, vor. Dagegen traf man in vielen Seen, in denen keine lebenden Larven gefunden wurden, oft recht zahlreich leere Häuser. Die Larven und Häuser gehörten hauptsächlich den Gattungen *Limnophilus* und *Leptocerus* an.

Die *Corethra*-Larven waren vor allen für die Seen der Gr. I charakteristisch. Sie wurden hier in etwa 45 % der Seen gefunden, während sie in nur etwa 22 % der Seen der Gr. II und nur in einem See der Gr. III und in letzterem See noch recht selten, gefunden wurden. Ein ganz anderes Vorkommen zeigen die *Sialis*-Larven. Sie fehlten vollständig in Seen der Gr. I, wurden in etwa 28 % der Seen der Gruppe II, aber in 41 % der Gruppe III gefunden. Larven von *Odonaten* verschiedener Gattungen fand man nur in Seen der Gruppen I und II. Das ist natürlich kein Beweis dafür, dass sie nicht auch in den Seen der übrigen Gruppen vorkommen. Vielmehr beruht ihr Fehlen wie auch das von *Sialis* in Gr. IV darauf, dass in diesen Seen nur weniger Litoralproben entnommen wurden.

Unter den Crustaceen fehlt *Gammarus* in den Seen der Gr. I völlig und *Asellus* wurde nur in einem See dieser Gruppe gefunden. Beide Formen kommen dagegen recht allgemein in den Seen der übrigen Gruppen vor. Gleichzeitig hat man in verschiedenen Seen der Gruppen II bis IV zusammen mit *Gammarus* auch *Pallasea* getroffen und das in Seen, die verschiedenen Wassergebieten angehörten. Arten der Gattungen *Pisidium*, *Sphaerium*, *Valvata*, *Planorbis* und *Limnea* kommen in mehreren Seen vor, insbesondere *Pisidium*, und ohne scheinbare Vorliebe für die verschiedenen Gruppen. Sie sind aber in den Seen der Gruppe I nicht so allgemein, und ihre Mänge ist in ihnen auch oft geringer als in denen der übrigen Gruppen. Hirudineen wurden nicht in Seen der Gr. I gefunden, und sie traten häufiger in der Gr. III als in der Gr. II auf.

Die offenbare Vorliebe der Tiere für gewisse Seentypen stimmt im grossen und ganzen mit den Resultaten überein, die VALLE (1927, 1936) in finnischen Seen ähnlichen Typs erhalten hat. Er behauptet so, dass *Asellus* und *Ephemera* in typischen dystrophen Seen selten sind oder ganz fehlen. *Sialis* dagegen kann sich nach seiner Ansicht in reinen Dyseen wohlfühlen. Auch JÄRNEFELT (1953 b) sagt dass die Seen mit *Ephemera* und *Sialis* hauptsächlich Moränen-Seen sind. DUNN (1954) hat bei Untersuchungen in dänischen Seen *Sialis* in Seen von dystrophen Charakter, aber auch in rein eutrophen Seen angetroffen. Im übrigen weist er *Chironomus batophilus* und *Corethra* für Seentypen aller Art aus, während die meisten der in den übrigen Seen vorkommenden Formen in dem meist ausgeprägten dystrophen Silkeborg-Mörk-Sö völlig fehlen. Letzterer befindet sich fast im Übergang zum „a sphagnum swamp“.

Von besonderem Interesse ist das Vorkommen der häufig als Eiszeitrelikt betrachteten *Pallasea*. Ihr Auftreten in mehreren Seen des Kälärne-Gebiets hat bereits NYBELIN (1944) beschrieben. Er meint, dass diese Form während

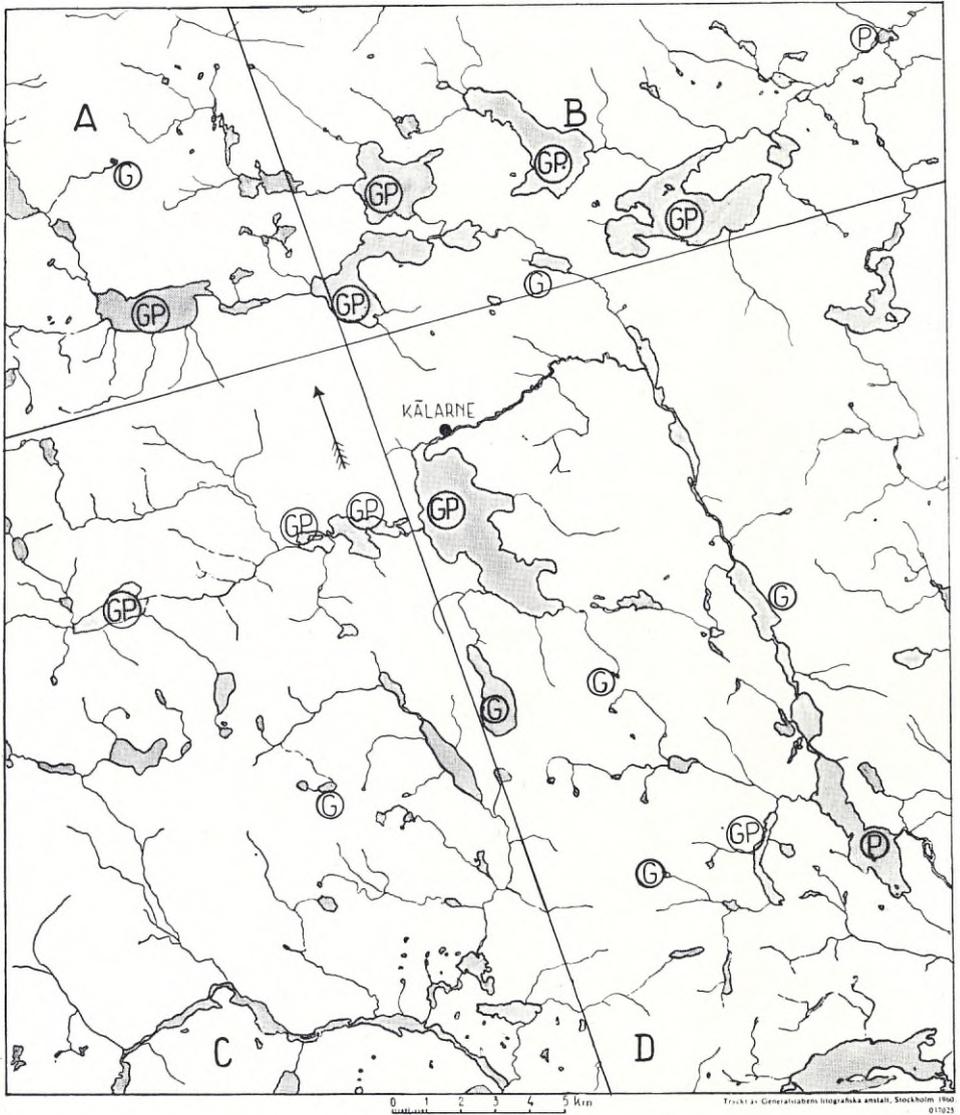


Fig. 34. Die Lage der Seen mit den Fundorten für *Gammarus* (G) und *Pallasea* (P).

der 1930-er Jahre aus den Teilen des Gimån, in denen sie sich früher befunden hat, in diese über der höchsten Küstenlinie belegenen Seen der obersten Beiarme des Gimån und wahrscheinlich auch bis zum Singsån eingedrungen ist. Da es von Interesse sein kann, die Seen, wo *Pallasea* gefunden ist, zu kennen, wurden die Fundorte sowohl dieser Art als auch von *Gammarus* auf Fig. 34 eingelegt. NYBELIN hebt weiter hervor, dass sie sich in den Kälmarne-Seen, besonders in der Litoralregion gehalten hat. Aus Tabelle 22

geht hervor, dass sie sowohl dort wie im oberen Profundal bis hinab zu 8 bis 11 m Tiefe angetroffen wurde. Auf den tiefer gelegenen Stationen wurde sie dagegen nicht mehr getroffen. In anderen Seen tritt *Pallasea* wie bekannt besonders im tieferen Litoral und im eigentlichen Profundal auf. EKMAN (1915) sagt dass sie im Vättern in einer Tiefe von 10—30 m unter den dort vorkommenden *Chara*-Wiesen am häufigsten ist. Und VALLE, der sie eingehend in einigen finnischen Seen (1936) studiert hat, giebt auch an, dass sie hauptsächlich in einer Tiefe von 15 bis 20 m vorkommen und dass nur jüngere Exemplare etwas höher bis hinauf zu 10 m Tiefe angetroffen würden. Laut JÄRNEFELT (l.c.) liegt die obere Grenze des Vorkommens dieser Art in einer Tiefe von etwa 4 m. Es scheint also dass *Pallasea* in den Kälarne-Seen mehr an den Ufern gebunden ist, und es ist möglich, dass ihr rein aktives Vordringen zu neuen Teilen des ursprünglichen Verbreitungsgebietes im Zusammenhang mit diese geänderten Gewohnheiten steht.

Wenn man die verschiedenen Seen betrachtet (Tabelle 22) findet man, dass das Vorkommen der Tiergruppen ausserordentlich schwankt. Einzelne Seen, doch nicht in der Gr. I, weisen gleichzeitig eine reiche Fauna der meisten Gruppen auf. Das gilt z.B. für den Bodtjärn D 68 der Gr. II, (*Chironomiden*, *Pisidium*, *Sphaerium* und *Valvata*) für den Lillsjön, D 67, ebenfalls der Gr. II (*Chironomiden*, *Ephemeriden*, *Pisidium* und *Oligochaeten*), für den Gastsjön der Gr. II (*Chironomiden*, *Asellus*, *Pallasea* und *Pisidium*) sowie für den Hemsjön der Gr. III (*Chironomiden*, *Ephemeriden* und *Pisidium*). Auf den ergiebigsten Stationen dieser Seen erhielt man ungefähr je 1.600, 3.300, 1.830 und 810 Tiere pro m² mit einem entsprechenden Gewicht von je ca. 38, 4, 35 und 19 gr. Die Ursache für das geringe Gewicht für den Lillsjön bestand darin dass die *Chironomiden* dort in sehr kleinen, in den anderen Seen aber in grösseren Formen auftraten. In anderen Seen sind gewisse Tiergruppen recht zahlreich, andere dagegen sehr spärlich vertreten. So waren im Barntjärn und im Brantbergstjärn der Gr. I und im Flarken der Gr. II *Chironomiden* besonders zahlreich vertreten, während *Pisidium* völlig fehlte oder höchst spärlich vorkam. Die Anzahl der Tiere war indessen hier auf verschiedenen Stationen sehr gross, nämlich jeweils ca 8.600, 1.800 und 12.700 pro m² mit einem entsprechenden Gewicht von jeweils ungefähr 47,1, 6,4, und 11,6 gr. Im Abborrtjärn I, Bodflotjärn und Ilvåstjärn, die alle zur Gruppe I zählen, waren die *Chironomiden* sehr spärlich, aber *Pisidium* oder *Sphaerium*, im Ilvåstjärn beide Arten zusammen, reichlich vertreten. Im Abborrtjärn 2, Gr. II waren die *Chironomiden* auch recht spärlich, dagegen *Valvata* und noch mehr die *Oligochaeten* allgemein vertreten. In Seen der Gr. III waren Chironomiden in den meisten Fällen gewöhnlich. Das war dagegen nicht der Fall u.a. im Abborrtjärn D 77, Bodsjön D 82, Hågsjön A 151 und Svartsjön D 120. Ueberhaupt war die Fauna in diesen letzteren Seen ziemlich arm. In Åltjärn der Gr. II fehlte *Pisidium* fast ganz, während die *Ephemeriden* (*Caenis*) sehr zahlreich, auf einer Station bis

hinauf zu 610 Exemplaren per m² vorkamen. Im Gårdtjärn, der auch zu der Gr. II gehört, dominierte *Asellus* mit ca. 1.350 Exemplaren per m². Auch im Singsjön trat *Asellus* mit ca. 530 Exemplaren per m² zahlreich auf. Hier kam weiter *Gammarus* ziemlich reichlich vor. Diese beiden Formen tragen im hohen Grad zu dem im Litoral des Singsjön gefundenen aussergewöhnlich hohen Gewicht von 59 gr. pro m² bei.

Aber auch in verschiedenen anderen, als den jetzt genannten Seen wurden, in jedem Fall auf gewissen Stationen, ziemlich hohe Gewichte erreicht. Werte von 20 bis 30 gr. pro m² und ein oder mehreren tausend Tiere auf der gleichen Oberfläche sind, wie Tabelle 22 zeigt, nicht ungewöhnlich. Manchmal erhält man auch ziemlich hohe Gewichte bei einer relativ geringen Zahl von Tieren. Es handelt sich da in der Regel um grosse Larven von *Chironomus plumosus* und *bathophilus*. Abgesehen von den *Chironomiden* trägt das reichliche Vorhandensein von Mollusken zu den hohen Gewichten im Bodflotjärn und Ilvåstjärn bei. Im Ältjärn C 121, Flarken A 152 und Hemsjön B 89 tragen die *Ephemeriden*, im Grönningtjärn C 115 *Gammarus*, im Gårdtjärn D 124 *Asellus* und im Ö. Vontjärn D 73 *Corethra* hierzu bei.

Sehr geringe Gewichte weisen wiederum der Mörtsjötjärn der Gr. I, der Abborrtjärn D 77, der Bodsjön D 82, der Hågsjön A 151 und der Högtjärn D 36 in Gr. III sowie mit Ausnahme des Vallsjön die übrigen Seen der Gr. IV auf. Letzteres beruht aber wahrscheinlich darauf, dass in einigen von diesen Seen keine Probe in kleinerer Tiefe als 6 m genommen wurde. Die Anzahl der Tiere in den Proben aus grösserer Tiefe ist nämlich hier gewöhnlich recht gering. Oft erreicht das Gewicht nur ein oder mehrere gr. höchstens einige 10 gr. per m².

Das hier angeführte zeigt, dass die Reichhaltigkeit der Bodenfauna in der Seen aller Gruppen in sehr hohem Grade wechselt. Das ist ja auch in vielen früheren Arbeiten, in denen auch der Wechsel in verschiedenen Jahreszeiten nachgewiesen wurde (ALM 1920, 1922, ALSTERBERG 1924, 1935, LUNDBECK 1926, ALMSTEDT 1938, BRUNDIN 1949, LENZ 1953, THIENEMANN 1950, u.a.) hervorgehoben worden. In vorliegenden Fall ist jedoch besonders interessant, dass obgleich die Probeentnahmen zu ungefähr der gleichen Zeit geschahen, der Wechsel in Seen der gleichen Gruppe, wo ja Humusstandard und pH-Werte im grossen gesehen gleich sind, so gross ist. Es ist deshalb von Interesse nachzuforschen, welche Faktoren hier die grösste Rolle gespielt haben. Allgemein pflegen in der Literatur die O₂-Verhältnisse und der Trophiestandard als solche bezeichnet zu werden. Was letzteren betrifft, so ist schon einleitungsweise gesagt worden, dass sämtliche Seen als oligotroph angesehen werden müssen, selbst wenn wie im Kapitel „Plankton“ gesagt wird, gewisse von der Seen möglicherweise einen schwachen Zug zur Eutrophie aufweisen. Da indessen die Bodenfauna in diesen Seen nicht besonders reich, in gewissen Fällen vielmehr recht arm war, dürfte man bis auf weiteres von dem Trophiefaktor absehen können.

Wir wollen deshalb untersuchen, wie sich die O_2 -Verhältnisse in den Kälarne-Seen mit reicherer oder ärmerer Bodenfauna gestalten. Ein Vergleich zwischen dem Figuren 11 bis 32 einerseits und der Tabelle 22 andererseits zeigt, dass ein gewisser Zusammenhang bezüglich die Fauna im Profundal und den O_2 -Werten des Sommers besteht. Im grossen und ganzen weisen alle Seen mit hohen Gewichtungsziffern und sehr häufig auch mit einer grösseren Zahl von Tieren orthograde oder langsam und erst in etwa 2 bis 3 m Tiefe sinkende klinograde O_2 -Kurven auf. Seen mit spärlicher Fauna oder im Profundal ganz ohne solche haben meist klinograde und schon in geringer Tiefe sehr stark sinkende O_2 -Kurven. In mehreren Seen tritt im unteren Hypolimnion totaler O_2 -Mangel auf. Einige Seen sind ja auch von mehr oder weniger meromiktischen Typ. Als Beispiel für O_2 -arme Seen, in denen die Tierzahl äusserst gering war, oder Tiere auf den Stationen im Profundal ganz fehlten, können der Abborrtjärn 3 D 123 (Figur 14) und der Abborrtjärn 1, D 126 (Figur 16), der Bodflotjärn D 44 (Figur 15), der Ilvåstjärn D 33 (Figur 15), der Skimsåstjärn D 45 (Figur 21), der Abborrtjärn 2 D 125 (Figur 23), und der Abborrtjärn D 77 (Figur 25) genannt werden.

Von der Tatsache, dass Seen ohne oder mit nur geringem O_2 -Defizit im Hypolimnion eine reiche und Seen mit starkem O_2 -Defizit eine spärliche Bodenfauna oder überhaupt keinen Tierbestand aufweisen, gibt es indessen einige auffallende Ausnahmen. Die Seen Långtjärn D 32 (Figur 17) und Mörtsjön D 34 (Figur 20) der Gr. II, sowie Krångtjärn D 78 (Figur 24) der Gr. III haben nämlich rein orthograde oder nur langsam sinkende O_2 -Kurven, wie etwa die erstgenannten Seen mit reicherer Bodenfauna. Dagegen haben sie eine sehr geringe Profundalfauna. In diesen Fällen können deshalb ungünstige O_2 -Verhältnisse nicht die Ursache für die spärliche Fauna sein. Man kann möglicherweise auch an eine stärkere Siderotrophie in diesen Seen denken. Aus Tabelle 14 geht zwar hervor, dass der Eisengehalt im See Långtjärn auffallend hoch ist, aber das Gleiche gilt für den nahe gelegenen Bredtjärn D 31, der auch im Sommer orthograde O_2 -Kurven aber ziemlich reicher Bodenfauna aufweist. Da man die vorkommenden *Chironomiden*-Arten in diesen Seen aber nicht kennt, ist es leider nicht möglich, diese Verschiedenheit in der Reichhaltigkeit der Fauna in zwei nahegelegenen und im übrigen gleichartigen Seen zu erklären.

Wenn man auf die O_2 -Kurven während des Winters schaut, und sie mit der Bodenfauna vergleicht, findet man trotz einer dann oft sehr grossen Verminderung des O_2 -Gehalts in der ganzen Wassermasse, der sich in mehreren Fällen bis zum absoluten O_2 -Mangel steigert, während des Sommers auf gewissen Stationen eine oft reichliche Fauna. Als Beispiel hierfür können mehrere Seen innerhalb der Gruppe I angeführt werden. Im Barntjärn B 118 (Figur 11) und Ö. Vontjärn D 73 (Figur 12) mit fast vollständigem O_2 -Mangel während des April 1941 fand man so im Sommer in 2 und 3 m Tiefe *Chironomiden* und im Vontjärn auch ziemlich reichlich *Pisidium*. Im Mört-

sjötjärn D 30 trat bei vollständigem O₂-Mangel im März 1941 (Figur 11) im Sommer eine sehr reiche *Pisidium*-fauna auf und auch *Chironomiden* waren recht gewöhnlich vertreten. Gleicherweise war *Pisidium* besonders allgemein im Lugnsjötjärn D 127 in 1 m Tiefe, in dem sich im März 1938 (Figur 12) nur eine Spur von O₂ in der obersten Wasserschicht fand.

Auch in einem Teil der Seen innerhalb der Gr. II herrschen gleiche Verhältnisse. Im Bredtjärn D 31 und Långtjärn D 32 mit im Sommer reichlichen *Chironomiden*- und *Pisidium*-Vorkommen in 2 m Tiefe, herrschte am 9. März 1941 im ersteren Falle völliger O₂-Mangel in der ganzen Wassermasse und fand sich im letzteren Falle nur ein Minimum von O₂ in einer Tiefe von 1 m, aber totaler Mangel in einer Tiefe von 2 m (Figur 17). Im Lillsjön D 67 fand man im Sommer in 3 m Tiefe zahlreiche *Chironomiden* und am 1. April 1941 herrschte totaler O₂-Mangel in einer Tiefe von 2,5 m (Figur 18). Ähnliches gilt für den Gårdtjärn D 124 und den Stockbergjärn A 106 mit reichlichem Vorkommen von Tieren in einer Tiefe von 4 und 4 bis 5 m, aber vollständigen O₂ Mangel in einer Tiefe von 2 m im Januar 1955 bzw. 6. April 1941 (Figur 18 und 20). Im Grönningstjärn D 115 mit seinem grossen Reichtum an *Gammarus* im Litoral sowie *Chironomiden* in 4 m Tiefe fand man am 8. April 1941 nur eine Spur von O₂ in 2 m Tiefe (Figur 18).

Der angestellte Vergleich hinkt in mehreren Fällen insofern als die Bodenproben alle den Sommer in dem der Sauerstoffgehalt höher als bei den Winterproben war betreffen. Nun haben ja viele Bodentiere, wie mehrere Forscher (WESENBERG—LUND 1912, PAULY 1917, ALM 1922, LUNDBECK 1926, LANG 1931, BERG 1938, PUKE 1949 a und STUBE 1958) gezeigt haben, die Möglichkeit manchmal ganz weite Wanderungen zu machen. Sie begeben sich jedoch meistens während des Winters, somit in der kritischsten Periode, in tiefere Wasserschichten. Möglich ist aber, dass sie auch durch Wanderungen in anderen Richtungen die O₂-ärmsten Gegenden vermeiden können. Besonders eigentümlich ist es indessen, dass die beiden Seen Grästjärn Gr. I und Loktjärn Gr. II die bei der O₂-Proben im Sommer ganz negative Werte im Hypolimnion aufwiesen, gleichzeitig eine ziemlich reiche Fauna an *Chironomiden* zeigten. Einen interessanten Fall bietet besonders der Loktjärn mit einer starken Vermehrung der Zahl der *Chironomiden* gegen die Tiefe zu und mit ca. 885 Tieren pro m² in 4 m Tiefe, während sich gleichzeitig am 14. August 1936 nur ein Minimum an O₂ in 3,5 m Tiefe fand und darunter totaler Mangel herrschte (Figur 19). Da die Wasser- und Bodenproben nicht an absolut denselben Plätzen genommen werden konnten, ist es indessen möglich, dass die O₂-Verhältnisse auf den Bodenprobestationen etwas günstiger waren.

Alles zeigt indessen, dass gewisse Arten, speziell *Chironomiden*, aber auch *Pisidium* und *Corethra*, starke Senkungen im O₂ bis zur Nähe von dessen absoluten Defizit aushalten. Sie sind also in höchstem Masse euryoxybiont.

Das hat ja früher vor allen THIENEMANN (1918, 1950) sowie GROTE (1934), ALSTERBERG (1935), u. And. betont. Ich habe es aber als wünschenswert angesehen, es nochmals durch die hier angeführten Fälle mit Beispielen zu belegen. Andererseits geht aus dem oben gesagtem hervor, dass die Bodenfauna in Seen ein und derselben Gruppe, aber mit günstigeren O₂-Verhältnissen, gewöhnlich und besonders im Profundal, reicher als in Seen mit stark gesenktem O₂-Gehalt ist.

Ein anderer Umstand, der auf die Reichhaltigkeit besonders der Litoralfauna einwirken kann, ist die Verbreitung und Zusammensetzung der Vegetation. Frühere Verfasser, unter denen besonders LUNDBECK (1926), BERG (1938), BRUNDIN (1949) und STUBE (1958) genannt werden können, haben gezeigt, dass die Bodenfauna besonders reich in den *Chara*-Wiesen war, und das besonders der von Macrophyten freie Sandboden eine ärmere Bodenfauna besass. Ein Vergleich der Tabellen 20 und 22 zeigt indessen, dass es recht schwer ist, für die Kälarne-Seen einen allgemein gültigen Zusammenhang zwischen reicher und armer Vegetation und der Reichhaltigkeit und Zusammensetzung der Litoralfauna zu finden. Gewiss zeigen, im grossen gesehen, Seen mit sehr reicher Vegetation auch eine reiche Litoralfauna mit besonders *Chironomiden*. Als Beispiel hierfür können der Barntjärn B 118, der Tormyrtjärn D 35, der Ältjärn C 121 und der Singsjön B 124 angeführt werden. Aber mehrere Seen mit reicher Vegetation z.B. der Bredtjärn D 31, der Långtjärn D 32, der Lillsjön B 126, haben nur eine mittelmässige oder arme und der sehr pflanzenreiche Bodsjön D 82 eine äusserst spärliche Litoralfauna. Auf der anderen Seite weisen mehrere Seen mit karger oder nur mittelmässig ausgebildeter Vegetation, wie der Flarken A 152, der Bodtjärn D 68, der Grönningstjärn D 115, der Gastsjön C 66, der Bjusjön D 76 und der Vallsjön D 29 eine reiche Fauna, in der besonders *Chironomiden*, aber auch *Ephemeren* und andere Formen vorkommen, auf. Ein besonders vegetationsarmer See mit sehr reicher Litoralfauna ist der Ilvåstjärn D 33. Aber hier dominieren *Pisidium* und *Sphaerium*, die ja beide von der Vegetation unabhängig sind. Gleiches gilt für die Abborrtjärn 1 und 3. Der vegetationsarme Ö. Rörtjärn C 158 hat eine reiche Litoralfauna, in der auch *Chironomiden* ziemlich üblich sind. Wahrscheinlich handelt es sich hier freilich teilweise um andere Arten als in den vegetationsreichen Seen. Es muss ferner hervorgehoben werden, dass die meisten Seen mit reicher Litoralfauna auch eine sehr oder wenigstens ziemlich reiche Profundalfauna aufweisen.

Es scheint auch denkbar, dass sich in fischleren Seen eine reichere Bodenfauna als in Seen mit Fischbestand, der sich von dieser Fauna nährt, entwickelt. Dass ein solcher Zusammenhang besteht hat H. NORDQVIST (1929) bei der Behandlung von Fischzucht in Teichen bewiesen, und OLSTAD (1925) sowie LUNDBECK (1926), BALL und HAYNE (1952) und REIMERS (1958) haben dasselbe für natürliche Seen gezeigt. Wie in Kapitel XI gezeigt werden soll, waren von den in Tabelle 22 aufgenommenen Seen 5 in Gr. I, und 3 in Gr. II

von Anfang an fischleer. Sie sind in der Tabelle besonders bezeichnet worden. Deutlich ist, dass mehrere von diesen Seen sehr hohe Ziffern für sowohl Gewicht als Anzahl aufweisen. Aber gleich hohe Werte findet man auch in anderen Seen. Andererseits trifft man Stationen mit Gewichten von wenigstens ca. 10 gr/m^2 in 6 von den 8 fischleeren Seen, aber unter den übrigen nur in 2 von 6 Seen der Gr. I, in 3 von 15 Seen der Gr. II und in 2 von 22 Seen der Gr. III und IV. Selbst wenn die Variationen in der Reichhaltigkeit der Fauna, wie Tabelle 22 zeigt, sehr gross sind, deuten doch die nun angeführten Angaben darauf hin, dass ein Mangel an Fisch das Aufkommen einer reicheren Fauna möglich macht. Diese Annahme findet auch in dem bekannten und später gezeigten Verhältnissen eine Stütze, dass der Zuwachs von in fischleeren Seen neu ausgesetzten Fischen auf Grund von reichlicher Nahrung in den ersten Jahren sehr hoch ist.

Was hier betreffend der Zusammenhang der Bodenfauna mit O_2 -Gehalt und Vegetation angeführt ist, zeigt, dass selbst wenn hier ein gewisser Zusammenhang vorliegt, auch andere Faktoren eine Rolle spielen müssen. Besonders für die Litoralfauna ist natürlich die Beschaffenheit des Ufers von Bedeutung. Wenn dieser aus festerem Material besteht, kann es auch seinen Prägel auf die Bodensedimente setzen, die deshalb in Seen innerhalb der gleichen Gruppe sehr wechseln können. Wahrscheinlich findet man darin in mehreren Fällen eine Erklärung sowohl für die wechselnde Reichhaltigkeit der Bodenfauna als auch für ihre Zusammensetzung. Es ist indessen nicht möglich, auf Grund des vorliegenden Materials, besonders im Hinblick auf die wenigen Stationen, die auf jeden See entfallen, solche Vergleiche zu ziehen.

Trotz der wenigen Bodenstationen in jedem See, ist es betreffend der Kälarne-Seen von Interesse, einen Vergleich zwischen der Reichhaltigkeit der Fauna in den verschiedenen Gruppen und in Seen in anderen Gegenden zu ziehen. Statt das Mittelgewicht für jeden See zu berechnen, habe ich den Mittelwert für das Gewicht per m^2 in sämtlichen Seen innerhalb jeder Gruppe, und zwar aufgeteilt auf Litoral- und Profundalfauna, berechnet. Diese im Hinblick auf die grossen Variationen für verschiedene Seen in derselben Gruppe natürlich sehr summarischen Werte dürften ein gewisses Bild von der Bedeutung der Bodenfauna in diesen Seen geben können. Die Grenze zwischen den Stationen für das Litoral- und für das Profundal sind für Gr. I bei mehr als 2,0 m, für Gr. II bei mehr als 2,5 m, für Gr. III bei mehr als 4,0 m und für Gr. IV bei mehr als 5,0 m angesetzt worden.

BRUNDIN hat bei seinen umfassenden Untersuchungen über die Bodenfauna in schwedischen Seen (1949) gezeigt, dass die früheren und auch für die Kälarne-Seen angewandte Methode für sowohl die Probeentnahme als auch für den Durchgang des Sichtrestes mit sich geführt hat, dass die gefundenen Werte zu niedrig sind. Ein Teil der kleinsten Tiere werden nämlich nicht miterfasst. Da dies indess auf das Gewicht nicht besonders ein-

Tabelle 24. Gewicht der Bodentiere im Litoral und Profundal als Durchschnitt für die Stationen der Seen in den Gruppen I—IV.

Gruppe	Litoral		Profundal	
	Zahl der Stationen	Gewicht in gr pro m ²	Zahl der Stationen	Gewicht in gr pro m ²
I	16	11,32	17	2,59
II	29	5,67	28	4,77
III	27	5,07	34	2,83
IV	5	2,28	16	0,59

wirkt, scheint ein Vergleich mit den für die Kälärne-Seen gefundenen Werte verantwortlich.

Aus Tabelle 24, die das Ergebnis einer solchen Berechnung zeigt, geht hervor, dass wie in anderen Seen, so auch hier, das Gewicht im Litoral höher als im Profundal ist. Bezüglich des Litoral ist weiter auffallend, dass die Ziffer für Seen innerhalb der Gr. I viel grösser als die der übrigen Gruppen ist. Da sich indess gerade in dieser Gruppe 5 von den fischleeren Seen mit teilweise sehr hohen Gewichten befinden, kann dies eine der Ursachen für das hier so hohe Mittelgewicht sein. Wenn eine Aufteilung nach den fischleeren und den übrigen Seen geschieht, so bleibt nämlich für das Litoral ein Mittelgewicht von für 5 Stationen in ersterem Falle 16,69 gr. und im letzteren Falle von nur 5,95 gr. per m², was also einen recht bedeutenden Unterschied ausmacht. Das geringe Gewicht im Litoral für Seen in der Gr. IV beruht vielleicht auf dem hier sehr spärlichen und dafür nicht repräsentativen Material. Für das Profundal zeigen die Seen innerhalb von Gr. II und III die höchsten Ziffern. Auch hier liegt Gr. IV aber ungewöhnlich tief.

Ein Umstand, der weiter Aufmerksamkeit verlangt, ist der, dass die Gewichtsziffern für die Bodenfauna im Litoral für Seen innerhalb der Gr. I bis III, wenn man die fischleeren Seen der Gr. I ausnimmt, ziemlich gleich sind. Die Litoralfauna in den stark polyhumosen Seen der Gr. I und in den meso- bis oligohumosen Seen der Gr. III, sowie in den Uebergangseen der Gr. II dürfte somit ungefähr gleich reich entwickelt sein. Für die Bodenfauna in oligotrophen Seen Smålands meint LANG (1931), dass diese in oligohumosen Seen ärmer als in den polyhumosen Seen sei und zwar deshalb, weil die Humusstoffe Nahrungsquelle für die Bodenfauna sind. BRUNDIN, der (1942, 1949) ein gegensätzliches Verhältnis gefunden hat, meint, dass Langs Aussage darauf beruht, dass seine polyhumosen Seen sehr seicht sind, sowie dass litorigene Sedimente auch im Profundal eine hervortretende Rolle spielen und darum die Nahrungsmenge dort erhöhen.

Die Gewichtsziffern der von Brundin eingehender untersuchten Seen in Småland betragen für die Litoralfauna (S. 423) 4,3 bis 27,6 gr. per m², sind also beträchtlich höher als für die Kälärne-Seen. Hierbei weisen jedoch die

Minimalwerte keine besondere Tendenz zur Erhöhung oder Herabsetzung im Zusammenhang mit dem Humusstandard auf. Die Maximalwerte sind die gleichen, 14,8 bzw. 14,7 für den mesohumosen See Stråken und den mässig polyhumosen See Skårhultsjön. BRUNDINS Gewichtsziffern für die Profundalfauna (S. 421) sind, wenn man *Corethra* mitrechnet, was die Minimalwerte anbelangt, sinkend (2,4 bis 0,7 gr) mit steigender Humosität während die Maximalwerte mit 5,0 und 7,3 gr für die soeben genannten Seen und 6,5 gr. für den stark polyhumosen See Grimsgöl eher eine Steigerung bedeuten.

Was das Gewicht angeht, scheint deshalb nicht so deutlich, dass der Bestand an Bodentieren in den oligohumosen Seen grösser als in den polyhumosen ist. Selbst wenn gewisse Untersuchungen von JÄRNEFELT (1925, 1932) und VALLE (l.c.) in finnischen Seen die Auffassung Brundins zu unterstützen scheinen, so zeigen die Gewichtsziffern für die Kälarne-Seen doch, dass die Fauna dort in den polyhumosen Seen oft ebenso reich und möglicherweise sogar reicher ausgebildet ist, als in den harmonisch oligotrophen Seen. Diese Frage ebenso wie die, ob und in welcher Ausdehnung die in den polyhumosen Seen vorkommenden Humusstoffe eine Nahrung für die Bodenfauna ausmachen können (vergl. S. 111 betreffend des Planktons) müssen bis auf weiteres als ungelöst angesehen werden.

Was die früheren für Skandinavien vorliegenden Untersuchungen über die Bodenfauna betrifft, so kann als Vergleich mit dem eben referierten Ziffern genannt werden, dass für schwedische Seen die höchsten Faunazifferwerte per m² im Durchschnitt betragen: 24,6 gr. im Barnarpsjön (ALM 1921), 19,2 gr. im Lövsjön (ALMSTEDT 1938), 11,6 gr. im See Boren (ROSÉN 1915) und 9,43 gr. im See Havgårdsjön (ALM 1920 b). Sämtliche genannte Seen haben einen echten eutrophen Charakter. Für die meisten vom Verfasser früher untersuchten schwedischen Seen (ALM 1922, 1927) wurden oft Gewichte von nur einigen Gramm per m² (für den Mälaren Maximum 7,0 gr.) oder viel weniger gefunden. EKMAN (1915) hat für den See Vättern, LANG (1931) für Seen in Småland, PUKE (1950 a) für den Mälaren und STUBE (1958) für den Borgasjön in Nordschweden nur die Zahl der Tiere angegeben. Für mehrere kleinere Seen in Sörmland hat aber ALMSTEDT (1938) auch Gewichte genommen und sehr verschiedene Werte, hauptsächlich um 1 gr. per m² variierend, gefunden.

In Norwegen haben DAHL (1917) und OLTAD (1925) in ziemlich hoch gelegenen Seen (etwa 1.000 m ü.d.M.) Gewichte zwischen 0,9 und 9,0, ausnahmsweise sogar 18,4 gr., gefunden. Von Dänemark erhält man die höchsten gefundenen Gewichtsziffern, nämlich vom Esrom-See (BERG 1938), reichlich vorkommenden *Dreissensia* mitrechnet, ein Mittelgewicht von 1.800 gr., und ohne dieselben von 39 gr. Für gewisse Stationen ist sogar das phantastische Gewicht von 11.480 gr. mit *Dreissensia*, und von 57 gr. ohne dieselbe gemessen worden. In Finnland wurden bei den Untersuchungen

von Järnefelt und Valle überall recht niedrige Werte gefunden. Schliesslich sollen die umfassenden Untersuchungen von LUNDBECK (1926, 1936) in den norddeutschen- und den Alpenseen genannt werden, in denen Gewichte von 3,4 bis 317,2 und von 3,0 bis 37,0 gr. gefunden sind. Selbst wenn man von den im ersteren Fall reichlich vorkommenden Mollusken absieht, ist man doch zu so hohen Mittelwerten wie 27,2 gr. per m² gekommen.

X. Das Plankton

Das Zooplankton der in vielen Kälarne-Seen genommenen Planktonproben ist, wie bereits erwähnt, von Dr. BERZINS, Aneboda, bestimmt worden. Dr. Berzins wird auch die mehr ins einzelne gehenden Ergebnisse dieser Untersuchung veröffentlichen. Was das Phytoplankton betrifft, so wurden besonders repräsentative Proben wegen des verhältnismässig groben Siebtuches der angewandten Planktonnetze nicht erzielt. Im Zusammenhang mit gewissen Untersuchungen im Süswasserlaboratorium in Drottningholm wurden indess solche Fälle aufgezeichnet, in denen gewisse Phytoplanktonformen verhältnismässig allgemein vorkamen. Dies gilt jedoch nur für jeveils 6, 9, 6 und 4 Seen der Gruppen I—IV.

Die Tabelle 25 enthält die gewöhnlicheren Phytoplanktonformen. Aus ihr geht hervor, dass die Diatomaceen *Melosira* und *Tabellaria* ziemlich allgemein in sämtlichen Gruppen vorkommen, während *Fragilaria* oft reichlicher in den Gruppen I und II vorkommt. Dagegen war *Asterionella* in den Gruppen III—IV häufiger vertreten. Dasselbe gilt für die Schizophyceten, von welchen die Gattungen *Anabaena* und *Microcystis* in sämtlichen Seen dieser Gruppen gefunden wurden. In den Seen der Gruppe I wurden sie nicht und in denen der Gruppe II nur in drei von den grösseren und tieferen Seen gefunden. Obgleich selten in grösserer Menge auftretend waren ferner die Gattungen *Dinobryon* und *Ceratium* in den meisten Seen vertreten.

Das Auftreten der genannten Schizophyceen deutet möglicherweise einen gewissen Grad von Eutrophie an. THUNMARK aber (1945) bezeichnet die Arten *Anab. flos aquae* und *Micr. flos aquae* als typisch für oligotrophe Seen. Wenn eine gewisse Eutrophie vorliegen sollte, hängt diese offenbar mit der Lage dieser Seen zusammen. Fast alle haben teilweise in Kultur befindliche Umgebungen. Nur bei vier Seen ist das nicht der Fall. Zwei der letzteren, Mörtsjön D 34 und Ö. Rörtjärn C 158 gehören allerdings zu den kalkhaltigen Seen. Nur Svarttjärn C 120 und Harsjön D 128 scheinen keine speziellen Voraussetzungen für ein mehr eutrophes Plankton zu bieten. Trotz des Vorkommens der jetzt genannten Planktonformen konnte eine irgendwie ausgeprägte Vegetationsfärbung nicht nachgewiesen werden. Eine schwache Trübung des Wassers, vielleicht durch die obengenannten Diatomaceen verursacht, war indessen in einzelnen Fällen beobachtet.

Tabelle 25. Seen mit allgemeinen Auftreten einiger wichtigen Phytoplanktonformen.

Gruppe	See	Anabaena u. and. Schizophyceen	Melosira	Fragilaria	Tabellaria	Asterionella
I	Mörtsjötjärn D 30	—	×	×	×	—
	Grästjärn D 69	—	×	—	—	—
	Lugnsjötjärn D 127	—	×	×	×	—
	Abborrtjärn 1 D 126	—	×	—	—	—
	„ 2 D 123	—	×	×	×	—
Ilvästjärn D 33	—	×	—	—	—	
II	Stockbergstjärn A 106	—	×	×	×	—
	Bredtjärn D 30	—	—	—	×	—
	Långtjärn D 32	—	—	×	×	—
	Gårdtjärn D 124	—	×	×	×	—
	Bodtjärn 68	—	×	×	×	—
	Skimsåstjärn D 45	—	×	—	×	—
	Mörtsjön D 34	×	×	×	×	×
	Gastsjön C 66	×	×	—	×	—
Öfsjön C 67	×	—	—	×	×	
III	Ö. Rörtjärn C 158	×	—	—	—	—
	Mellansjön C 68	×	×	—	×	×
	Svarttjärn 120	×	×	—	—	—
	Bjusjön D 76	×	×	×	—	—
	Hemsjön B 89	×	×	—	×	×
Singsjön B 124	×	×	×	×	—	
IV	Harsjön D 128	×	×	—	×	—
	St. Öfsjön A 141	×	×	×	×	×
	Vallsjön D 29	×	—	—	—	—
	Ansjön D 2	×	×	—	×	×
Sicksjön B 88	×	×	×	×	×	

Für das Zooplankton ist in Tabelle 26 eine Aufstellung der Anzahl der Seen in den verschiedenen Gruppen, in denen die mehr allgemein vorkommenden Arten einigermassen reichlich vertreten waren, gegeben worden. Seen, in denen sie selten waren, wurden also nicht mitgerechnet. Auch mehr sporadisch auftretende Arten sind nicht mitaufgeführt worden. Da die Proben während verschiedener Jahreszeiten in verschiedenen Seen genommen wurden, variiert die Häufigkeit einer gewissen Art in den verschiedenen Proben sehr. Die Ziffern in den Tabellen können daher nur ein sehr grobes Bild von dem Vorkommen der verschiedenen Arten geben. Von den wenigen Proben in den Seen der Gruppe IV kann man hier fast ganz absehen.

Die Tabelle zeigt, dass *Kellicottia longispina* und *Bosmina coregoni obtusirostris* die gewöhnlichsten Zooplanktonarten waren. Sie kommen beide allgemein in über der Hälfte der untersuchten Seen jeder Gruppe vor. Beide gehören ja auch zu den gewöhnlichsten Planktonformen, letztere beson-

Tabelle 26. Zahl der Seen in den Gruppen I—IV mit allgemeinem Auftreten einiger wichtigen Zooplanktonarten.

Gruppe	Rotatorien				Cladoceren												Copepoden												
	Asplanchna priodonta, Gosse	Conochilus unicornis, Roussellet	C. hippocrepis, (Schrank)	Kellicottia longispina (Kellicott)	Keratella cochlearis cochlearis (Gosse)	Holopedium gibberum, Zaddach	Daphnia longispina longispina, Mueller	Daphnia longispina galata, Sars	Daphnia cristata cristata, Sars	Daphnia cristata cederstroemi, Schoedler	Daphnia cristata longiremis, Sars	Daphnia cucullata apicata, Kurz	Ceriodaphnia quadrangula quadrangula (Mueller)	Ceriodaphnia quadrangula hamata, Sars	Bosmina longirostris longirostris, (Mueller)	Bosmina longirostris pellucida, Stingelin	Bosmina longirostris similis, Lilljeborg	Bosmina coregoni longispina, Leydig	Bosmina coregoni obtusirostris, Sars	Bosmina coregoni longicornis, Sars	Polypheumus pediculus, (Linne)	Daphanosoma brachyurum (Lewin)	Endiaptomus graciloides (Lilljeborg)	Endiaptomus gracilis, (Sars)	Heterocope appendiculata, Sars	Cyclops strenuus, Fischer	Cyclops scutifer scutifer, Sars	Mesocyclops leuckartii (Claus)	Mesocyclops oithonoides (Sars)
I	24	12	6	6	6	6	8	2	6	3	4	2	9	3	4	7	1	14	—	—	11	12	7	2	2	4	7	8	9
II	33	4	13	6	5	7	7 ¹	2	13	10	2	3	6	1	4	7	6	19	1	3	17	10	21	12	4	9	6	10	6
III	23	15	12	3	3	5	5	10	7	3	—	1	5	—	—	1	11	15	1	2	3	5	9	5	1	8	9	6	2
IV	8	1	4	2	2	3	—	5	—	2	—	—	—	—	—	—	4	—	—	3	3	4	6	2	—	6	2	2	2

¹ In 2 Seen der Gr. II, Skimsästjärn D 45 und Svartjärn B 101, Daphnia pulex.

ders in kleineren Gewässern. Der für humose Seen recht typische *Polyphemus pediculus* (H. NORDQUIST 1921, RYLOV 1935) scheint dagegen merkwürdigerweise in den Kälarne-Seen ungewöhnlicher zu sein.

Einige Arten weisen deutlich Verschiedenheiten hinsichtlich des Auftretens in verschiedenen Seengruppen auf. So ist bei *Conochilus unicornis* und *Bosmina coregoni longispina* eine Zunahme in den Seen von Gruppe I bis III, und bei *Daphnia longispina galeata* eine solche von Gr. II bis Gr. III festzustellen. Dies stimmt mit ihrer allgemeinen Biologie (RYLOV l.c., TUHNMARK 1945) und ihrer Vorliebe für oligohumose und nicht zu kleine Seen überein. Einen Rückgang im Vorkommen zeigen dagegen *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris pellucida* und *Bosmina long. similis* sowie *Eudiaptomus graciloides*. Die genannten Cladoceren sollen nach Rylov in Seen sehr verschiedener Grösse und Beschaffenheit vorkommen, weswegen die abnehmende Häufigkeit schwer zu erklären ist. *Eudiaptomus graciloides* wird von EKMAN (1922) als Kaltwasserform erklärt und RYLOV nennt sie eine für Flachlandsseen typische, wenngleich in kleineren Gewässern selten auftretende Form. Die Häufigkeit, die in dem Masse abnimmt, wie Seen von Gr. I zu Gr. III, im Grossen gesehen, an Umfang zunehmen und bezüglich des Phytoplanktons möglicherweise schwach eutroph, obgleich kälter werden, steht somit nicht in Übereinstimmung mit den behaupteten Milieuansprüchen. Man könnte umgekehrt eine Zunahme dieser Art von Gruppe I bis Gruppe III erwartet haben.

Ein, vielleicht in den verschiedenen Zeiten der Probeentnahme begründetes, unregelmässigeres Auftreten zeigen einige Arten. *Diaphanosoma brachyurum*, die in Gruppe I und II ziemlich gewöhnlich ist, wird in Gruppe III selten. Da aber auch diese Art in kleinen Seen ungewöhnlicher sein soll, weicht auch ihr Auftreten in den Kälarne-Seen von der normalen Biologie ab. *Asplanchna priodonta* ist in Gruppe II nicht besonders häufig, kommt dagegen in wenigstens der Hälfte der Seen von der Gruppe I und III häufig vor. Ein umgekehrtes Verhältnis gilt für *Eudiaptomus gracilis* und *Heterocope appendiculata*, die am häufigsten in Seen der Gruppe II vorkommen. Da diese als typische Seeplankton-Arten, die allzu kleine Seen meiden, bekannt sind, ist die Zunahme von Gr. I nach Gr. II ganz erklärlich. Die übrigen Copepoden kommen in ungefähr gleicher Häufigkeit in sämtlichen Gruppen der Kälarne-Seen vor. Wie oben erwähnt, erlauben die ziemlich sporadischen Ergebnisse indessen keine allgemeineren Schlussätze darüber, welche Formen eine Vorliebe für die eine oder die andere der Seengruppen haben.

Desgleichen kann nicht beurteilt werden, ob irgendwie ein Zusammenhang zwischen den O₂-Verhältnissen und dem Auftreten der verschiedenen Planktonformen besteht. Es kann aber hervorgehoben werden, dass FREIDENFELT (1921) bei seinen Untersuchungen in den Kloten-Seen zeigen konnte, dass der See, in dem das Vorkommen des Zooplankton am gering-

sten war, den höchsten O-Gehalt aufwies. Dies kann möglicherweise darauf beruhen, dass der Humusgehalt in einigen von den andern Seen mit schlechteren O₂-Verhältnissen grösser war. Nach NAUMANN (1921) konnte nämlich eine gewisse Parallelität zwischen Vorkommen von Humussäuren, Nannoplankton und Zooplankton in diesen Seen nachgewiesen werden. Später hat indessen JÄRNEFELT (1956) anlässlich seiner umfassenden Untersuchungen über Plankton in finnischen Seen die Frage dieses von Naumann in mehreren Schriften nachgewiesenen ziemlich grosses Vorkommen von Zooplankton in Seen von polyhumosen Typ aufgenommen. Während Naumann davon ausging, dass dies trotz der Armut an Phytoplankton mit reichlicher Nahrung in Form von allochtonem Detritus erklärt werden könnte, hat Järnefelt einen direkten Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Zooplankton und Phytoplankton finden zu können geglaubt, indem er annimmt, letzteres bildet nach seinem Vergehen in der Form von Detritus die Hauptnahrung für das Zooplankton. Järnefelt hat auch keinen so grossen Reichtum an Zooplankton in polyhumosen Seen, wie von Naumann berechnet, finden können.

Da die vorliegende Untersuchung nun keinerlei Beurteilung über das Reichtum des Planktons, und zwar des Zooplanktons, in den verschiedenen Seen erlaubt, kann hier nur gesagt werden, dass die Proben keine irgendwie feststellbare Tendenz zu grösserer oder geringerer Reichhaltigkeit bezüglich der Seen in den verschiedenen Gruppen gezeigt haben. Schliesslich kann festgestellt werden, dass selbst wenn das Auftreten der Schizophyceen in den Kälarne-Seen der Gruppen III und IV möglicherweise einen schwachen Grad von Eutrophie andeutet, doch jedenfalls extreme eutrophe Zooplanktonformen in den Kälarne-Seen nicht vorkommen. Wahrscheinlich beruht dies in gewissem Grad darauf, dass die Seen ziemlich kalt sind und die eutropheren Planktonformen Seen mit höherer Temperatur vorziehen.

XI. Die Fische

Aus der Tabelle 27 ergibt sich das Vorkommen verschiedener Fischarten in den Kälarne-Seen zur Zeit des Beginns der Untersuchungen, also zu Beginn der dreissiger Jahre. Die Figur 35 zeigt anschaulicher sowohl die Verteilung der Arten auf verschiedenen Seen, als auch die Lage der Seen ohne Fischbestand. Hierzu mag erwähnt werden, dass 5 von den 16 Seen, die sich nicht auf der Figur finden, keinen Fischbestand aufweisen. Zusammengekommen kommen zu Beginn der Untersuchungen in 28 von 130 oder in 21,5 % der Seen keine Fische vor. In diesem Kapitel sollen die später in den meisten dieser Seen vorgenommenen Fischeinsetzungen unberücksichtigt bleiben.

Für die 102 Seen mit Fischbestand ist in Tabelle 28 eine Zusammenfassung von Tabelle 27 gemacht, die die Zahl derjenigen Seen in jeder Gruppe auf-

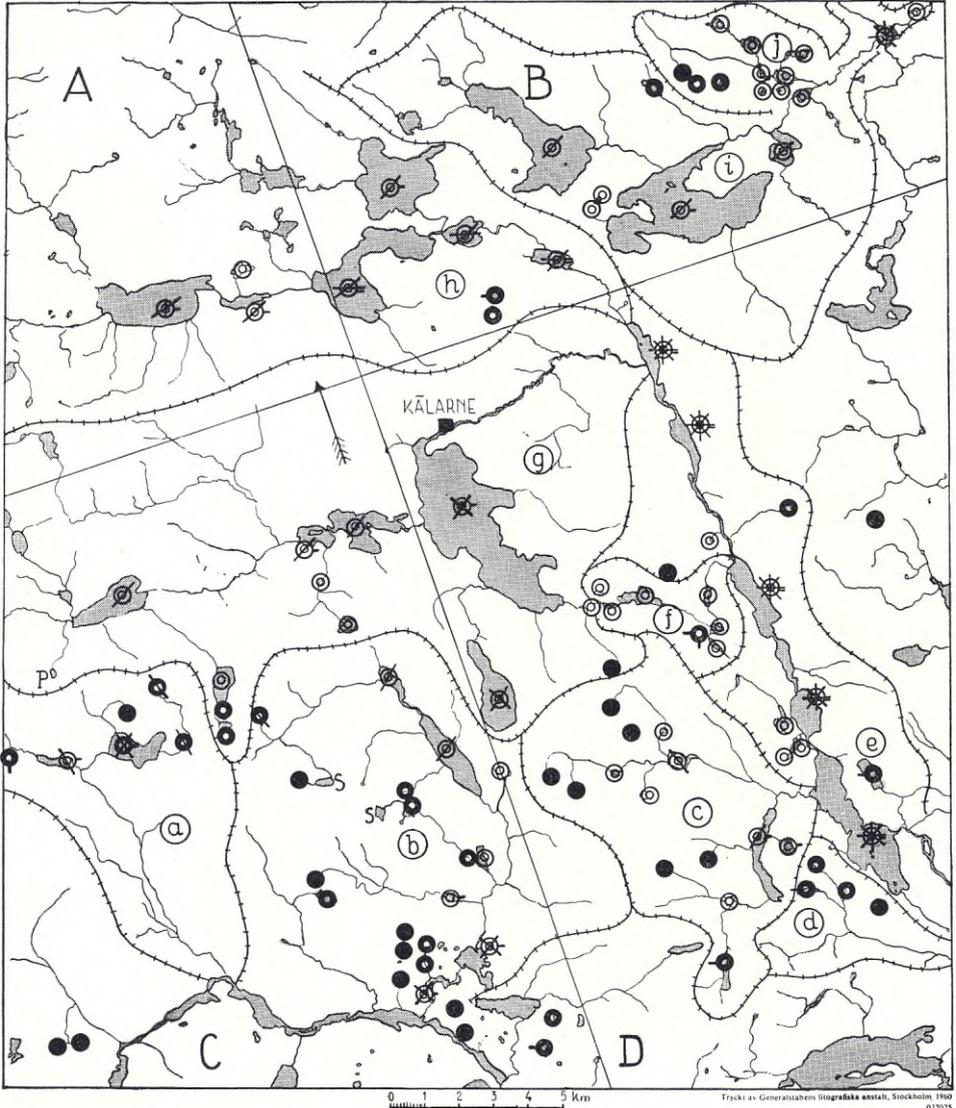


Fig. 35. Die Lage der Seen mit dem Vorkommen verschiedener Fischarten. Die Seen Stockholmstjärn A 101, mit nur Elritze, und Barntjärn B 118, fischleer, sind nicht mit.

● = fischleer; ○ = nur Barsch; ⊙ = Barsch, Hecht, Plötze, Quappe, Aal; ⦶ = Coregonen; ⊘ = Forelle; ⊖ = Brachsen; ⊕ = Äsche; -○ = Hecht; ○- = Elritze, Uckelei; S = Saibling.

weist, in denen die verschiedenen Arten vorkommen. Aus ihr ergibt sich, dass der Barsch am häufigsten nämlich in 97 von 102 Seen zu finden ist. Der nächst häufige Fisch ist der Hecht, gefolgt von der Plötze und Quappe und, in etwas weiterem Abstand, der Aal, der immerhin in 58 % der Seen mit Fischbestand vorkommt. Dann entsteht eine grössere Lücke, bis die Coregonen und die Elritze mit etwa je 30 % und die Forelle mit nur etwa

Tabelle 27. In den Kälarne-Seen vorkommende Fischarten.

Gruppe	Name der Seen	Barsch (Perch)	Hecht (Pike)	Plötze (Roach)	Quappe (Burbot)	Aal (Eel)	Forelle (Browntrout)	Coregonen (Whitefish)	Äsche (Grayling)	Brachsen (Bream)	Elritze (Minnow)	Uckelei (Bleak)	Übrige Arten	Fischleer (No fish)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
		I	Lilltjärn C 321	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Hälltjärn, La C 277	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Mörtsjötjärn D 30	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Barntjärn B 118	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Holmtjärn, La C 162	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Hundtjärn D 70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Bodsjötjärn D 84	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Tormyrjtjärn D 35	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Vontjärn, V. D 72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Stöveltjärn D 71	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Vontjärn, Ö. D 73	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Bodsjötjärn D 85	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Flasktjärn D 75	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Grästjärn D 69	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Lugnsjötjärn D 127	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Lönrostjärn C 166	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Gastsjötjärn C 111	×	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—
	Rörtjärn, V. C 157	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Lilltjärn C 120	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Brantbergstjärn D 74	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Skarpabborttjärn C 231	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Abborrtjärn 3 D 123	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bodtjärn B 100	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Krokflotjärn C 108	×	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Rottjärn C 115	×	—	—	×	—	×	—	—	—	—	—	—	—
	Abborrtjärn 1 D 126	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Matsäckstjärn C 110	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Blodflotjärn D 44	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Ilvåstjärn D 33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Per Sjulsonstjärn C 119	×	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—
	Långtjärn B 95	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bytjärn B 98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Abborrtjärn B 97	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
II	Sörtjärn B 99	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Täckeltjärn, La C 169	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Libergstjärn C 228	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Kapelltjärn C 207	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Fågellektjärn C 204	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Ältjärn C 121	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bredtjärn D 31	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Långtjärn D 32	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Flarken A 152	×	×	×	×	×	—	×	—	—	—	—	—	—
	Skällsjön B 117	×	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×	—	—
	Kvarnsjön B 104	×	×	×	×	×	—	—	×	—	×	×	—	—
	Lillsjön D 67	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Klingertjärn D 116	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Bodtjärn D 68	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Gårdtjärn D 124	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle 27. Forts.

Gruppe	Name der Seen	Barsch (Perch)	Hecht (Pike)	Plötze (Roach)	Quappe (Burbot)	Aal (Eel)	Forelle (Browntrout)	Coregonen (Whitefish)	Äsche (Grayling)	Brachsen (Bream)	Elritze (Minnow)	Uckelei (Bleak)	Übrige Arten	Fischleer (No fish)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
		II	Gäddtjärn, St. B 121	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
	Hällnissetjärn C 227	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Gröningstjärn D 115	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Lövsjön B 103	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Loktjärn D 79	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Storäsentjärn C 221	×	×	×	×	×	—	—	—	—	×	—	—	—
	Nästjärn B 105	×	×	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Kyrktjärn, Sö. C 209	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Allmänningstjärn C 292	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Mannsjön B 106	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—
	Stockbergstjärn A 101	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	—	—
	Lillsjön B 126	×	×	×	×	×	—	×	—	—	—	—	—	—
	Övsjön C 67	×	×	×	×	×	—	×	—	—	×	—	—	—
	Lövsjötjärn B 102	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Gäddtjärn, La B 122	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Hälltjärn, St. C 278	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Småtjärn, Sö. C 117	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Mörtsjön D 34	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Rotsjön, V. C 113	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—
	Bodsjötjärn D 83	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Skimsåstjärn D 45	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Grossjön, La B 93	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Gravtjärn, Ö. C 198	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Kyrktjärn, N. C 208	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Mjösjön D 121	×	×	×	×	×	—	×	—	—	×	—	—	—
	Lejonrostjärn C 205	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Lilltjärn C 112	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Svarttjärn B 101	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Täckelsjön, V. C 122	×	×	×	×	×	—	×	—	—	—	—	—	—
	Kolbjörnstjärn B 94	×	—	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Grossjön, St. B 96	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Gastsjön C 66	×	×	×	×	×	—	×	—	—	×	—	—	—
	Abborrtjärn 2 D 125	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Storrörmyrtjärn C 160	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
III	Svarttjärn C 279	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Krångtjärn D 78	×	×	×	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Kroktjärn C 320	×	×	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Hongsjön B 123	×	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×	—	—
	Myrbärtjärn C 165	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Meckflotjärn, La B 120	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Ulvsjötjärn C 103	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Kälsjön C 116	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Dracksjön C 296	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Meckflotjärn, St. B 119	×	×	—	—	—	—	—	—	—	×	×	—	—
	Balsjön D 7	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—

1 Saibling.

Tabelle 27. Forts.

Gruppe	Name der Seen	Barsch (Perch)	Hecht (Pike)	Plötze (Roach)	Quappe (Burbot)	Aal (Eel)	Forelle (Browntrout)	Coregonen (Whitefish)	Äsche (Grayling)	Brachsen (Bream)	Elritze (Minnow)	Uckelei (Bleak)	Übrige Arten	Fischleer (No fish)
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
		III	Täckeltjärn, St. C 168	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—
	Abborrtjärn D 77	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Rörtjärn, Ö. C 158	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—
	Nissetjärn C 215	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Långtjärn D 118	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bodsjön D 82	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—
	Gransjön D 8	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—
	Täckelsjön, Ö. C 164	×	×	×	×	×	—	×	—	—	—	—	—	—
	Hågsjön A 151	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Hemsjön A 177, B 89	×	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×	—	—
	Singsjön B 124	×	×	×	×	×	—	—	—	—	×	—	—	—
	Mellansjön C 68	×	×	×	×	×	—	×	—	—	×	—	—	—
	Svarttjärn D 120	×	×	×	×	×	—	—	—	—	×	—	—	—
	Holmtjärn, St. C 163	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bjusjön D 76	×	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—
	Mellsjön C 142	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	—	2	—
	Högtjärn D 36	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—
	Bodtjärn C 153	×	×	—	—	—	—	—	—	—	×	—	—	—
	Ösjön C 224	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	—	—	—
	Rotsjön, Ö. C 114	×	—	—	×	—	×	×	—	—	×	—	—	—
	Håvdsjön C 98	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	—	2,3	—
	Mantjärn C 152	—	—	×	—	—	—	—	—	—	×	—	—	—
	Lugnsjön D 119	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—
	Hällesjön D 37	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—
	Sundsjön C 213	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—
	Fisksjön B 90	×	×	×	×	×	—	×	—	—	—	—	4	—
IV	Gravtjärn, V. C 197	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Svarttjärn, Bräcke	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×
	Småtjärn, N. C 118	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Ulvsjön C 149	×	—	—	×	×	—	×	—	—	×	—	—	—
	Skåsjön C 255	×	×	—	×	×	—	×	×	—	×	—	3	—
	Vallsjön D 29	×	×	×	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—
	Harsjön D 128	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Sicksjön B 88	×	×	×	×	×	—	×	—	—	×	—	—	—
	Idsjön C 192	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	—	2,3	—
	Öfsjön, St. A 141	×	×	×	×	×	×	×	×	—	×	—	—	—
	Ansjön D 2	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	—	—	—

1 Saibling.
 2 Kaulbarsch.
 3 Aland.
 4 Stint.

Tabelle 28. Zahl der Seen der Gruppen I—IV, in welchen die verschiedenen Fische vorhanden sind.

Gruppe	Zahl der unters. Seen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12				13	
		Barsch	Hecht	Plötze	Quappe	Aal	Forelle	Coregonen	Äsche	Brachsen	Elritze	Uckelei	Aland	Kaulbarsch	Saibling	Stint	Fischleer	
I	33	20	9	11	9	7	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
II	49	35	29	27	28	24	2	8	1	1	8	2	—	—	1	—	—	12
III	37	33	27	24	24	21	12	16	7	7	18	7	1	2	1	1	—	2
IV	11	9	7	5	7	7	3	7	3	—	6	—	2	1	—	—	—	2
Sämtl.	130	97	72	67	68	59	20	31	11	8	32	9	3	3	2	1	—	28

20,5 % folgen. Begrenzter in ihrem Vorkommen sind Äsche, Brachsen und Uckelei. Nur vereinzelt finden wir Saibling, Aland, Kaulbarsch in jeweilig 2, 3 und 3 Seen und den Stint in einem See.

Die Tabellen zeigen die verschiedene Zusammensetzung der Fischfauna innerhalb der vier Gruppen. Innerhalb der Gruppe I finden wir 7 Seen, in denen allein der Barsch vorkommt. In 6 Seen kommen Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und Aal in Kombination vor. In gewissen anderen Seen fehlen Quappe oder Aal und manchmal beide. Ausser diesen 5 Arten treffen wir in dieser Gruppe nur die Forelle, die in 3 Seen vorkommt, davon in 2 ausschliesslich zusammen mit dem Barsch und in einem See mit Barsch und Plötze.

In den Seen der Gr. II ist die oben erwähnte Kombination von Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und Aal bedeutend häufiger als in der Gr. I. Wir finden nämlich diese Arten in 13 Seen von verschiedenem Typ. Zusammen mit ihnen kommen aber, meist in etwas grösseren und tieferen Seen, abgesehen von der Forelle, auch mehrere neue Arten, in erster Linie Coregonen und Elritze vor. In dem See Skällsjön B 117 kommt als neue Art der Brachsen und im Mannsjön D 106 die Äsche hinzu. Im Storörmyrtjärn C 160 findet man den Saibling, darüber hinaus aber kein anderer Fisch. In 2 Seen kommt auch die Uckelei vor.

Viel gewöhnlicher werden Coregonen, Forelle und Elritze in Seen der Gr. III. Hier treten sie in den meisten der grösseren Seen gleichzeitig mit den fünf obengenannten gewöhnlicheren Arten auf. Äsche, Brachsen und Uckelei kommen ebenfalls in verschiedenen dieser Seen vor. Die Anzahl der Arten im gleichen See steigt in mehreren Fällen bis zu 11. In einigen grösseren Seen trifft man weiter die für diese Gruppe neue Arten Kaulbarsch, Aland und Stint an. Ausserdem gibt es einen See, Ö. Rörtjärn C 158, in dem aus-

schliesslich Saiblinge vorkommen. Beherbergt somit die Mehrzahl der Seen in Gr. III eine grosse Zahl verschiedener Arten, so gibt es auf der anderen Seite in ihr auch einige Kleinseen, in denen nur Barsche und ausserdem mehrere, und selbst da kleinere Seen, in denen nur die gewöhnlichen fünf Arten vorkommen.

In der Gr. IV schliesslich finden wir, abgesehen von den zwei Seen ohne Fischbestand, einen See mit nur Barschen und einen weiteren mit nur Barsch und Hecht als Fischbestand. In den übrigen Seen, es handelt sich bei sämtlichen um grössere Seen, kommen alle oder die Mehrzahl der Arten, die die Gr. III aufweist gleichzeitig vor. Eine Ausnahme machen Brachsen und Uckelei, die in den zum Hauptarm des Gimån gehörenden Seen ganz fehlen.

Was hier über das Fischvorkommen in den Seen der vier Gruppen gesagt ist, spiegelt sich in der recht charakteristischen und gleichartigen Verteilung von Seen ohne Fisch oder mit nur einer Fischart oder mit mehreren Fischarten in jedem der verschiedenen kleineren Wassersysteme wieder, die zum Untersuchsbereich gehören. Auf Figur 35, wo die Wasserscheiden zwischen diesen Wassersystemen eingezeichnet sind, findet man nämlich, dass die fischleeren Seen und die, in denen nur Barsche vorkommen, gewöhnlich hoch hinauf gegen die Wasserscheide zu liegen. Tiefer gelegen folgen die Seen mit den 5 obengenannten gewöhnlichsten Arten, und noch tiefer Seen, die im allgemeinen etwas grösser sind und offenere Verbindungen mit anderen Seen haben und in denen weiter Coregonen, Forelle und die Übrigen oben erwähnten Arten vorkommen. Dabei sehen wir einstweilen von den isolierter, kleinen, meist fischleeren oder nur von Barschen bevölkerten Sickerseen ab, die hier und dort verstreut liegen und bei denen es oft unmöglich ist anzugeben, zu welchem Wassergebiet sie gehören. Wenn man die Figuren 4 und 35 vergleicht, findet man ausserdem eine schlagende Uebereinstimmung zwischen dem, in den vorhergegangenen Kapiteln besprochenen Typ der Seen, sowie den hydrographischen und chemischen Verhältnissen einerseits, und deren Fischarten andererseits. Unwillkürlich taucht da der Gedanke auf, dass das Fischvorkommen, im Grossen gesehen, von dem Milieu bestimmt wird, das die Seen bieten. Wie später gezeigt werden wird, kommen aber auch andere Faktoren hinzu, die zu berücksichtigen sind.

Bevor wir dazu übergehen, die genannte Uebereinstimmung und die heutige Verteilung der Fischarten in den verschiedenen Seen zu erklären, ist es jedoch nötig, einen Blick zurück in die früheren Zeitepochen zu tun. Zu Beginn des Kapitel III wurde hervorgehoben, dass fast alle hier berührten Seen über der höchsten Küstenlinie liegen. Das Fischvorkommen in den Seen kann deshalb nicht damit erklärt werden, dass sich die heute dort befindlichen Arten von Anfang an dort befanden, und dass sie mit den durch die Landerhöhung sich bildenden Seen und fliessenden Gewässern in diesen eingeschlossen wurden. Dies kann vielmehr höchstens bei den auf niedrigsten Niveau über dem Meeresspiegel innerhalb des Untersuchsberei-

ches liegenden Seen im Wasserdistrikt des Singsån der Fall gewesen sein. Die übrigen Seen und Wasserläufe müssen in einem späteren Stadium bevölkert worden sein. Sicherlich bot die durch das Abschmelzen des Eises blossgelegte Landschaft nach dem schnellen Passieren der eigentlichen Toteis- und Tundraperiode ein sehr viel anderes Bild, als sie heute bietet. Man kann davon ausgehen, dass die meisten Seen bedeutend grösser und tiefer waren, als sie heute sind. Durch die Erodierung der Ausläufe, durch Verdunstung sowie durch Verwachsen und Sedimentierung haben sich sowohl Wasserfläche als auch Wasservolumen wesentlich vermindert. Diese letzteren Faktoren durften besonders bei den zahlreichen, heute ganz oder teilweise von Mooren umgebenen Kleinseen wirksam gewesen sein. Im Zusammenhang hiermit müssen sich, worauf mehrere Verfasser (O. NORDQVIST 1903, EKMAN 1910, ALM 1937) hingewiesen haben, die hydrographischen und chemischen Verhältnisse verändert haben. Wahrscheinlich war z.B. der O_2 -Gehalt in den im Anfang ziemlich nahrungsarmen und kalten Seen hoch, und es kam nur selten ein O_2 -Dezifit vor. Die Bedingungen für verschiedene Fischarten waren deshalb recht günstig. Weiter war sicher die Wasserführung in den Wasserläufen bedeutend grösser als in unseren Tagen und Wasserfälle leichter zu nehmen. Die Möglichkeiten für die Fischarten, die an der Küste der damaligen ostjämtländischen Landschaft vorkamen, stromaufwärts zu wandern und die infragekommenden Wasserbezirke zu bevölkern, waren daher gross. Nach EKMAN (1922) fanden sich um diese Zeit an den Flussmündungen des Baltischen Meeres ausser Barsch und Hecht auch Forelle, Äsche, Maräne, Quappe, Stint und Aland, also sämtliche Arten, die man heute in den Kälarne-Seen vorfindet. Das Vorkommen dieser Arten in den Hauptarmen der zum Untersuchungsgebiet gehörender Seen ist somit ganz erklärlich. Auch der Saibling fand sich wahrscheinlich hier und wanderte in den Wasserläufen aufwärts, aus denen er jedoch mit dem Eintritt des milderen Klimas allmählich verschwand (O. NORDQVIST l.c.).

Alle Seen können jedoch die in ihnen vorkommenden Fischarten nicht in der oben angenommenen Weise erhalten haben. Besonders gilt das für einen Teil hoch gelegener, und von noch höheren Bergen umgebener Kleinseen z.B. Långtjärn D 118 (385 m ü.M.), Flasktjärn D 75 (378 m ü.M.), V. Rotsjön C 113 (339 m ü.M.), Ö. Rotsjön C 114 (360 m ü.M.), Ö. Rörtjärn C 158 (446 m ü.M.) und Storrörmyrtjärn C 160 (449 m ü.M.). Zu solchen Seen müssen die Fische durch menschliche Vermittlung gekommen sein, und das kann natürlich auch für eine Anzahl anderer Seen gelten, zu denen die Verbindungen schwierig waren. Dass solche Ueberführung von Fisch in ursprünglich fischleere Seen üblich war, ergibt sich aus der Literatur. OLSSON (1876, 1896) gibt z.B. an, dass in Jämtland Fischeinsetzungen geschahen, und darauf, dass in älteren Zeiten sowohl in Norrland als auch in Norwegen Fischeinsatz üblich war, haben EKMAN (1910) und HUITFELT-KAAS (1918) hingewiesen. Am häufigsten handelte es sich um die Ueberführung von ausgewach-

senen Fischen, doch wird auch die Ueberführung von Barschrogen erwähnt. Zu Beginn dieses Jahrhunderts wurden auch zahlreiche Einsetzungen, und zwar auch von Fischbrut, u.a. auch in mehrere Seen im Kälarne-Gebiet (ALM 1920 a, BRUNDIN 1939) vorgenommen. Natürlich war man in älteren Zeiten mit ihrer Naturalwirtschaft auch mehr von dem Fisch in den Seen abhängig. Sicherlich galt das nicht nur für die sog. feineren Fischarten, wie Forelle, Saibling und Coregonen, sondern in gleichgrossem Ausmass auch für solche Arten wie Hecht, Barsch und Plötze. Bezüglich der letzteren spricht HÜLPHERS in seiner Beschreibung von Jämtland (1775, [1912]) davon, dass sie die wichtigste Rohware für „Graf-Fisch“ ausmachte und dass solcher gerade von der Gemeinde Håsjö, wo Kälarne liegt, nach dem Ragunda-Gebiet ausgeführt wurde. Auch die Karausche wird von OLSSON erwähnt, die in Tümpeln ausgesetzt wurde, um sie beim Angeln als Köder zu benutzen. Das Fischvorkommen in den Kälarne-Seen kann also teils mit der aktiven Aufwärtswanderung und Besitznahme von grossen Teilen hierher gehöriger Seen und Wasserläufe, teils mit im Laufe der Zeiten vorgenommenen Ueberführungen von Fisch, evtl. Rogen in neue, bisher fischlere Seen erklärt werden.

Gleichwie im letzteren Falle sicherlich sämtliche in der Gegend vorkommende Fischarten — mit Ausnahme vielleicht der Quappe — Gegenstand der Einsetzung gewesen sind, so muss man auch annehmen, dass die aktive Aufwärtswanderung alle, an der Küste auftretenden Arten umfasst hat. Nun ist, wie oben erwähnt, die Verteilung dieser Arten auf die verschiedenen Seen recht wechselnd, aber gleichzeitig in jedem kleineren Wassergebiet recht gleichartig. Man muss daher davon ausgehen, dass nicht alle Arten für alle Seen passten und das sich eine gewisse Konkurrenz zwischen verschiedenen Arten ergab. Die Folge davon war, dass sich die eine oder andere Art manchmal ganz schnell, manchmal erst allmählich, nicht mehr halten konnte und ausgesondert wurde, bis mit der Zeit eine gewisse Stabilität eintrat.

Mit Hilfe der heutigen mehr begrenzten, und gleichzeitig in den verschiedenen kleineren Wassersystemen oft gleichartigen Verteilung kann man gewisse Schlüsse auf die Faktoren, die hier eine Rolle gespielt haben, ziehen. Wir wollen dabei mit den Fischarten, die eine mehr sporadische oder begrenzte Verbreitung haben, beginnen.

Von diesen kommen Aland und Kaulbarsch nur in wenigen Seen im Hauptarm der Gimån vor, in die sie selbst aufwandern konnten. Der Kaulbarsch ist vermutlich nirgendwo sonst Gegenstand einer Fischeinsetzung geworden, und der Aland, mit seiner Vorliebe für grössere Seen, ist offenbar nicht auf eigene Initiative hin in die kleineren Wassersysteme hinaufgestiegen und auch bei einer evtl. Einsetzung nicht dorthin hinauf gegangen. Der Stint soll nach LUNDBERG (1899) in der Provinz Jämtland nicht vorkommen. Wahrscheinlich beruht sein Vorkommen im Fisksjön auf Ein-

setzung. Was den Brachsen betrifft, befindet er sich an der Grenze des natürlichen Verbreitungsgebiets. Nach LUNDBERG kommt er in Jämtland nicht vor, aber OLSSON (1896) und schon HÜLPHERS (l.c.) nennen dass er im Balsjön in der Gemeinde Håsjö angetroffen wurde. Heute kommt er, wenn auch oft spärlich, in sämtlichen vom Ljungån durchflossenen Seen einschliesslich des Hemsjön vor. Dagegen ist er nicht in den Ansjöarm (g) hinaufgewandert. Wahrscheinlich beruht dieses Vorkommen des Brachsen auf aktiver Aufwanderung. Dieses muss im Ljungån, wo der Niveauunterschied der Wasserarme sehr gering oder nur 15 m zwischen dem niedrigsten Lugnsjön und dem oberen Stora Öfsjön war, für ihn leicht gewesen sein. Vielleicht war der Ansjön mit seiner grossen Tiefe und hohen Transparenz für den Brachsen nicht geeignet und vielleicht findet er sich aus gleichem Anlass weder im Stora Öfsjön noch im Sicksjön B 88, wohin er sonst leicht aufwandern konnte. Der Brachsen ist sichtlich auch nicht in dem Hauptzweig des Gimån hinaufgewandert. Für Finnland hebt JÄRNEFELT (1949) hervor, dass der Brachsen Seen mit höherer Transparenz als 4—5 m nicht liebt, und dass 0,5—3,5 m das Optimum bilden. Dass sowohl die Mehrzahl der untersuchten Seen im Gimåarm als auch der St. Öfsjön der Gr. IV angehören und Transparenzwerte über 5 m aufweisen, ist vielleicht auch eine Erklärung für das Fehlen des Brachsen in ihnen.

Ungefähr die gleiche Verbreitung wie der Brachsen hat die Uckelei. Sie kommt somit in sämtlichen Seen des Ljungån, einschliesslich des Flarken A 152 vor, während der Brachsen von dem gerade darüberliegenden Hemsjön an nicht mehr vorkommt. In den übrigen Wassersystemen fehlt die Uckelei. Ob sie im Ljungåsystem eingesetzt oder selbst dorthin gewandert ist, lässt sich nicht feststellen. Schon Olsson gibt indessen an, dass sie in mehreren Bächen der Gemeinde Hällesjö vorgekommen ist, und Lundberg erwähnt 6 Vorkommen in Jämtland. Ihr begrenztes Vorkommen dürfte, wie für den Brachsen, damit zusammenhängen, dass es sich bei den genannten Gewässern um den äusseren Zirkel ihres Verbreitungsgebiets handelt und sie gleichfalls einen gewissen Anspruch auf relativ hohe Temperatur stellt.

Wie der Brachsen und die Uckelei ist auch die Äsche im Ljungån hinaufgewandert und ist in den von ihm durchfluteten Seen — aber nur bis zum Balsjön einschliesslich — vertreten. Länger aufwärts trifft man sie wieder im St. Öfsjön. Es ist eigenartig, dass sie im Hemsjön und Sicksjön nicht vorkommt. Die übrigen, dazwischen liegenden Seen sind wahrscheinlich zu flach (Skällsjön B 117 — 3 m, Hongsjön B 123 — 4,5 m und Flarken A 152 nur 2,5 m) und haben demzufolge hohe Temperaturen selbst nahe an Boden (Fig. 17 u. 24). Besonders eigentümlich ist das Fehlen der Äsche im Ansjöarm, der gleich gute Bedingungen wie die Seen im Ljungån für diese Fischart bieten dürfte. Auch in den kleineren Gimå-Armen findet sie sich nicht. Dagegen trifft man sie im Hauptarm des Gimån mit seinen grossen Seen und ausserdem soll sie im niedrigsten See des Singsån, dem Mannsjön B 106

vorkommen. Dieser ist ein kleiner, flacher See (4,5 m) mit einer im August 1938 gemessenen Temperatur von ca. 22° an der Wasseroberfläche, aber mit hohem O₂-Gehalt (8 mg/l) bis zu einer Tiefe von 3 m (Fig. 19).

Hinsichtlich der genannten Fischarten ist es offenbar, dass sie sämtlich im Ljungån, und die Äsche ausserdem im Gimån und unteren Singsån, aufgewandert sind. Sämtliche Seen, in denen sie vorkommen, sind Durchflussseen mit, während des Sommers sehr oft orthograden O₂-Kurven und während des Winters, wenigstens in den oberen Wasserschichten hohem O₂-Gehalt. Nur einige wenige dieser Seen gehören zur Gr. II und keiner zur Gr. I. Obgleich es den genannten Fischen in mehreren Fällen möglich war, zu naheliegenden, kleineren Seen dieser Gruppen aufzuwandern, geschah dieses offenbar nicht, oder jedenfalls nicht so, dass sich ein Bestand bildete.

Ein äusserst sporadisches Vorkommen weist der Saibling auf, der sich nur in den zwei obengenannten Seen Ö. Rörtjärn C 158 und Storörmyrtjärn C 160 findet. OLSSON (l.c.) gibt an, dass sich bei dieser Zeit also bevor 1876 der Saibling in den Storåsentjärn-Seen der Gemeinde Hällesjö vorfand. Sicher meint er damit die beiden heutigen Saiblingseen, die innerhalb der Storåsens Dorfgemeinschaft (byalag) liegen. Beiden Seen, die in die Gr. III bzw. II fallen, fehlen andere Fischarten. Die Seen sind klein, aber tief, nämlich 7,5 und 17 m, mit steinigem Ufern, kaltem Wasser, 16 und 18° an der Wasseroberfläche, und hohem O₂-Gehalt (Fig. 26 und 23). Die Seen erfüllen somit die Ansprüche, die der Saibling zu stellen pflegt. Der Umstand, dass der Saibling der einzige hier vorkommende Fisch war, erklärt auch, dass er sich allein dort halten könnte. Beide Seen sind Endseen und liegen hoch, zwischen 445 und 450 m ü.M. mit steilen Auslaufbächen, weshalb aktive Aufwanderung hier ausgeschlossen zu sein scheint. Wahrscheinlich ist der Saibling hier während des 19. Jahrhunderts eingesetzt worden, und man war klug genug, keine anderen Fischarten einzusetzen. OLOFSSON (1915) hat auch bei seinen Untersuchungen über die Fischfauna der Seen im Arjeplog-Gebiet im nördlichen Schweden hervorgehoben, dass der Saibling zusammen mit anderen Fischarten als Forelle eigentlich nur in grossen Seen vorkommt, und dass das in Kleinseen sehr selten der Fall ist.

Wir gehen nun zu den etwas allgemeiner auftretenden Arten, Elritze, Coregonen und Forelle über. Die erstgenannte kommt in fast allen grösseren und mittelgrossen Seen in sämtlichen Wassersystemen vor. Zwar hat sie im Fisksjön B 90 nicht festgestellt werden können, aber es ist anzunehmen, dass sie sich da ebenso wie in mehreren anderen Seen findet, in denen sie ebenfalls nicht beobachtet wurde. In den Seen der Gr. I fehlt sie vollständig, sicherlich auf Grund der ungünstigen O₂-Verhältnisse und vielleicht auch des zu hohen Humusgehaltes.

Was die Coregonen und die Forelle betrifft, so sind sie sicherlich früher aufgewandert und auch in grossem Masse eingesetzt worden. Erstere findet man in festen Beständen heute indes hauptsächlich in grossen und mittel-

grossen Durchflusse. Hier haben sie offenbar geeignete Laichplätze gefunden, sind durch ihr verhältnismässig pelagisches Leben stärkerer Dezimierung entgangen und haben die Konkurrenz mit anderen Fischarten aushalten können. Die kleinsten Seen, in denen die Coregonen vorkommen, sind der Mannsjön B 106 von 14 ha und 5 m Tiefe und der V. Täckelsjön C 122 von 28 ha und 9,5 m Tiefe, beide der Gr. II zugehörig, sowie der Sundsjön C 213, 24 ha gross und 17 m tief in Gr. III. Sie sind sämtlich Durchflusse mit harten Ufern und wenigstens im Sommer, guten O₂-Verhältnissen. Die Coregonen fehlen dagegen in einigen Seen von gleichem Typ mit naher Verbindung zu Seen, in denen sie vorkommen, so z.B. im V. Rotsjön C 113 und Ö. Täckeltjärn C 168. Desweiteren fehlen sie im Kvarnsjön B 104 samt im naheliegenden Lövsjön B 103 und mehreren anderen Seen. Dem Lövsjön fehlen die steinigen Ufer völlig, und der Kvarnsjön ist recht klein, nur 10 ha und hat nur 3 m Tiefe. In den Seen der Gr. I fehlen wie oben gesagt die Coregonen völlig. Diese Seen, die fast sämtlich keinen harten Ufer haben, sind so klein, dass ihr oft reicher Barschbestand sicherlich ein Hindernis für die Coregonen ausmacht. Auch die O₂-Verhältnisse sind oft ungeeignet und die Transparenz ist vielleicht zu gering. JÄRNEFELT (1949) stellt 2,9 m Transparenz als Minimum für das Wohlbefinden der Coregonen und 1,5 m als absolut niedrigste Grenze ihrer Existenz hin.

Wie die Coregonen so kommt auch die Forelle in mehreren grossen und mittelgrossen Seen vor. Im Ljungån trifft man sie im Balsjön, von dem sie bis zum Ansjön und Vallsjön, nicht dagegen zu dem naheliegenden Mellansjön, gewandert ist. Im Ljungån oberhalb des Balsjön fehlte sie ganz. Wie die Äsche, so findet man sie in den Singsåarm nur im Mannsjön. Dagegen kommt die Forelle in mehreren Seen der Gimåarmen vor. Diese Forellen-Seen gehören der Gr. III und IV an, mit Ausnahme von 5 ziemlich kleinen Seen, 3 innerhalb der Gr. I und 2 innerhalb der Gr. II. So kommt sie im Persjulsonstjärn C 119, im Gastjötjärn C 111 und im Rottjärn C 115 vor. In diesen sämtlichen Seen findet man der Barsch und im Rottjärn auch die Quappe. Die Forelle hat indessen hier geeignete Laich- und Aufwachsplätze und kommt sicher erst bei einer solchen Grösse zu den Seen, dass sie für die Bestände kleinwüchsiger Barschen kein Beutefisch mehr ist. Dieses gilt wahrscheinlich auch für den zur Gr. II gehörenden V. Rottjärn C 113, sowie Mannsjön B 106, in denen abgesehen von der Forelle auch die gewöhnlichen fünf Arten, Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und im Mannsjön auch Aal sowie Äsche und Maräne vorkommen.

Andere Faktoren, die auf die Forelle einwirken, ist der pH-Wert und der O₂-Gehalt. Früher hat Dahl (1926) gezeigt, dass die Forelle sich im Wasser mit allzuniedrigem pH nicht fortpflanzt. Der pH-Wert des Wassers ist indessen in den genannten Forellen-Seen nicht höher, als in der Mehrzahl der übrigen Seen der Gruppe I und II (Tabelle 3 u. 4.). Es kann deshalb kaum der pH-Wert allein sein, der mit sich bringt, dass die Forelle in anderen

Seen dieser Gruppe fehlt, selbst wenn einige Seen aus diesem Anlass für die Forelle ungeeignet sind. Die O_2 -Verhältnisse in Forellen-Seen der Gr. I und II sind im Sommer gut. Im Winter wurde allein der Gastsjön untersucht und da ohne grösseres O_2 -Defizit. Eine grosse Zahl der Seen in Gruppe I und II hat indessen solche O_2 -Verhältnisse, dass sie wie anzunehmen ist das Vorkommen der Forelle unmöglich machen. Sicher ist das Fehlen von zum Laichen und Aufwachsen geeignete Bächen ein weiterer wichtiger Begrenzungsfaktor.

Oben ist dargestellt worden, dass die fünf Arten, Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und Aal in sämtlichen Gruppen vorkommen und zwar nicht nur in den grösseren, sondern auch in den kleineren Seen. Letztere sind von ganz verschiedener Art. Einige sind Endseen, oft mit kurzen Verbindungen zu grösseren Seen, z.B. der Bodtjärn D 85, Tormyrtjärn D 35, Mörtsjötjärn D 30, Bredtjärn D 31 und Långtjärn D 32, Nästjärn B 105 und Lövsjötjärn B 102. In mehreren von diesen Seen mit einem Areal von nur einem oder nur einigen ha herrscht während des Winters fast völliger oder absoluter O_2 -Mangel (Figur 11 und 17). Die Erklärung für ihre Fischfauna kann nur die sein, dass sich die Fische während des Winters in die grösseren naheliegenden Seen begeben, um im nächsten Jahr wieder in die Kleinseen hinaufzugehen. Ein anderer Typ dieser kleinen Seen, in denen die letztgenannten Fischarten auftreten, sind Durchflusse. Beispiele hierfür bilden der Stöveltjärn D 71, der Lilltjärn C 120 und der Sörtjärn B 99, die sämtlich eine Grösse von 1 bis 1,5 ha haben. Die O_2 -Verhältnisse sind hier bedeutend besser als in den erstgenannten Seen. Zwar ist nur der Sörtjärn während des Winters untersucht worden (Figur 17), aber der Verlauf der O_2 -Kurven hier und in den übrigen Seen während des Sommers (Figur 12 und 13) zeigen nur eine schwache Neigung auf die Tiefe zu. Zu einem dritten Typ von Kleinseen, in denen diese Arten vorkommen, gehören die kleinen Sickerseen Gäddtjärn B 121 und 122 (Figur 18 und 20) sowie der St. Meckflotjärn B 119 in welchem letzterem aber ausser dem Hecht nur der Barsch vorkommt. Hier ist der O_2 -Gehalt besonders während des Winters (Figur 25) jedoch ziemlich niedrig. Es ist aber möglich, dass ein totaler O_2 -Mangel nicht vorkommt. In jedem Fall soll der Hecht in diesen Seen Jahr für Jahr vorkommen.

Das Vorkommen des Hechts in vielen Seen mit relativ ungünstigen O_2 -Verhältnissen zeigt indessen, dass er nicht so empfindlich für einen niedrigen O_2 -Gehalt ist, wie oft angenommen wird. Verschiedene Forscher haben im übrigen recht verschiedene Resultate bei dem Studium der Senkung des O_2 -Gehalts, den verschiedene Fische noch aushalten, erhalten. WILDING (1939) behauptet 2,25 mgl bei einer Temperatur von 20 bis 26°C als unteren Grenzwert für den Barsch, während MOORE (1942) 3,5 mgl als Grenze für die meisten Fischarten bei höherer Temperatur (15—26°C) und dass nur während des Winters bei 0—4°C dieser Wert so tief wie bis zu 2,0 mgl angesetzt werden kann. COOPER und WASHBURN

(1949) geben als Stufen-Werte für den Hecht ca. 2,3 mg/l und für den Barsch 1,5 mg/l an. Nach VALLIN (1954) sterben Hecht und Barsch, und nach MARG. BROWN (1957) Barsch erst bei etwa 1 mg/l.

Das Vorkommen in vielen Seen der Gr. I zeigt weiter, dass Wasserfarbe, Transparenz und pH-Wert keine grössere Bedeutung als begrenzende Faktoren für den Hecht und die übrigen gewöhnlichen Arten haben können. Dass sie in verschiedenen Seen, in denen der Barsch vorkommt, fehlen, beruht wahrscheinlich auf dem Mangel an geeigneten Laichplätzen. Mehrere solche Barschseen haben nur quere Ufer oft von Schwingmooren bestehend, die sich grösstenteils mit dem Wechsel des Wasserstandes erhöhen und senken. Weder Ufer noch Boden sind deshalb vom Laichstandpunkt aus gesehen, für Hecht, Quappe oder Plötze besonders geeignet. Schliesslich darf die Konkurrenz nicht vergessen werden, die in einem kleinen und seichten See zwischen den Fischarten auftreten muss, in dem die verschiedenen Lebensräume in einander übergehen müssen. Es ist eine bekannte Tatsache, dass in solchen Fällen der Barsch leicht als Sieger hervorgeht, vielleicht teilweise wegen seiner besonderen Fortpflanzung.

Wahrscheinlich sind sämtliche fünf Fischarten in die meisten der Seen, in denen sie sich heute befinden, aktiv hinaufgestiegen. Hierfür spricht die Anwesenheit der Quappe, einer Fischart, die soweit man aus Literatur und Hörensagen feststellen kann, niemals Gegenstand einer Einsetzung war. Selbst wenn die Quappe sehr befähigt ist, auch in kleinen Wasserläufen hinaufzuwandern, scheint es glaubhaft, dass ausser dem Aal auch Hecht, Barsch und Plötze gleichzeitig wie die Quappe in viele Seen hineingekommen ist.

Was schliesslich den Barsch betrifft, so erklärt dessen soeben erwähntes Konkurrenzvermögen, dass er in vielen Fällen allein herrschend ist. Gleichzeitig wirkt hierzu die ebenfalls bereits erwähnte grössere Härte gegenüber einem niedrigen O₂-Gehalt und seinen geringeren Forderungen an Laichplätze mit. In Kleinseen, deren Typ hier infrage kommt, gibt es immer Reisig und Abfall als geeignete Unterlage für die Eierstränge des Barsches. Der Faktor, der die Ausbreitung des Barsches in den Kälarne-Seen begrenzt, ist deshalb sicher der O₂-Gehalt. Sicherlich sind auch hier seine Forderungen, wie erwähnt, nicht hoch. Gewisse Versuche u.a. von PEARSE (1934) haben gezeigt, dass der Barsch sogar kurzere Proviantierungsfahrten nieder in ein fast O₂-freies Hypolimnion macht, um zu den im Profundal befindlichen *Chironomus*-Larven zu kommen. Aber, wenn der O₂-Gehalt in der ganzen Wassermasse unter den für die Art notwendigen Stufenwert sinkt, kann er natürlich nicht leben (ALM 1946).

Hiermit sind wir zu der Frage nach der Ursache gekommen, weshalb so viele Seen Fischleer sind. Tabelle 27 zeigt, dass 12 von den 28 fischleeren Seen innerhalb einer der Gr. I und II, samt 2 innerhalb einer der Gr. III und IV liegen. Aus einem Vergleich dieser Tabelle mit den Tabellen 3 bis 6 geht weiter hervor, dass es sich hier meist um sehr kleine Seen, die meisten

nur von 1 bis 2 ha handelt. Am grössten ist V. Rörtjärn C 157 in der Gr. I mit 5,5 ha, der Klingertjärn D 116, in Gr. III, mit 3,5 ha und der Svarttjärn C 279, in der Gr. III, mit 3 ha. Betr. der Tiefe kommen die fischleeren Seen sowohl unter den seichten von 1,5 bis 2 m als auch unter den tiefen, unter ihnen mehrere von 7 bis 8 m und einige sogar von 9 bis 11 m vor. Die Seen sind im übrigen von sehr wechselndem Typ, sowohl was Lage als auch was Umgebung betrifft. Sie sind im allgemeinen End- und Sickerseen und die meisten, nämlich 22, haben ganz oder teilweise Moorufer. Der Umstand, dass sie gleich zahlreich in Gr. II wie in Gr. I sind, und einige sogar in den übrigen Gruppen vorkommen, zeigt weiterhin, dass Wasserfarbe, Transparenz und pH keine grosse Rolle spielen können.

In einigen Fällen kann die Fischleere darauf beruhen, dass die Fische nicht selbst zu den Seen aufwandern konnten, und vielleicht auch keine Einsetzungen vorgenommen wurden. Dieses kann der Fall gewesen sein, bei dem Nissetjärn C 215, Svarttjärn C 279, V. und Ö. Gravtjärn C 197—8, Svarttjärn Bräcke, den beiden Hälttjärn C 277—8 und dem Lilltjärn C 321. In anderen Seen, die in der Nähe von fischführenden Seen und mehr im Niveau mit diesen liegen, haben sich zweifellos früher einmal Fische gefunden (ALM 1937), sind aber seitdem verschwunden, ohne dass eine Neurekrutierung von Fischen durch aktive Einwanderung oder durch Einsetzung vor dem Beginn der Untersuchungen geschehen ist. Aus den oben genannten Gründen muss dieses in letzter Hand für den Barsch gelten, und man kann wohl ohne weiteres davon ausgehen, dass es die O₂-Verhältnisse in diesen Seen waren, die das Verschwinden verursacht haben. In verschiedenen von diesen Seen haben ja die Untersuchungen gezeigt, dass während des Winters ein absoluter O₂-Mangel entsteht, der wahrscheinlich jährlich eintritt. Dies muss der Fall sein bei dem V. Vontjärn D 72 (Fig. 12), Lugnsjötjärn D 127 (Fig. 12), Klingertjärn D 116 und Gröningstjärn D 115 (beide fig. 18), Skimsåstjärn D 45, (Fig. 21) und Lilltjärn C 112 (Fig. 22). Ähnliche Verhältnisse sind besonders von Amerika berichtet worden, wo u.a. von MOORE (l.c.), GREENBANK (1945), COOPER und WASHBURN (l.c.), HASLER (1951, 1953), RAWSON und RUTTAN (1952), JONES (1952) und SCIDMOORE (1957) recht umfassende Untersuchungen über die Ursachen von Fischleere, Winter-Sterben und fehlgeschlagenen Fischeinsetzungen angestellt wurden. Auch PUKE (1950) hat diese Probleme studiert und durch Lufteinblasen versucht, ein Winter-Sterben zu verhindern. In anderen von den Kälarne-Seen tritt ein totaler O₂-Mangel nicht jährlich auf. In ihnen kann deshalb während kürzerer oder längerer Zeit Fische vorgekommen sein. Während eines langen und schneereichen Winters kann indessen totaler O₂-Mangel mit dem Ergebnis, dass die Fische verendeten, aufgetreten sein. Verschiedene in den letzteren Jahren vorgenommene Fischeinsetzungen haben gezeigt, dass es mehrere solche Fälle gibt, z.B. im: Barn-tjärn B 118 und Hundtjärn D 70 (beide Fig. 11), Ö. Vontjärn D 73 und Grästjärn D 69 (beide Fig. 12) sowie Ilvåstjärn D 33 (Fig. 15). Diese Fälle

werden jedoch in dem einleitungsweise genannten späteren Teil der vorliegenden Zusammenstellung näher diskutiert werden.

Zusammenfassend kann über das Fischvorkommen in den Kälarne-Seen folgendes gesagt werden: Die Seen innerhalb der Gr. I und teilweise auch der Gr. II waren offenbar nur für Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und Aal geeignet. In vielen von ihnen hat sich nur der Barsch halten können und eine grosse Anzahl dieser Seen war fischleer. Der Mangel an Fischen in diesen beruht teils auf der Lage der Seen und der Unmöglichkeit für die Fische zu ihnen aufzuwandern, teils und hauptsächlich auf den ungünstigen O_2 -Verhältnissen, mit jährlichem oder jedenfalls in gewissen Jahren vollständigem O_2 -Mangel in der ganzen Wassermasse. Das Milieu als solches ist dagegen wahrscheinlich von keiner grösseren Bedeutung. Das gleichzeitige Vorkommen der fünf genannten Fischarten in den meisten dieser Seen zeigt klar, dass dieses nicht der Fall sein kann. Die besonders grosse Härte des Barsches gegenüber einem niedrigen O_2 -Gehalt und seine überall guten Laichmöglichkeiten erklären weiter, dass er sich sogar in Seen halten kann, die die übrigen Arten mit grösseren Forderungen an O_2 und Laichplätze aus den genannten Gründen nicht zufriedenstellen können.

In diesen Seen, der Gr. I und II angehörig, fehlt indessen fast oder ganz die Coregonen, die Forelle und die übrigen Fischarten, die innerhalb der Gr. III und IV mehr oder weniger gewöhnlich sind. Hier ist es möglich, dass die Wasserbeschaffenheit — und insbesondere der Humusstandard und der pH eine grössere Rolle als für die fünf vorausgenannten Arten gespielt hat. Spätere in der Regie der Versuchsstation vorgenommene Einsetzungen haben indessen gezeigt, dass dieser Faktor selbst für diese Fischarten von mehr untergeordneter Bedeutung sein muss. Sowohl die Coregonen wie die Forelle und selbst der Saibling, eingesetzt in fischleere Seen, haben sich nämlich gut gemacht und guten Grössenzuwachs gezeigt. Aber sie haben sich nicht fortgepflanzt. Das zeigt, dass das Fehlen der letztgenannten Fischarten in Seen der Gr. I und II in erster Linie auf anderen Faktoren als z.B. dem Humusgehalt und dem pH beruht. Hierbei spielt sicher, wie oben gesagt, a) das Fehlen geeigneter Laichplätze sowohl in Seen als auch für die Forelle in den Zu- und Abflüssen, b) die geringe Grösse der Seen und c) die O_2 -Verhältnisse die grösste Rolle. Der erste Faktor bringt es mit sich, dass, sich selbst wenn Fische eingesetzt wurden oder selbst aufwandern, ein fester Bestand nicht anders als dadurch, dass die Aufwanderung von Jahr zu Jahr geschieht, bilden kann. Die geringe Grösse der Seen bildet, wie aus den Aussetzungen der Versuchsstation hervorgeht, an und für sich kein absolutes Hindernis für zumindest mehrere von den infrage kommenden Arten. Hier ist es die Konkurrenz des engen und mit anderen, härteren Arten geteilten Lebensraums, der eine Sperre bildet. Gewiss haben die Coregonen sich mancherorts im Lande als konkurrenzkräftiger als Forelle und Saibling erwiesen. Aber in kleinen Seen, da Barsch und Hecht vorkommen, können

sie sich offenbar nicht behaupten. Dass der O_2 -Faktor, der in Seen der Gruppe I und II oft einen, jedenfalls im Hypolimnium, totalen Mangel zeigt, ein Hindernis für das Vorkommen der mehr fordernden Fischarten bilden kann, ist gegeben. Schliesslich findet sich die Möglichkeit, dass gewisse Fischarten, z.B. Aland, Brachsen und Äsche, selbst, wenn die Verhältnisse im übrigen günstig sind, in allzu kleinen Seen nicht gedeihen.

Die hier genannten Umstände spielen in Seen der Gr.III und IV nicht die gleiche Rolle. Teils sind diese Seen oft grösser mit daraus folgender verminderten Konkurrenz zwischen verschiedenen Fischarten, teils erboten sie hier grössere Variationsmöglichkeiten bzgl. Ufer- und Bodenbeschaffenheit und somit für die Mehrzahl der Arten bessere Laichbedingungen. Selbst die hierher gehörenden fliessenden Wasser sind aus dem Laichgesichtspunkt besser, als die oft ausgetrockneten Kleinbäche innerhalb der Seen der Gr. I und II. Teilweise sind schliesslich die O_2 -Verhältnisse im allgemeinen günstiger und das Milieu als solches wahrscheinlich besser für die meist fordernden Arten. Es ist somit ganz natürlich, dass die Fischfauna in diesen Seen im allgemeinen artenreicher als in Kleinseen innerhalb der Gr. I und II ist. Direkt oder indirekt wird die Zusammensetzung der Fischfauna demnach in verschiedenen Seen von dem allgemeinen limnologischen Typus beeinflusst. Hierdurch erklärt sich auch völlig die früher genannte Übereinstimmung in der Lage der Seen ohne Fisch und Seen mit verschiedenen Arten in einem jeden der kleineren Wassersysteme, wie auch das Vorkommen oder der Mangel verschiedener Arten in Seen einer jeden der 4 Gruppen.

XII. Vergleichende Übersicht über die vier Gruppen

Der voraufgehende Bericht über die limnologischen und Fischerei-Verhältnisse in den vier Seengruppen hat die verschiedenen Faktoren einzeln behandelt. Hier soll nun eine kurzgefasste Zusammenfassung dieser Faktoren für jede einzelne dieser vier Gruppen gegeben werden.

Zur Gruppe I sind sämtliche Seen, insgesamt 33, mit einer Transparenz von weniger als 2,0 m gerechnet worden. Es handelt sich hier hauptsächlich um kleine, oft seichte Seen, meist in Wald- und Moorgebieten, oft fast ganz von Schwingufern umgeben, und meist um Sicker- und Endseen. Die Seefarbe wechselt zwischen brau und gelbbraun, die pH-Werte schwanken zwischen 6,1 und 6,5. Sie betragen oft aber auch weniger als 6,0. Die niedrigen oder hohen Werte zeigen keinen Zusammenhang mit der Grösse und Tiefe der Seen. Die Werte für Alkalinität und Leitfähigkeit sind meistens sehr niedrig, oft nur 0,02—0,05 resp. 16,5—21, doch zeigen einige Seen auch höhere Werte, z.Bsp. für die Alkalinität solche von 0,49—0,66 und für die Leitfähigkeit in einem Falle sogar einen höheren Wert als 60.

Die seichtesten Seen wie auch die wenigen Durchflusseeseen haben im Sommer keine Temperatur-Schichtung, obschon die T.-kurven mehrfach m.o.w.

schräg sind. In den etwas tieferen Seen, vor allem, wenn sie vor Winden geschützt sind, kommt eine deutliche stabile Schichtung vor. In Seen mit einer Tiefe von mehr als 4—5 m findet man ein Epilimnion von oft nur 1—2 m vertikalen Ausdehnung und meistens ein scharf ausgeprägtes Hypolimnion mit einer Temperatur von 4—6°C. Einige Seen sind, wenigstens in gewissen Jahren, meromiktisch.

Die O₂-Kurven wechseln im Sommer von rein orthograden — in Seen ohne T-Schichtung — bis zu sehr scharfen klinograden Kurven in den meisten Seen. Recht oft zeigt das unterste Hypolimnion vollständigen O₂-Mangel. Im Winter gilt dasselbe oft für die ganze Wassermasse, und fast immer sind die O₂-Kurven dann sehr schräg. Nur einige Durchflüsse zeigen auch dann ziemlich hohe O₂-Werte.

Die Vegetation ist in den meisten Seen dieser Gruppe ziemlich reich, hauptsächlich aus *Potamogeton natans*, *Nymphaea* und *Nuphar* bestehend. Oft werden die Seen von spärlichen Beständen an *Carex* und *Equisetum* umgeben. Bisweilen kommen auch *Myriophyllum alterniflorum* und *Potamogeton alpinus* und *gramineus* vor. *Utricularia*, *Characeen* und *Amblystegium* sind in mehreren Seen ziemlich häufig. Es gibt aber auch Seen dieser Gruppe, die fast aller Vegetation entbehren.

Die litorale und profundale Bodenfauna zeigt grosse Variationen in den verschiedenen Seen. In vielen Seen ist sie ziemlich reich, mit einem Gewicht gewisser Probestflächen von bis zu 40—50 gr/m². Die Durchschnittszahlen sind im Litoral 11,3 gr und im Profundal 2,6 gr/m². Die recht hohe Ziffer für das Litoral beruht wahrscheinlich darauf, dass mehrere dieser Seen fischleer waren und die Fauna somit durch Fischfrass nicht vermindert wurde. Charakteristisch für die Seen dieser Gruppe sind *Chironomus plumosus* und *Ch. bathophilus* wie auch *Sergentia*-Arten. Weiter ist *Corethra* recht häufig. Von Ephemeriden kommt nur *Caenis* vor.

Was das Plankton betrifft, so wurden die in den späteren Gruppen vorkommenden Schizophyceen *Microcystis* und *Anabaena* nicht gefunden. Von den Diatomaceen kamen *Fragilaria* ganz allgemein, *Asterionella* dagegen selten vor. Die gewöhnlichsten Zooplanktonarten waren *Asplanchna* und *Kellicottia*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris pellucida*, *similis* und *coregoni obtusirostris*, *Diaphanosoma* und *Eudiaptomus graciloides*.

Bezüglich der vorkommenden Fischarten gilt für die Seen innerhalb sämtlicher vier Gruppen folgendes: Mit einigen wenigen Ausnahmen sind sie über der höchsten Küstenlinie belegen. Die vorkommenden Fischarten sind deshalb teils, wenn dies auf Grund der Beschaffenheit des Geländes möglich war, selbst zu den Seen aufgewandert, teils durch Umsorge der Bevölkerung eingesetzt worden, was schon in lange zurückliegenden Zeiten geschah.

Die Seen innerhalb die Gruppe I haben eine verhältnismässig arme Fischfauna. Fast ein Drittel von ihnen ist ganz fischleer. In vielen der übrigen kommt nur der Barsch vor. Sonst sind Bestände von Barsch, Hecht, Plötze,

Quappe und Aal für viele Seen typisch. In drei Seen findet man sogar Forellen. Die Fischleere beruht in gewissen Fällen auf der Lage der Seen, die eine aktive Einwanderung verhindert hat. In den meisten Fällen aber hängt sie mit den ungünstigen O₂-Verhältnissen, besonders mit dem jährlichen oder in besonders strengen Wintern auftretenden, totalen O-Mangel zusammen. Wahrscheinlich erklärt sich in manchen Fällen so auch der Artenmangel in übrigen. Letzterer hängt aber auch mit dem Mangel angeeigneten Laich- und Aufwuchsplätzen in diesen Seen, die oft von Schwingmooren umgeben sind, zusammen. Dies gilt jedoch nicht für den Barsch, der auf Reisig und Abfällen laicht, weshalb er in vielen Seen, in denen andere Arten fehlen, vorkommt. Auch die grössere Konkurrenzfähigkeit des Barsches bringt es mit sich, dass er sich in diesen kleinen Seen mit begrenzten und zusammenfallenden Nischen für verschiedene Fischarten recht wohl behaupten kann.

Zur Gruppe II sind 49 Seen mit einer Transparenz von 2,1—3,0 m gerechnet worden. Auch sie sind meistens klein und ziemlich flach, meist messen sie 4 bis 5 m an Tiefe, aber einige sind auch über 10 m, und einer ist sogar 17 m tief. Die meisten liegen, wie die Seen der Gruppe I in Wald- und Moorgebieten, 11 sind ganz von Mooren umgeben. Um einige Seen dieser Gruppe finden sich auch kultivierte Felder. Die meisten sind End- und Durchflussseen, nur 9 sind isolierte Sickerseen. Die Seefarbe ist gelbbraun bis gelb, nur in einem Seen braun, in 10 Seen aber gelbgrün. Die pH-Werte schwanken meistens zwischen 6,6 und 7,0, sind aber in 5 Seen höher als 7,0 und in 2 Seen niedriger als 6,0. In 4 dieser Seen mit einem pH gleich oder grösser als 7,0 haben sich kalkhaltige Ablagerungen gezeigt. Sowohl Farbe wie pH sind, wie es scheint, von der Grösse oder Tiefe der Seen nicht beeinflusst worden. Die Werte für Alkalinität und Leitungsvermögen sind im Durchschnitt höher als in den Seen der Gr. I, in den meisten Seen 0,21—0,40 resp. 31—50. Es finden sich aber auch einige Seen mit niedrigen, andere wiederum vereinzelt mit sehr hohen Werten, im Bredtjärn D 31 und Långtjärn D 32, sogar mit über 1 für die Alkalinität und im Ältjärn C 121 und Lillsjön B 126 mit zwischen 70 und 80 für das Leitungsvermögen.

Betreffend der Temperatur- und O₂-Verhältnisse stimmen die Seen innerhalb der Gruppen I und II im grossem gesehen überein. Viele Seen der Gruppe II zeigen so — während des Sommers — einen totalen O₂-Mangel im unteren Hypolimnion und in mehreren von den kleineren Seen gilt dies für die ganze Wassermasse während des Winters.

Die meisten Seen innerhalb der Gruppe II zeigen auch betreffend der Vegetation Übereinstimmung mit den Seen der Gruppe I. So kommen weiter *Nymphaea*, *Nuphar* und *Potamogeton natans* und als Kranzvegetation *Carex* und *Equistum* am häufigsten vor. Hinzu treten aber *Phragmites* und in einigen Seen sogar *Scirpus*, der in den Seen der Gruppe I fast vollständig fehlte. *Utricularia*, *Characeen* und *Amblystegium* sind weit gewöhnlicher, und in

drei Seen tritt *Isoetes* auf. Auffallend ist das Vorkommen von *Myriophyllum spicatum* und *M. verticillatum* sowie der *Potamogeton*-Arten *lucens*, *perfoliatus*, *obtusifolius*, *zosterifolius*, *praelongus* und *pusillus* in mehreren Seen vor allem in Seen mit einem pH, das grösser als 7,0 ist, aber auch in einigen anderen Seen. Einige Seen sind dagegen besonders vegetationsarm.

Die Bodenfauna stimmt oft mit der der Seen in der Gruppe I überein. Unter den Chironomiden kommt jedoch *Eutanytarsus* hinzu und *Corethra* ist weniger allgemein. Dagegen beginnt *Sialis* in mehreren Seen vorzukommen. In einigen wenigen Seen, die teilweise Stein- und Sandstränder haben, trifft man auf *Gammarus* und *Pallasea* sowie *Asellus*. Im übrigen schwankt der Reichtum an Individuen und das Gewicht bedeutend. Die höchsten Gewichte für gewisse Probestellen betragen 14—16 gr/m², in einem See erreicht das Gewicht aber sogar 38 gr/m². Im Durchschnitt erhielt man ein Gewicht von 5,7 gr im Litoral und von 4,8 gr/m² im Profundal, es ist somit im Litoral bedeutend niedriger als in den Seen der Gruppe I.

Die Zusammensetzung des Planktons zeigt grosse Ähnlichkeiten mit den Seen der Gruppe I, jedoch mit einer Zunahme von einigen und einer Minderung von anderen der genannten Zooplanktonformen. In einigen wenigen von den grössten Seen treten *Microcystis* und *Anabaena* auf. Neben anderen Formen kommen *Conochilus unicornis*, *Eudiaptomus gracilis* und *Heterocope appendiculata* bedeutend häufiger als in den Seen der Gruppe I vor.

Die Fischfauna in den Seen der Gruppe II ist im grossen gesehen die gleiche wie in den Seen der Gruppe I. Die Kombination Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und Aal ist jedoch üblicher und der Barsch allein kommt nur in 5 Seen vor, während 12 Seen fischleer sind. In verschiedenen, besonders grösseren Seen kommen nun auch Coregonen sowie in einzelnen Fällen Äsche, Uckelei und Brachsen vor. Die Elritze findet man in mehreren und die Forelle in einigen Seen, während der Saibling in nur einem einzigen hochbelegenen See, in den man offenbar nur diese, aber keine andere Art eingesetzt hat, vorkommt. Selbst wenn die Seen nach Lage und ihren hydrographischen und chemischen Verhältnissen im grossen gesehen an die Seen der Gruppe I erinnern, sind doch, was auch die artreichere Fischfauna erklärt, die Variationen hier grösser. Das Fehlen von Fischen in gewissen Seen darf denselben Faktoren zugeschrieben werden, die für die Seen der Gruppe I gelten.

Die Seen der Gruppe III, 37 an der Zahl, haben eine Transparenz von 3,1—5,0 m, am häufigsten von 3,6—4,0 m. In einem See, dem Nissetärn, zeigen die Transparenzziffern recht grosse Variationen, nämlich zwischen 2,1 und 7,3 m. Die Seen in dieser Gruppe unterscheiden sich von den Seen der beiden vorhergehenden Gruppen anmerkungswert durch die grössere Oberfläche, wenn man von 6 kleinen Seen von höchst 2,5 Hektar absieht. Sie sind auch, im grossen gesehen, tiefer und zwar sind ungefähr gleich viele 10—20 wie 5—10 m tief. Die meisten sind Durchflusse. Nur 5 kleine Seen sind von

Mooren umgebene Sickerseen, während die übrigen von Wäldern und mehrere von bebauten Feldern umgeben sind. Die Seefarbe ist meistens gelbgrün (18 Seen), in 14 Seen aber gelb und in 5 Seen grün. Die pH-Werte variieren im allgemeinen zwischen 6,6—7,0. Sehr niedrige Werte, im Mittel kleiner als 6, haben drei von den kleinsten Seen. Dagegen haben acht Seen pH Mittelwerte von mehr als 7. Auch in 4 Seen dieser Gruppe trifft man kalkhaltiges Sediment und der pH-Wert ist in diesen Fällen 6,9—7,1. Die 3 Seen mit niedrigen pH-Werte weisen auch sehr niedrige Alkalinitätswerte von weniger als 0,10 und, wenn untersucht, auch niedrige Werte für das Leitungsvermögen auf. Im allgemeinen sind jedoch die Werte für Alkalinität höher als in den Seen der Gruppe II, nämlich meist 0,31—0,60. Die höchste Ziffer beträgt 0,69. Obgleich die Alkalinität der Seen der Gruppe III im Durchschnitt höhere Ziffern als die der Gruppe II aufweist, erreicht keiner von diesen Seen gleich hohe Werte wie einige Seen der Gruppe II. Die Werte für das Leitungsvermögen sind so gering, dass sie kaum mit denen der Gruppe II verglichen werden können. Sie variieren aber stärker, nämlich von weniger als 20 bis zu 81,9.

Da die Seen innerhalb dieser Gruppe im allgemeinen grösser und tiefer als die Seen der Gruppen I und II sind und weniger Humus führen, nähern sich die Temperatur- und O₂-Kurven immer mehr den für oligotrophe Seen gewöhnlichen Typus. Man findet so beide, orthograde und klinograde O₂-Kurven, aber selbst in letzterem Falle tritt selten ein totaler O₂-Mangel im Hypolimnion auf. Auch im Winter ist der O₂-Gehalt oft relativ hoch, zu mindesten in den oberen Wasserschichten. Nur in einzelnen Fällen und in gewissen Jahren nähert er sich dem totalen Defizit in der ganzen Wassermasse. In einzelnen Seen trifft man heterograde O₂-Kurven.

Die Vegetation in Seen der Gruppe III unterscheidet sich deutlich von der in den vorhergehenden Gruppen. *Potamogeton natans* und *Nuphar* sind nicht mehr so gewöhnlich. Dagegen kommen die für die Seen der Gruppe II neu hinzugekommenen *Myriophyllum*- und *Potamogeton*-Arten recht allgemein vor, besonders in Seen mit einem pH über 7,0. Auch *Potamogeton mucronatus* kommt in 2 Seen vor. *Utricularia* ist sehr selten. Statt ihrer tritt nun *Isoetes* recht häufig auf, und als neu für diese Gruppe kommt *Lobelia* hinzu. Die Veränderungen der Vegetationszusammensetzung dürften meist auf dem Vorkommen von harten Ufern mit Stein, Geröll und Sand in vielen von diesen Seen beruhen. Die edaphischen Faktoren sind darum für z.B. *Isoetes* und *Lobelia* hier günstiger als in den Seen der Gruppen I und II.

Für die Bodenfauna der Seen dieser Gruppe sind von den *Chironomiden* besonders *Tanyptinen* und *Stichtochironomus* charakteristisch. *Corethra* kommt sehr selten, *Sialis* dagegen bedeutend häufiger als in den Seen der vorhergehenden Gruppe vor, und weiter trifft man unter den Ephemeriden neben *Caenis* in mehreren Seen auch *Ephemera*. *Asellus*, *Gammarus* und *Pallasea* kommen in manchen Seen vor. Das Gewicht für verschiedene

Probeflächen wechselt stark, wie es auch in den beiden vorhergehenden Gruppen der Fall war. Gewichte von ca 20 gr und in einem Fall sogar 59 gr/m² können als Maximum angeführt werden. Im Durchschnitt war das Gewicht 5,1 gr im Litoral und 2,8 gr/m² im Profundal, im ersteren Falle somit ungefähr das gleiche wie für die Seen der Gruppe II.

In sämtlichen Planktonproben von Seen der Gruppe III kamen die vorgenannten Schizophyceen vor. *Fragilaria* ist nun selten, *Asterionella* dagegen gewöhnlicher als in den Seen der vorhergehenden Gruppen. Letzteres gilt auch für *Conochilus unicornis*, *Bosmina coregoni longispina* und *Daphnia longispina galeata*. Ungewöhnlicher sind dagegen die für die Gruppe I genannten *Ceriodaphnia*- und *Bosmina*-Arten sowie *Diaphanosoma* deren Vorkommen sich von Gruppe I zu Gruppe III allmählich vermindert.

Die Fischfauna in der Mehrzahl der Seen dieser Gruppe ist bedeutend artreicher als die in der Gruppe II. Besonders die Coregonen und Forellen sind gewöhnlich, aber auch Äsche und Brachsen kommen in vielen Seen vor. Dasselbe gilt für Elritze und Uckelei. Als neue Arten treten in einzelnen Seen Kaulbarsch, Aland und Stint auf. Nur 2 kleine Seen sind fischleer, und in einem See kommt nur der Saibling vor. Sicherlich ist der Grund hierfür der gleiche der für den in der Gruppe II genannten Saibling-See galt. Als wichtigste Erklärung für die artreichere Fischfauna dürften in erster Linie der grössere Umfang und die grössere Tiefe und die daraus folgende abwechslungsreichere Umgebung und Uferbeschaffenheit sowie die günstigeren Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse genannt werden.

Die Gruppe IV schliesslich umfasst die 11 Seen, die eine Transparenz von mehr als 5,0 m, meist variierend zwischen 5,5 und 6,0 m haben. Mit Ausnahme von drei sehr kleinen mit nur 1—1,5 ha Umfang gehören sämtliche Seen innerhalb dieser Gruppe zu den grössten der untersuchten Seen. Sie sind meist auch verhältnismässig tief, nämlich bis zu 30 m, wobei allerdings 1 See eine Tiefe von nur 6 m hat. Fast alle Seen sind von Wald und 5 teilweise von kultivierten Gebieten umgeben. Nur 2 Seen grenzen an Moore und zwei sind typische Sickerseen, die meisten aber echte Durchflusse. Die Seefarbe ist gelbgrün bis grün, nur in einem See ist sie gelb. In 8 von diesen 11 Seen liegen die pH-Mittelwerte zwischen 6,6 und 7,5, in einem See allerdings unter 6,0. Die Alkalinität ist nur in 4 Seen mit Werten zwischen 0,24 und 0,49 und das Leitungsvermögen nur in 2 Seen mit Werten von 39,7 und 48,1 untersucht worden.

Gewisse Seen innerhalb der Gruppe 4 weisen eine deutliche T-Schichtung mit dem in solchem Fall gewöhnlich tief belegenen Metalimnion auf. In anderen Seen wieder sind die Temperaturen gleichmässiger und selbst das nur schwarz abgegrenzte Hypolimnion scheint eine ziemlich hohe Temperatur zu haben. Die O₂-Kurven sind meist mehr oder weniger orthograd, in gewissen Seen aber ausgeprägt klinograd, doch ohne stärkeres O₂-Defizit. In einigen der kleinen Seen findet man heterograde O₂-Kurven.

Die Vegetation ist in diesen Seen sehr spärlich. Im grossen gesehen kommen jedoch mit Ausnahme einiger *Potamogeton*-Arten die meisten der für die Gruppe III genannten Arten vor. Auch 2 von den 3 hierher gehörigen sehr kleinen Seen sind äussert vegetationsarm, der dritte von ihnen hat dagegen eine ziemlich reiche Vegetation, die allerdings nur aus *Phragmites* und *Potamogeton natans* besteht.

In den Seen der Gruppe IV konnten Proben, die der Bodenfauna galten, nur in geringer Zahl genommen werden. Sie umfassten meist das Profundal. Die vorkommenden Formen waren, im grossen gesehen meist die gleichen wie in der Gruppe III, die Individuenanzahl und die Gewichte aber waren bedeutend geringer, so betrug das Gewicht im Durchschnitt nur 2,3 gr im Litoral und 0,6 gr/m² im Profundal.

Für die wenigen Planktonproben in diesen Seen gilt dasselbe, was für die Seen innerhalb der Gruppe III angeführt wurde.

Dasselbe ist der Fall mit der Fischfauna in den grösseren Seen. Hier trifft man nämlich, obgleich nicht in sämtlichen Seen, mit Ausnahme von Brachsen und Uckelei alle die Arten die für die Gruppe III genannt wurden, an. Von den 3 kleinen Seen sind 2 fischleer und im dritten kommt nur der Barsch vor.

Diese kurze Übersicht zeigt, dass die auf der Transparenz (Humusstandard) der Seen basierende Einteilung in 4 Gruppen, von gewissen Ausnahmen abgesehen, im grossen auch Gültigkeit für die meisten anderen Faktoren hat. Im Zusammenhang mit der schrittweisen Zunahme der Transparenz von Gruppe I zu Gruppe IV ändert sich so auch die Seefarbenscala von braun zu grün, die pH-Werte steigen und ebenso die Ziffern für Alkalinität und Leitungsvermögen, und zwar ist alles abhängig von der Beschaffenheit der nächsten Umgebungen. Wegen dem bereits geschilderten Beziehungen zwischen diesen Faktoren hätte beispielsweise eine Einteilung nach Farbe oder pH-Werten ungefähr das gleiche Resultat ergeben.

Die Temperatur- und O₂-Verhältnisse schwanken in hohem Grad in sämtlichen Gruppen, abhängig von den morphometrischen Verhältnissen, der Beschaffenheit der Umgebungen etc. Es zeigt sich aber doch eine gewisse Tendenz von sehr stark geschichteten Seen mit gleichzeitig sehr klinograden O₂-Kurven und oft vollständigem O₂-Mangel im Hypolimnion innerhalb der Gruppen I und II zu weniger deutlich geschichteten Seen in der Gruppe III und besonders in der Gruppe IV mit trotz oft klinograden O₂-Kurven einem selten auftretenden grösseren O₂-Mangel.

Deutliche Veränderungen in den 4 Gruppen weisen auch Vegetation und Fauna auf. Die für Seen in der Gruppe I typischen und oft reichlich auftretenden Fliessblatt-Pflanzen sind nicht ganz so gewöhnlich in der Gruppe II und noch seltener in den Gruppen III und IV. Schon in der Gruppe II, aber noch allgemeiner in den Gruppen III und IV, treten dagegen mehrere *Myriophyllum*- und *Potamogeton*-Arten auf, die in den Seen der Gruppe I

vollständig fehlen. In dem Masse, in dem die Grösse der Seen von Gruppe II nach Gruppe III—IV zunimmt und die Ufer mehr abwechselnd und oft härter werden, treten *Isoetes* und *Lobelia* hinzu. In mehreren von diesen Seen zeigt darum die Vegetation eine Mischung von Pflanzen wie sie für eutrophe und oligotrophe Seen typisch sind.

Die Bodenfauna zeigt entsprechende Veränderungen im Hinblick auf die Artenzusammensetzung. In den Gruppen I und II finden sich die am wenigsten O₂-fordernden Chironomid-Formen, in Gruppe III die mehr fordernden. In der Gruppe I fehlen von den in den übrigen Gruppen immer mehr vorkommenden Arten *Gammarus* und *Pallasea* samt *Ephemera*. Die Menge und das Gewicht der Bodenfauna schwankt jedoch in jeder Gruppe mehr als zwischen den verschiedenen Gruppen untereinander. Die litorale Bodenfauna war durchschnittlich am reichhaltigsten in den Seen der Gruppe I.

Auch die Zusammensetzung des Planktons zeigt Verschiedenheiten. Die Schizophyceen fehlen (Gr. I) oder sind in der Gruppe II spärlich vertreten, während sie in den Gruppen III und IV ganz allgemein vorkommen. Gewisse Cladoceren und Copepoden kommen von Gruppe I zu Gruppe III in abnehmendem Masse vor, wogegen andere zunehmen.

Die Fischfauna schliesslich nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als sie sich aus den oben angeführten Gründen nicht auf die gleiche Art wie die Vegetation und die niedrigere Fauna ergänzen konnte. Ihre Zusammensetzung und ihr Artenreichtum weisen aber eine deutliche Entwicklung von Gruppe I nach Gruppe IV hinauf. In der Gruppe I trifft man meist Fischleere Seen und Seen, in denen nur der Barsch und einige Seen, in denen Barsch, Hecht, Plötze, Quappe und Aal zusammen vorkommen. In der Gruppe II ist dagegen letztere Kombination am häufigsten. In ihr gibt es zwar auch verschiedene fischleere Seen, dafür kommen aber in anderen Seen zu dem erwähnten Bestand Coregonen und gewisse andere Formen hinzu. In den Seen der Gruppen III und IV wird die Fischfauna meistens artenreicher, weil ausser den vorhergenannten, gewöhnlichen Arten auch Coregonen, Forelle, Äsche, Brachsen, Uckelei und Elritze vorkommen.

In die Veränderungen der Bodenfauna, des Planktons und der Fischarten in der Reihenfolge von Gruppe I zu Gruppe IV spielen viele Faktoren hinein, und zwar teils die wachsende Grösse der Seen und die daraus folgende grössere Abwechslung des Ufers, teils ihre nächsten Umgebungen von Mooren zu in Kultur befindlichen Gebieten, teils der abnehmende Humus- aber steigende Elektrolytgehalt und schliesslich die T- und O₂-Verhältnisse.

Die Gruppierung der Kälarne-Seen, hier gestützt allein auf einen einzigen Faktor, nämlich die Transparenz, hat also zum Ergebnis, dass diese 4 Gruppen im Grossen gesehen ganz verschiedene Typen repräsentieren, bei denen fast jeder Faktor Veränderungen nach der einen oder anderen Seite mitsich bringt und in denen gleichzeitig ein gewisses inneres Verhältniss zwischen

diesen Faktoren besteht. Das Vorkommen von diesen 4, unter einander ganz verschiedenen Gruppen innerhalb eines sehr begrenzten Untersuchungsgebietes zeigt daher, wie stark der Einfluss der rein lokalen also nicht in gewöhnlicher Meinung regionalen Verhältnisse ist. Dies zeigt auch die Schwierigkeit, verschiedene Seen eines solchen Gebiets in früher von verschiedenen Forschern aufgestellte Seetypen einzuordnen. Diese Schwierigkeiten sind in übrigen in letzter Zeit von mehreren Limnologen, o.a. ELSTER (1958), JÄRNEFELT (1958) und RODHE (1958) starkt betont worden.

XIII. Summary

Since the activities had been started at the Kälärne Fishery Research Station in the beginning of the 1930s, a great number of lakes has been made the subject of limnological investigations. The original intention had been to find out, why some of these lakes did not contain any fish. Gradually, however, the scope was widened so as to include almost all lakes within a very limited area. The aim was to obtain a general idea of the circumstances that account for the occurrence of different types of lakes in spite of uniform climatic and also uniform geological conditions. Altogether 130 lakes have been examined. Table 1 gives a review of the lakes, Figs. 1 and 2 show their situation, and Table 2 the connection between size and depth.

All the lakes are of oligotrophic type, but their humic standard varies within wide limits. As far as this is expressed in the transparency and the colour of the lakes they have been divided in 4 groups: Group I contains lakes with transp. <2.0 , group II transp. $2.1-3.0$, group III transp. $3.1-5.0$, and group IV transp. >5.0 . For each of the groups and for each lake the Tables 3—6 contain information about size, depth, surroundings, peculiarities of the shore, conditions of feeding and drainage, and colour (observed against a white disk). Also maximum, minimum, and average values for the transparency (determined with the white disk) and pH (according to Czerny's pH-scale) are given. The synoptic tables 7—13 show for each of the 4 groups the differences in the mentioned conditions. The Figures 3—8 show the situation of the lakes in every group as well as the connection between colour, transparency, and pH.

In a number of lakes determinations have been made of the alkalinity ($\text{cm}^3\text{n}/10 \text{ HCl pro } 100 \text{ cm}^3$) and the conductivity ($K_{20} \cdot 10^6$), occasionally also of Fe (mg/l). The results are accounted for in Tables 14—16 and Figs. 9 and 10.

Water samples for the determination of temperature and content of O_2 have been taken in all lakes in summer as well as generally also during the winter, occasionally also in spring. Often samples have been taken from one and the same lake in different years. A graphical representation of

the values is given in Figs. 11—32, where whole lines indicate the temperature, broken lines the content of O₂. The numbers of the lakes refer to Tables 3—6 and Fig. 1 and 2.

In several lakes notes have been made of the vegetation, often connected with its mapping. The species of *Myriophyllum* and *Potamogeton* have been subjects of special attention, and are accounted for in Tables 20 and 21. The occurrence of some of these species is shown in greater detail in Fig. 33. In many lakes also a sampling of the bottom fauna and the plankton has been carried out. The bottom samples have been taken with an Ekman apparatus, 4 samples of 2,25 dm² being taken on every station. The results are found in Tables 22—24 in which, however, only different groups or genera have been distinguished. Tables 25 and 26 summarily show for every group the number of lakes with more commonly occurring planktonic forms. Rare forms or sporadic occurrences are omitted. A more detailed account of the zooplankton will be given at a future date by Dr. BERZINS, Aneboda. Tables 27 and 28 and Fig. 35 lastly contain the species of fish occurring in the lakes.

The present paper is an account of the investigations mentioned above of which the following constitutes a brief summary. A forthcoming part will deal with the implantation of fish by the care of the Research Station carried out with the intention of putting to use, if possible, the lakes devoid of fish as well as the other small lakes in the area.

Transparency, colour, pH, alkalinity, and conductivity

To group I have been referred 33 lakes with a transparency <2.0 m. These are mainly small and most often shallow lakes, most of them being situated in forest and morain regions and surrounded by unstable shores. Most of them are seepage or terminal lakes. The colour of the lakes varies from brown to yellowish brown, the pH from 6.1 to 6.5, being, however, often lower than 6.0. The values of alkalinity and conductivity are as a rule very low, often only 0.02—0.05 and 16.5—21.0, respectively. Some lakes, however, exhibit higher values, e.g. alkalinity 0.40—0.66 and conductivity exceeding even 60.0.

Group II comprises 49 lakes with a transparency of 2.1—3.0 m. Also these lakes are mainly small and rather shallow. Most of them are 4—5 m deep, yet some exceed 10 m, and one reaches even 17 m in depth. The majority is situated in forested and boggy areas, as are the lakes in group I. Eleven lakes are entirely surrounded by bogs. Close to some lakes within this group, however, cultivated fields are found. Most of the lakes are terminal or drainage lakes, 9 only are isolated seepage lakes. The colour of the lakes is yellowish brown to yellow, one lake only being brown, but ten of yellowish green colour.

The pH values vary as a rule between 6.6 and 7.0. In 5 lakes they exceed, however, 7.0, while they are below 6.0 in 2 lakes. The values for alkalinity and conductivity are on the average higher than in the lakes of group I, being in the majority of the lakes 0.21—0.40 and 31—50, respectively. In some lakes, however, these values are very low, in a few other lakes again very high, surpassing even 1 for alkalinity and 70 for the conductivity.

The 37 lakes within group III have a transparency of 3.1—5.0 m, most frequently 3.6—4.0 m. In one lake, viz. Nissetjärn, the figures for transparency exhibit very great variations, from 2.1 to 7.3 m. The lakes in this group differ noticeably from those in the two preceding groups by their larger size. Nevertheless 5 lakes of at most 2.5 hectares are included here. They are also on the whole deeper, there being about equal numbers with depths between 10 and 20 metres, and between 5 and 10 metres. Most of them are drainage lakes. Only the small lakes mentioned above are seepage lakes, and surrounded by bogs, the others are surrounded by forest and, in some cases, by cultivated ground. The colour of the lakes is mostly yellowish green (18 lakes), in 14 lakes yellow, and in 5 lakes green.

The pH values vary in general between 6.6 and 7.0. Three quarters of the smallest lakes have very low values, on the average <6 . Eight lakes have on the contrary average values for pH >7 . The 3 lakes with low pH values exhibit very low values for alkalinity (<0.10), and, in the cases where an examination has been carried out, also low values for conductivity. In general, however, the values for alkalinity are higher than in the lakes of group II, being usually 0.31—0.60. The values obtained for the conductivity are so few that a comparison with those for group II is hardly possible. They exhibit, however, greater variation, i.e. from <20 to 81.9.

Group IV at last comprises the 11 lakes in which the transparency is greater than 5.0, varying as a rule between 5.5 and 6.0 m. With the exception of 3 very small lakes covering only 1—1.5 hectare all lakes within this group belong to the larger ones of the examined lakes. Most of them are also relatively deep, the greatest depth being 30 metres. One lake is, however, only 6 m deep. Almost all the lakes are surrounded by forest, and 5 among them in part also by cultivated ground. Only 2 lakes are continuous with bogs, and 2 are typical seepage lakes. Most of them are drainage lakes. The colour of the lakes is yellowish green to green, one lake only being yellow.

For 8 of these 11 lakes the average pH values lie between 6.6 and 7.5, in one lake, however, below 6.0. The alkalinity has been examined in 4 lakes only, the values obtained lying between 0.24 and 0.49. The conductivity been determined in 2 lakes only, the values being 39.7 and 48.1.

Temperature and oxygen content

Within group I the shallowest lakes and the few drainage lakes are without temperature stratification in summer in spite of the fact that the temperature curves are sometimes more or less inclined. In somewhat deeper lakes, especially those that are protected from the wind, occurs a distinct stratification with an epilimnion that often extends to a depth of 1—2 metres only. In lakes with a depth of more than 4—5 m there usually exists a sharply pronounced hypolimnion with a temperature of 4—6°C. Some lakes are meromictic, at least in certain years.

The O₂ curves change in summer from purely orthograde, viz. in lakes without temperature stratification, to very sharply clinograde curves in the majority of the lakes. The lowermost hypolimnion fairly often exhibits a complete absence of O₂. In winter this applies often to the whole mass of water, and the O₂ curves are almost always strongly inclined. Only some drainage lakes show even then fairly high values of O₂.

With regard to the now mentioned conditions of temperature and content of O₂ the lakes in groups I and II show on the whole good agreement. Thus many lakes also within group II exhibit during the summer complete absence of O₂ in the lower hypolimnion, and in quite a number of the smaller lakes this applies in winter to the whole mass of water.

The lakes within group III are in general larger and deeper than the lakes in groups I and II, and contain a smaller percentage of humus. On this account the curves for temperature and O₂ approach more and more what is normal in oligotrophic lakes. Both orthograde and clinograde O₂ curves are found here, but even in the latter case complete absence of O₂ in the hypolimnion is rare. Also during winter the content of O₂ is in most cases relatively high, at least in the upper layers of the water. Total deficiency is approached only in isolated cases and in certain years. In some small lakes heterograde curves for O₂ are encountered.

Certain lakes within group IV exhibit a distinct temperature stratification with a usually profoundly situated metalimnion. In other lakes again the drop of temperature is more continuous, and fairly high temperatures are observed also in the only feebly delimited hypolimnion. The O₂-curves are usually more or less orthograde, in certain cases however decidedly clinograde, but without a pronounced deficiency of O₂. In some of the small lakes they are heterograde.

Vegetation

In most of the lakes belonging to group I the vegetation is fairly rich, consisting mostly of *Potamogeton natans*, *Nymphaea*, and *Nuphar*. Sparse growths of *Carex* and *Equisetum* frequently surround the lakes. Occasionally also *Myriophyllum alterniflorum*, *Potamogeton alpinus* and *P. grami-*

neus occur. In several lakes *Utricularia*, *Characeae*, and *Amblystegium* are fairly frequent. Group I contains, however, also lakes that are almost devoid of all vegetation.

With regard to the vegetation the majority of the lakes in group II agrees with those of group I. Thus *Nymphaea*, *Nuphar*, and *Potamogeton* are still the most common plants, with *Carex* and *Equisetum* in the surrounding vegetation. There, however, *Phragmites* is added and, in some lakes, also *Scirpus* that is almost missing in the lakes of group I. *Utricularia*, *Characeae*, and *Amblystegium* are much more frequent, and *Isoetes* appears in 3 lakes. Most striking, however, is the appearance of *Myriophyllum spicatum* and *M. verticillatum* together with the species of *Potamogeton*, *P. lucens*, *P. perfoliatus*, *P. obtusifolius*, *P. zosterifolius*, *P. praelongus*, and *P. pusillus*, especially in lakes with pH >7.0, but also in some other lakes. Other lakes again are extremely poor in vegetation.

The vegetation in the lakes of group III differs noticeably from that of the previous groups. *Potamogeton natans* and *Nuphar* are now less common. The species of *Myriophyllum* and *Potamogeton* which had been new additions in the lakes of group II occur on the other hand fairly commonly, especially in lakes with pH >7.0. *Utricularia* is very rare. In its place *Isoetes* appears rather frequently, and *Lobelia* is new for this group. These changes in the composition of the vegetation ought to be caused mainly by the occurrence along many of these lakes of solid shores with stones, pebbles, and sand. This results in edaphic factors that are more favourable, e.g. for *Isoetes* and *Lobelia*, than in the lakes of groups I and II.

In the lakes of group IV the vegetation is rather variable, being as a rule very sparse in the larger lakes. On the whole, however, we find the same species as in the lakes of group III. Some of the species of *Potamogeton* mentioned for them have nevertheless not been encountered here. Two out of the three very small lakes belonging to group IV are also very poor in vegetation. In the third of them the vegetation is on the other hand fairly rich, but consists exclusively of *Phragmites* and *Potamogeton natans*.

Bottom fauna and plankton

Within all groups the littoral and profundal bottom fauna exhibits great variations in the different lakes. It is fairly rich in numerous lakes of group I with a weight of up to 40—50 g/m² upon certain sample areas. The average values are for the littoral 11.3 g/m², and for the profundal 2.6 g/m². The rather high value for the littoral is probably due to the fact that no fish occurred in several of these lakes, and that thus the fauna was not reduced by their preying. Characteristic for the lakes of this group are *Chironomus plumosus*, *Ch. bathophilus*, and species of *Sergentia*. Also *Corethra* is fairly common. From among the ephemerids only *Caenis* is found.

The plankton of these lakes does not contain the schizophyceans *Microcystis* and *Anabaena* which occur in the later groups. Among diatoms *Fragilaria* is common, while *Asterionella* occurs sparsely. Among the zooplankton the most common forms were *Asplanchna*, *Kellicottia longispina*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris pellucida*, *B. similis*, *B. coregoni obtusirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, and *Eudiaptomus graciloides*.

The bottom fauna in the lakes of group II closely agrees with that of the lakes of group I. Among the chironomids, however, *Eutanytarsus* is added, and *Corethra* is less common. *Sialis*, on the other hand, begins to appear in several lakes. In some few lakes, especially such with partly stony and sandy shores, also *Gammarus*, *Pallasea*, and *Asellus* are encountered. For the rest the number of individuals and the weight are subject to considerable variations. The highest weights for certain sample areas are 14—16 g/m², in one lake, however, 38 g/m². On the average the littoral has yielded a weight of 5.7 g/m², and the profundal 4.8 g/m², the weight in the littoral thus being considerably smaller than for the lakes of group I.

Also the composition of the plankton shows great similarities with the lakes in group I. In some of the largest lakes, however, *Microcystis* and *Anabaena* appear. *Conochilus unicormis*, *Eudiaptomus gracilis*, and *Heterocope appendiculata* are encountered more frequently than in the lakes of group I.

Among the chironomids especially *Tanytarsus* and *Stichtochironomus* are characteristic for the bottom fauna of the lakes of group III. *Corethra* is very rare. *Sialis*, on the other hand, occurs much more frequently than in the lakes of the preceding group, and in several lakes also *Ephemera* are found together with *Caenis*. *Asellus*, *Gammarus*, and *Pallasea* occur in a number of lakes. As in the case of the two preceding groups the weight varies considerably between different sample areas. As maxima we can mention about 20 g/m² and, in a single case, 59 g/m². The average weight has been 5.1 g/m² for the littoral, and 2.8 g/m² for the profundal, the former figure being roughly the same as that obtained in the lakes of group II.

The two above-mentioned schizophyceans occurred in all plankton samples from the lakes of group III. *Fragilaria* is now scarcer, but *Asterionella* more common than in the lakes of the previous groups. The last remark applies also to *Conochilus unicornis*, *Bosmina coregoni longispina*, and *Daphnia longispina galeata*. Less common are, however, *Ceriodaphnia* and the species of *Bosmina*, mentioned for group I and becoming successively scarcer from group I to group III, and *Diaphanosoma*.

Very few samplings of the bottom fauna have been carried out in the lakes of group IV. Most of them referred to the profundal. The occurring forms have on the whole been the same as in group III. Both numbers of individuals and weights have been much smaller, the latter on the average

only 2.3 g/m² in the littoral, and 0.6 g/m² in the profundal. The remarks made for the lakes in group III apply also to the few plankton samples from these lakes.

Fish fauna

What will now be said about the occurring species of fish applies to the lakes of all four groups. With some few exceptions the lakes are situated above, but often close to the highest coastline. Thus the existing species of fish must have in part actively ascended to the lakes, whenever the topographical features permitted such a movement, and in part been introduced by the activity of the population. These implantations have taken place already long ago.

The lakes within group I contain a relatively poor fish fauna, 12 or almost one third of them being altogether without fish. Among the remaining lakes many contain only perch. Typical for many lakes are otherwise perch, pike, roach, burbot, and eel. In three lakes even trout is found.

In certain cases the absence of fish is due to the situation of the lakes which prevented active immigration. In the majority of cases it is connected with unfavourable O₂-conditions every year or during particularly severe winters. This probably also occasionally supplies the explanation for the poverty in species in general. The latter is, however, also connected with the lack of suitable places for spawning and early development in these lakes with often steep shores consisting of tussocks or unstable shores. This does not apply to the perch which spawns upon twigs and rubbish, and which therefore occurs in several (7) lakes, where no other species are found. Also the greater competitive ability of the perch permits it to assert itself in these small lakes with limited niches that are common to different species of fish.

In the lakes within group II the fish fauna is on the whole identical with that of group I. The combination perch, pike, roach, burbot, and eel is, however, more frequent, and only 5 lakes contain perch only. Twelve lakes contain no fish at all. In several, particularly the larger lakes there now appears coregonids and in isolated cases also grayling and bream. Minnows are found in several lakes, trout in some, and char in a highly situated lake, where obviously only this species had been implanted. Even if the situation of the lakes and their hydrographical and chemical features remind on the whole of the lakes in group I, the variations are nevertheless larger here, supplying an explanation for the greater specific wealth of the fish fauna. The absence of fish from certain lakes must be ascribed to the same factors that apply to the lakes of group I.

In most of the lakes of group III the fish fauna is considerably richer in species than in those of group II. Especially coregonids and trout are common, but also grayling and bream occur in many lakes. The same applies

to minnow and bleak. In some lakes we find the ide, ruff and smelt as new fishes. Only in two small lakes all fish are missing, and one lake contains only char, the explanation being certainly the same as that given in the case of the lake with char in group II.

The main reason for the richer specific fish fauna is probably to be found in the greater area and depth of the lakes and the more diversified surroundings and shores following from it, and in the more favourable temperature and oxygen conditions.

The same is the case for the fish fauna in the larger lakes of group IV. Here we find, though not in all of them, all the species which have been mentioned for group III with the exception of bream and bleak. Of the 3 small lakes 2 are without fish, while the third contains perch only.

This brief review shows that the classification of the lakes based upon the transparency (humic standard) is, with the exception of certain cases, on the whole applicable also with regard to most of the other factors. Thus in connection with the gradual increase of the transparency from group I to group IV the colour scale of the lakes changes from brown to green, the pH values increase, and the figures for alkalinity and conductivity rise, all depending upon the nature of the immediate surroundings.

Temperature and oxygen content vary very much in all groups, depending upon morphometric conditions, features of the neighbourhood, etc. A certain trend is, however, noticeable from very pronouncedly stratified lakes with simultaneously very clinograde O_2 -curves and often with total absence of O_2 in the hypolimnion, forming part of groups I and II, towards less conspicuously stratified lakes in group III and, especially, in group IV, where in spite of the often clinograde O_2 -curves a more pronounced lack of O_2 is rare.

Vegetation and fauna of the 4 groups exhibit more obvious variations. Typical for the lakes of group I are the plants with floating leaves which often appear in abundance. These are less common in group II, and rarer still in groups III and IV. Already in group II, but yet more commonly in groups III and IV appear on the other hand several species of *Myriophyllum* and *Potamogeton* which were altogether missing in the lakes of group I. *Isoetes* and *Lobelia* make their appearance hand in hand with the growing size of the lakes from group II to groups III and IV and their diversified, partly solid shores. For this reason the vegetation of these lakes exhibits a mixture of plants that are typical for eutrophic and oligotrophic lakes.

The specific composition of the bottom fauna exhibits corresponding changes. In groups I and II we find chironomids with lower demands on O_2 , while those from group III are more exacting in this respect. Group I lacks *Gammarus*, *Pallasea*, and *Ephemera* which become increasingly common in the other groups. The variations in quantity and weight of the bottom fauna are, however, greater within each of the groups than between them.

The lakes of group I yielded on the average the richest littoral bottom fauna.

Also the composition of the plankton shows great differences, viz. absence and scarcity of certain schizophyceans in group I and II, respectively, but their common occurrence in groups III and IV; occurrence of certain cladoceres and copepods decreasing from group I to group III with simultaneous increase of other similar types.

The fish fauna at last occupies a special position in so far as the above-mentioned causes prevented its recruitment in the same way as that of the vegetation and the lower fauna. Its composition and wealth of species shows, nevertheless, a distinct development from group I to group IV. Group I contains mainly lakes without fish and lakes with perch only as well as some lakes with perch, pike, roach, burbot, and eel. This latter combination is the most common in group II. There also exist several lakes without fish, whereas in others coregonids and certain other forms appear in addition. In the lakes of group III and group IV the fish fauna increases in most cases, containing in addition to the previous common species also coregonids, trout, grayling, perch, bleak, and minnow.

Many factors influence the changes of bottom fauna, plankton, and fish species in the sequence from group I to group IV. These are in part the increasing size of the lakes and the more diversified shores resulting from it, in part their immediate surroundings changing from bogs to cultivated ground, in part their decreasing humic content but increasing content of electrolytes, and in part also the conditions of temperature and oxygen.

The grouping of the lakes around Kälarna which has been based here upon one factor only, the transparency, thus has the result that these 4 groups represent on the whole entirely different types of lakes in which almost every factor produces changes in one direction or the other, and where at the same time these factors stand in a certain mutual connection. The existence of these 4 groups, which are rather different from each other, within a very limited area of examination thus proves the strong influence of strictly local condition in contradistinction to regional conditions as this term is usually understood. It also shows the difficulty which is encountered, when an attempt is made to classify the different lakes within such an area according to the types of lakes that had previously been distinguished by different authors.

XIV. Literaturverzeichnis

- ÅBERG, B. und RODHE, W. 1942. Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen. *Symb. Bot. Upsal.* 5, 3: 1—256.
- ALM, G. 1920 a: Resultaten av fiskinplanteringar i Sverige. *Medd. Kgl. Lantbrst.* 226: 1—108.
- 1920 b: En jämförande undersökning över de biologiska orsakerna till Börringe- och Havgårdssjöarnas olika fiskavkastning. *Skr. utg. av Södra Sver. Fiskerifören.* 83—101.

- ALM, G. 1921. Fiskeribiologiska undersökningar i Jönköpings län. I. Landsjön, Barnarpsjön, Axamosjön. *Jönk. l. hushsk. handl.* 1—26.
- 1922. Bottenfaunan och fiskens biologi i Yxtasjön samt jämförande studier över bottenfauna och fiskavkastning i våra sjöar. Resumé in *Deutsch. Medd. Kgl. Lantbrst.* 236: 1—186.
- 1927. Undersökningar över Mälarens bottenfauna. *Ibidem* 236: 1—37.
- 1937. Sötvattensfiskarnas utbredning och den postarktiska värmeperioden. *Ymer.* 4: 299—314.
- 1943. Beiträge zur Limnologie kleiner Schwinguferseen. *Arch. f. Hydrobiol.* 40: 555—575.
- 1946. Reasons for the occurrence of stunted Fish Populations. *Medd. Unders. Förs. Anst. Sötv.f.* 25: 1—146.
- 1950. Preliminary report of certain experiments with a view to exploiting lakes empty of fish. *Inst. Freshw. Rep.* 31: 19—25.
- FREIDENFELT, HANNERZ, JONSSON, NAUMANN, SWENANDER. 1921. Klotentjärnarna. *Medd. Kgl. Lantbrst.* 232: 1—144.
- ALMQUIST, E. 1929. Upplands vegetation och flora. *Acta phytogeogr. Suecia.* I: 1—622.
- ALMSTEDT, T. 1938. Limnologiska undersökningar i några sörmländska sjöar. *Skr. utg. av Södra Sver. Fiskerifören.* 4—29.
- ALSTERBERG, G. 1927. Die Sauerstoffsichtung der Seen. *Bot. Not.* 255—274.
- 1929. Über das aktuelle O₂ Defizit der Seen im Sommer. *Ibidem.* 354—376.
- 1935. Die Dynamik des Stoffwechsels der Seen im Sommer. 1—180. Lund.
- BALL, R. C. and HAYNE, D. W. 1952. Effects of the removal of the fish population on the fish food organisms of a lake. *Ecology.* 33, 1: 41—48.
- BERG, KAJ. 1938. Studies on the Bottom Animals of Esrum Lake. *K. Danske Selsk. Skr.* 9. VIII: 1—253.
- and PETERSEN, IB. CL. 1956. Studies on the humic, acid lake Gribsö. *Folia Limnolog. Scandinav.* 8: 1—273.
- BERZINS, B. 1949. Zur Limnologie der Seen Südostlettlands. *Schweiz. Zeitschr. f. Hydrologie.* XI, 3/4: 583—607.
- BIRGE, E. A. und C. JUDAY. 1934. Particulate and dissolved organic matter in inland lakes. *Ecol. Monogr.* 4: 440—474.
- BRAARUD, T. 1932. Die höhere Vegetation einiger Seen in Nord-Trøndelag Fylke (Norwegen). *Nyt. Mag. f. Naturvid.* 71: 73—93.
- BROWN, MARGARET. 1957. The Physiology of Fishes. New York. 1: 1—147.
- BRUNDIN, L. 1939. Resultaten av under perioden 1917—1935 gjorda fisikinplanteringar i svenska sjöar. *Medd. Unders. Förs. Anst. Sötv.f.* 16: 1—40.
- 1942. Zur Limnologie jämtländischer Seen. *Ibidem.* 20: 1—104.
- 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. *Inst. Freshw. Rep.* 30: 1—914.
- CARLIN-NILSSON, B. 1937. Morphometrie und Sauerstoffsichtung einiger Seen Schwedens. *Arch. f. Hydrobiol.* 32: 91—99.
- COOPER, G. P., and G. N. WASHBURN. 1949. Relation of dissolved oxygen to winter mortality of fish in Michigan lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 76 (1946): 23—33.
- DAHL, K. 1917. Studier og forsög over Örret og Örretvand. Fiskeriinsp. Indberetn. Kristiania. 1—107.
- 1926. Vandets surhetsgrad og dens virkninger paa örretyngel. *Tidskr. f. det norske Landbruk.* 7: 1—12.
- DUNN, D. R. 1954. Notes on the bottom fauna of twelve Danish lakes. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.* 116: 251—266.
- EKMAN, S. 1910. Om människans andel i fiskfaunans spridning till det inre Norrlands vatten. *Ymer.* 30: 133—220.

- EKMAN, S. 1915. Die Bodenfauna des Vättern, qualitativ und quantitativ untersucht. *Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.* 7: 146—204, 275—425.
- 1922. Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska Halvön. Stockholm. 1—614.
- 1943. Über hochgelegene Temperatursprungschicht in Kleinseen. *Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.* 43: 57—81.
- ELSTER, H. J. 1958. Das limnologische Seetypensystem. *Verh. Intern. Ver. Limnol.* XIII, 1: 101—120.
- ERIKSSON, J. V. 1920. Isläggning och islossning i Sveriges insjöar. *Medd. Stat. Met.-Hydrogr. Anst.* 1; 2: 1—90.
- FINDENEGG, I. 1935. Limnologische Untersuchungen in Kärntner Seengebiete. *Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.* 32: 369—423.
- 1936. Über den Sauerstoffgehalt tiefer Seen und seine indikatorische Bedeutung für ihren Trophiezustand. *Arch. f. Hydrobiol.* 30: 337—344.
- FREIDENFELT, T. 1921. Undersökningar över zooplankton. In ALM u.a. Klotentjärnarna. *Meddel. Kgl. Lantbrst.* 232 (3): 93—118.
- FRÖDIN, G. 1954. De sista skedena av Centraljämtlands glaciala historia. *Geographica* 24: 1—251.
- GESSNER, F. 1934. Nitrat und Phosphat im Dystrophen See. *Arch. f. Hydrobiol.* 27: 131—161.
- GREENBANK, J. 1945. Limnological conditions in icecovered lakes, especially as related to winter-kill of fish. *Ecol. Monogr.* 15 (4): 343—392.
- GROTE, A. 1934. Über den Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffhaushalt, den benthal-faunistischen Besiedelungsverhältnissen und der Typenzugehörigkeit der Seen. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.* 31: 1—39.
- HALDEN, B. 1933. Högsta kustlinjen, ett nytt namn på ett gammalt begrepp. *Geol. Fören. Förh.* 55, 2: 429—430.
- HANNERZ, A. G. 1921. Klotentjärnarnas allmänna beskaffenhet och högre växtvärld. In ALM u.a. Klotentjärnarna. *Medd. Kgl. Lbrstn.* 232: 7—20.
- HARNISCH, O. 1929. Die Biologie der Moore. *Die Binnengewässer* 7: 1—146.
- HASLER, A. D., O. M. BRYNILDSON and W. T. HELM. 1951. Improving conditions for fish in brown-water bog lakes by alkalization. *Jour. Wildl. Mgt.* 15: 347—352.
- HOLMGREN, E. 1916. E. Holmgrens undersökningar av fiskevatten å Dalsland 1901—1904. Vänersborg (tryckt efter förf.s död): 1—239.
- HUITFELDT-KAAS, H. 1918. Ferskvandsfiskenes utbredelse og indvandring i Norge. *Fiskeri-inspekt. indberetn.* 1915: 1—106.
- HUTCHINSON, G. E. 1938. On the relation between oxygen deficit and the productivity and typology of lakes. *Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.* 36: 336—355.
- 1957. A Treatise of Limnology. Vol. I. *Yale Univ. Departm. Zool.* 1—1015.
- HÜLPHERS, A. 1775. Samlingar til en Beskrifning öfwer Norrland. II. Saml. Jämtland. Westerås. Ny Upplaga. Stockholm 1912: 1—272.
- HÄYREN, E. 1954. Wasser- und Uferpflanzen aus dem Päjänne-Gebiet. *Acta Bot. Fennica* 53: 1—42.
- HÖGBOM, A. G. 1920. Geologisk beskrivning över Jämtlands län. *Sv. Geol. Unders. Ser. C:* 140, 1: 1—138.
- IVERSEN, J. 1929. Studien über die pH-Verhältnisse dänischer Gewässer und ihren Einfluss auf die Hydrophyten-Vegetation. *Bot. Tidskr.* 40: 277—333.
- JOHNSON, W. E. and A. D. HASLER. 1953. Rainbow trout production in dystrophie lakes. *Departm. Zool. Univers. Wisconsin, Madison:* 113—134.
- JONES. 1952. The reaction of fish to water of low oxygen concentration. *Journ. Exper. Biol.* 29, 3: 403—15.
- JUDAY, C. and BIRGE, E. A. 1932. Dissolved oxygen and oxygen consumed in the lake waters of northeastern Wisconsin. *Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts Lett.* 27: 415—486.

- — 1933. The transparency, the color and the specif. conductance of the lake waters of northeastern Wisconsin. *Ibidem.* 28: 205—259.
- JÄRNEFELT, H. 1925. Zur Limnologie einiger Gewässer Finnlands. *Annal. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 2: 185—352.
- 1932. *Ibidem.* IX. 12: 145—282.
- 1949. Die Fische und die Gewässertypen. *Verh. Intern. Ver. Limnol.* X: 216—231.
- 1953 a: Einige Randbemerkungen zur Seetypenfrage. *Schweiz. Zeitschr. f. Hydrologie.* 15, 1: 198—212.
- 1953 b. Die Seetypen im bodenfaunistischen Hinsicht. *Annal. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo.* 15. 6: 1—38.
- 1956. Zooplankton und Humuswasser. *Ann. Acad. Scient. Fenn. A.* IV, 31: 1—14.
- 1958. On the typology of the northern lakes. *Verh. Intern. Ver. Limnol.* XIII, 1: 228—235.
- KOTILAINEN, M. J. 1956. Vorläufiges über die Wasserchemie der Stratiotes-Seen in Kittilä, Finnish Lapland. *Arch. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo.* 10, 2: 153—160.
- LANG, K. 1931. Faunistisch-ökologische Untersuchungen in einigen seichten oligotrophen bzw. dystrophen Seen in Südschweden. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Handl. N.F.* 42, 18: 1—173.
- LANGE, 1938. Jämtlands kärlväxtflora. *Acta Botan. Fennica* 21: 1—204.
- LEHMANN, C. 1925. Die Bedeutung der Alkalität in Stoffhaushalt der Gewässer unter besonderer Berücksichtigung ihrer fischereibiolog. Wertes. *Zeitschr. f. Fischer.* XXIII: 299—317.
- LINKOLA, K. 1933. Regionale Artenstatistik der Süßwasserflora Finnlands. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo.* 5: 1—13.
- LOHAMMAR, G. 1938. Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. *Symb. Bot. Ups.* 3, 1; 1—252.
- LUNDBECK, J. 1926. Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 7: 1—473.
- 1936. Untersuchungen über die Bodenbesiedelung der Alpenrandseen. *Ibidem.* 10: 207—358.
- LUNDBERG, RUD. 1899. Om svenska insjöfiskarnas utbredning. *Medd. K. Lbrstn.* 10.
- LUNDBERG, F. 1929. Über die Sauerstoffschichtung der Seen im Sommer. *Botan. Notiser.* 377—404.
- LUNDQVIST, G. 1925. Utvecklingshistoriska insjöstudier i Sydsverige. *Sver. Geol. Unders. C:* 330: 1—129.
- 1936. Sjöarnas transparens, färg och areal. *Ibid.* C: 397: 1—28.
- LUNDQVIST, G. och E. NILSSON. 1959. Högsta kustlinjen för hav och issjöar under senkvartär tid. *Atlas över Sverige. Blad 23—24:* 1—7.
- LÖNNERBLAD, G. 1931 a. Zur Kenntnis der Chemie einiger Humusseen. *Arch. f. Hydrobiol.* 22: 355—368.
- 1931 b. Über den Sauerstoffhaushalt der dystrophen Seen. *Kgl. Fysiogr. Sällsk. Handl. N.F.* 42, 14: 1—53.
- 1933. Die Thermik der Seen und die Seetypenlehre. *Arch. f. Hydrobiol.* 25; 165—176.
- MARISTO, L. 1941. Die Seetypen Finnlands auf florist. und vegetat.-physiognom. Grundlage. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 15, 5: 1—312.
- MOORE, W. G. 1942. Field studies on the oxygen requirements of certain freshwater fishes. *Ecol.* 23 (3): 319—329.
- NAUMANN, E. 1921 a. Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. *Lunds Univ. årsskr. N.F.* 2, 17(8) 1—22.
- 1921 b. Undersökningar över fytoplankton. Undersökningar över bottenens beskaffenhet. In ALM u.a. Klotentjärnarna. *Medd. Kgl. Lbrstn.* 232: 39—92.
- 1929. Einige neue Gesichtspunkte zur Systematik der Gewässertypen. Mit besonderer Berücksichtigung der Seetypen. *Arch. f. Hydrobiol.* 20: 191—198.
- 1932. Grundzüge der regionalen Limnologie. *Die Binnengewässer.* 11: 1—176.

- NORDQVIST, H. 1921. Studien über das Teichzooplankton. *Lunds Univ. årsskr. N.F.* 2, 17(5): 1—123.
- 1929. Studien über die Vegetations und Bodenfauna ablassbarer Teiche. *Ibidem N.F.* 2, 21(8): 1—77.
- NORDQVIST, O. 1903. Some biological reasons for the present distribution of Freshwater Fish in Finland. *Fennica* 20.
- NYBELIN, O. und H. OLDEVIG. 1944. Om *Pallasea quadrispinosa*, Sars, ovan marina gränsen i östra Jämtland. *Medd. Göteb. Mus. Zool. Avd. 107. B.5.* (4): 1—27.
- NYGAARD, G. 1949. Hydrobiological studies on some Danish ponds and lakes. *Kung. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Skr.* VII. 1: 1—242.
- 1955. Productivity of Danish waters. *Verh. Int. Ver. Limnol.* XII: 123—133.
- OHLE, W. 1934. Chemische und physikalische Untersuchungen norddeutscher Seen. *Arch. f. Hydrobiol.* 26: 386—464, 584—658.
- 1940. Chemische Eigenart der småländischen Seen. *Verh. Int. Ver. Limnol.* IX 145—159.
- 1955. Beiträge zur Produktionsbiologie der Gewässer. *Arch. f. Hydrobiol. Suppl.* 22: 456—479.
- OLOFSSON, O. 1915. Bidrag till kännedom om de ekonomiskt viktiga fiskarternas utbredning inom södra delen av Arjeplogs socken. *Medd. Kgl. Lantbrst.* 195: 41—46.
- OLSSON, P. 1876. Bidrag till kännedom om Jämtlands fauna. *K.V.A. Förh.* 3: 103—151.
- 1885. Jämtlands fanerogamer och ormbunkar. *K.V.A:s Öfvers. av Förh. B.* 41, 9: 41—156.
- 1896. Bidrag till kännedom om Jämtlands och Härjeådalens fauna. *K.V.A. Förh.* 2: 73—100.
- OLSTAD, O. 1925. Örretvand i Gudbrandsdalen. *Nyt. Mag. f. Naturvid.* 63: 1—201.
- PAULY, M. 1917. Zur Frühjahrswanderung der Uferfauna im grossen Müggelsee. *Zeitschr. f. Fisch.* 19: 77—112.
- PEARSE, A. S. 1934. Ecology of Lake fishes. *Ecol. Monogr.* 4: 475—480.
- PUKE, C. 1949 a. Bottom fauna and environmental conditions in the litoral region of lakes. *Inst. Freshw. Rep.* 29: 77—80.
- 1949 b. Environment and productivity of lakes near Stockholm. *Ibidem.* 29: 81—85.
- 1950. The Possibility of avoiding Winter-Kill of Fish. *Ibidem.* 31: 137—146.
- RAWSON, D. S. 1955. Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.* XII: 164—175.
- and R. A. RUTTAN. 1952. Pond fish studies in Saskatchewan. *Journ. Wildl. Managem.* 16, 3: 283—288.
- REIMERS, N. 1958. Condition of Existence, Growth and Longevity of Brook Trout in a small Highaltitude Lake of the Eastern Sierra Nevada. *Californ. Fish and Game.* 44, 4: 319—333.
- RIKOJA, H. 1940. Zur Kenntniss einiger Seen Ost-Eestis, insbes. ihrer Wasserchemie. *Eesti Teaduste Akademia Juures Oleva Lood. Seltsi Arand.* XLVI: 1—165.
- RODHE, W. 1958. Primärproduktion und Seetypen. *Verh. Int. Ver. Limnol.* XIII: 121—141.
- RODHE, W. und B. ÅBERG. 1942. Siehe ÅBERG (A).
- ROSÉN, N. 1915. Redogörelse för boniteringsundersökningar i Mälaren och Boren. *Medd. Kgl. Lantbrst.* 195: 29—40.
- RUTTNER, F. 1940. Grundriss der Limnologie. Berlin. 1—167.
- RYLOV, M. W. 1935. Das Zooplankton der Binnengewässer. *Die Binnengewässer.* 15: 1—272.
- SAMUELSSON, G. 1925. Untersuchungen über die höhere Wasserflora von Dalarne. *Sv. Växtsociol. Sällsk. Handl.* IX: 1—31.
- 1934. Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa. *Acta Phytogeogr. Suecica.* 6: 1—211.
- SCHÄPERCLAUS, W. 1926. Die örtlichen Schwankungen der Alkalinität und das pH, ihrer Ursachen, ihre Beziehungen zu einander und ihre Bedeutung. *Zeitschr. f. Fischer.* 24: 71—95.

- SCIDMORE, W. J. 1957. An investigation of carbondioxide, ammonéa and hydrogen sulfids as factors contributing to fish kills in ice covered lakes. *The Progress. Fish-Cultur.* 19, 3: 124—127.
- SJÖRS, H. 1950. On the relation between vegetation and electrolyte in north Swedish mire water. *Oikos* 2: 2—16.
- SKADOWSKY, S. N. 1926. Über die aktuelle Reaktion des Süßwasserbeckens und ihre biologische Bedeutung. *Verh. Int. Ver. Limnol.* III: 108—143.
- STENAR, H. 1950. Ytterligare några växtlokaler från Jämtland. *Sv. Botan. Tidskr.* 44: 504—514.
- STRÖM, K. M. 1945. The temperature of maximum density in fresh water. *Geofys. Publ.* 16, 8: 14—
- 1945. Lakes with stagnant deeps. *Skr. Norske Vidensk. Akad.* I, 7: 1—15.
- STUBE, MAJ. 1958. The Fauna of a Regulated Lake. *Inst. Freshw. Rep.* 39: 162—224.
- SWENANDER, G. and A. G. JONSSON. 1921. Fysikalisk-kemiska undersökningar. In ALM u.a. Klotentjärnarna. *Meddel. Kgl. Lantbrst.* 232: 21—25.
- THIENEMANN, A. 1913. Der Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffgehalt des Tiefenwassers und der Zusammensetzung der Tiefenfauna unserer Seen. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.* 6: 243—249.
- 1918. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen dem Sauerstoffgehalt des Wassers und der Zusammensetzung der Fauna in norddetuschen Seen. Erste Mitteilung. *Arch. f. Hydrobiol.* 12: 1—65.
- 1925. Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. *Die Binnengewässer.* 1: 1—255.
- 1928. Der Sauerstoff im eutrophen See. *Ibidem.* 4: 1—175.
- 1950. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. *Ibidem.* 20: 1—809.
- THUNMARK, S. 1937. Über die regionale Limnologie von Südschweden. *Sver. Geol. Unders. C:* 410: 1—160.
- 1945. Zur Sociologie des Süßwasserplanktons. *Folia Limnolog. Scandinav.* 3: 1—66.
- UENO, M. 1934. Acid Water Lakes in north Shinano. *Arch. f. Hydrobiol.* 27: 571—584.
- 1958. The disharmonious lakes of Japan. *Verh. Int. Ver. Limnol.* XIII, 1: 217—226.
- VALLE, K. J. 1927. Ökologische-limnologische Untersuchungen über die Boden- und Tiefenfauna in einigen Seen nördlich vom Ladoga-See. I. *Acta Zool. Fenn.* 2: 1—179.
- 1936. Fortgeführte Boden- und Tiefentierökologische Untersuchungen in einigen südostfinnischen Seen. *Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo* 4: 1—41.
- VALLIN, ST. 1954. Vattenföroreningar och fisket. I K. A. ANDERSSON: Fiskar och fiske i Norden. II: 951—975.
- WESENBERG-LUND, C. 1912. Über einige eigentümliche Temperaturverhältnisse in der litoralregion der baltischen Seen und deren Bedeutung. *Int. Rev. Hydrob. Hydrogr.* 5: 287—306.
- 1917. Furesöstudier. En bathymetrisk botanisk zoologisk undersøgelse af Mølleeaens søer. *Kgl. Danske Vid. Skr., Naturv. Math. Avd.* 8: 3. S. 1—176.
- WILDING, J. L. 1939. The oxygen threshold for three species of fish. *Ecology*, 20: 253—263.
- YOSHIMURA, S. 1938. Dissolved oxygen of the lake waters of Japan. *Sci. Rep. Tokyo Bunr. Daig. Sect. C*, 8: 63—277.

The fresh-water pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.)

On the localization, age, and growth of the individual and on the composition of the population according to an investigation in Pärälven in Arctic Sweden

By JAN HENDELBERG

(Institute of Zoology, Uppsala)

Contents

1. Introduction	149
2. The distribution of the fresh-water pearl mussel and the situation of the area of investigation	149
3. The localization within the area of investigation	152
4. Methods for the determination of age	156
5. The growth of the individual and the composition of the population	162
6. Summary	169
7. References	170

1. Introduction

Through the Institute of Freshwater Research at Drottningholm the author has had the opportunity in the summer of 1958 to study for the legal authorities the occurrence of the fresh-water pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.), in Pärälven, a river in Arctic Sweden. The material collected in this connexion forms the basis of this paper. A detailed account in Swedish on the investigation and its results having already been presented (HENDELBERG 1959) we shall deal here only with some points of more general interest.

2. The distribution of the fresh-water pearl mussel and the situation of the area of investigation

World distribution

According to the wider conception of the species which is now in common use the fresh-water pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.),¹ is holarctic. It occurs in the western as well as in the eastern parts of North Ame-

¹ For a long time the generic name *Margaritana* SCHUMACHER 1817 has been used. For the reasons see, e.g. HENDERSON (1928). According to the "Official Index of Rejected and Invalid Generic Names in Zoology" (HEMMING-NOAKES 1958) this name has, however, to give way to *Margaritifera* SCHUMACHER 1816.

rica, in the north-eastern parts of Asia, and in great parts of central and northern Europe. Within this vast area it is restricted to waters relatively poor in lime (cf., however, BOYCOTT 1925 and 1927) with not too slow current and not too high temperature, i.e. as a rule to forest and mountain regions or in general to regions with crystalline rocks. It is usually not found in the rivers of the plains, yet water courses upon sandy heaths can satisfy the above ecological demands. Thus the fresh-water pearl mussel is found e.g. upon the Lüneburg Heath (Germany) and in south-western Jutland (Denmark). As the result of pearl-fishing and the regulation of the water-courses the fresh-water pearl mussel has become much scarcer, and has disappeared altogether from certain places.

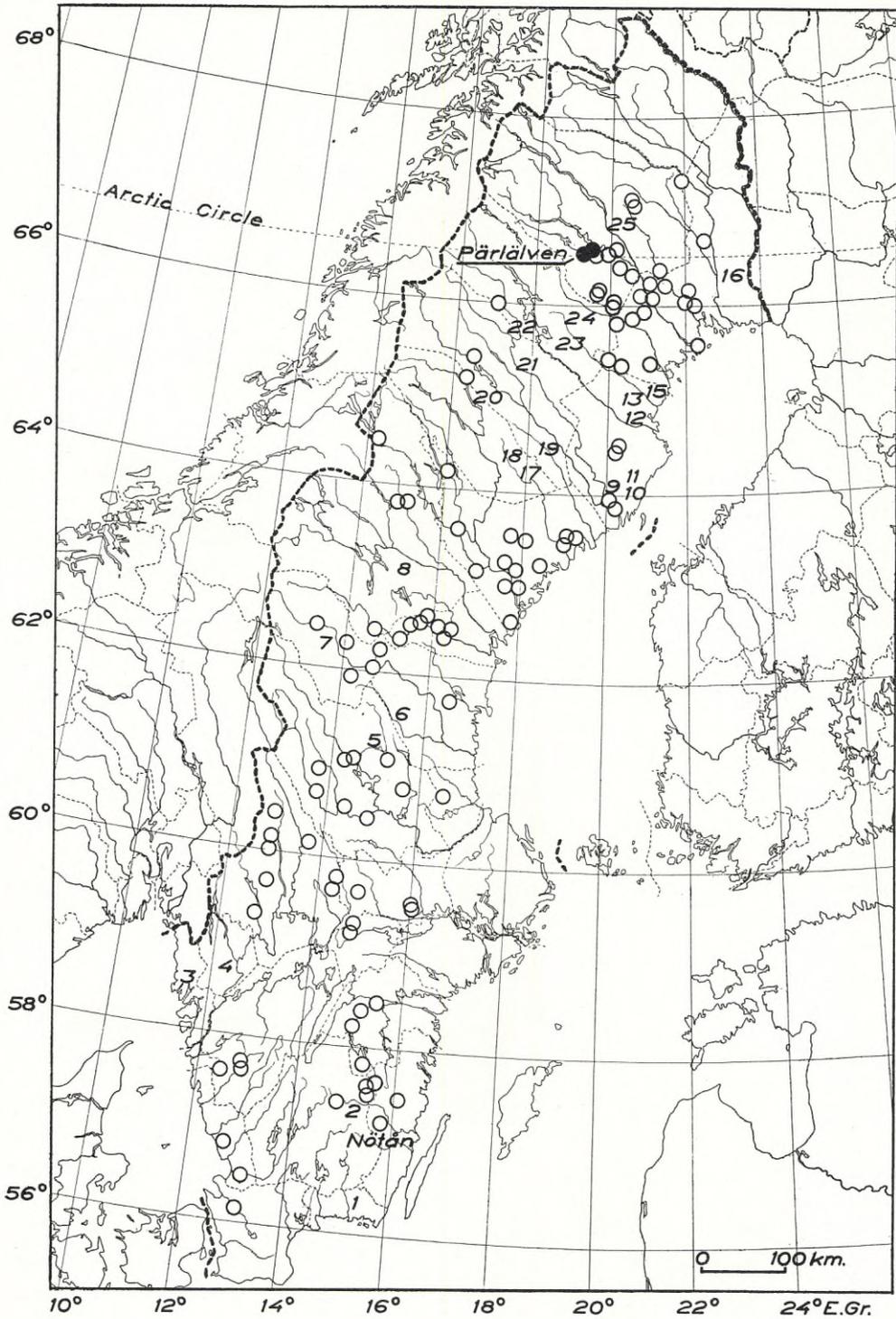
Division into isolated groups

Apart from a larval parasitism upon fishes during some weeks the fresh-water pearl mussel is remarkably stationary. This circumstance in connexion with the fact that the way by water is often long between localities with suitable ecological conditions has led to the result that within its wide area of world distribution the fresh-water pearl mussel has been split into a number of populations which are more or less isolated from each other. In the following a comparison will be made, e.g., with results of investigations upon the Lüneburg Heath, where the populations of the fresh-water pearl mussel can nowadays be considered well separated from the populations examined by the author.

Distribution in Sweden

For the distribution of the fresh-water pearl mussel in Sweden the author has compiled a map, Fig. 1, in which circles indicate occurrences of the mussel. Figures indicate less exactly localized occurrences and, in certain cases, larger regions from which findings have been reported. The markings of the localities are to a great extent based upon sources from the eighteenth century. For this reason the map does not represent the actual conditions, but can nevertheless convey an idea of the natural distribution of the fresh-water pearl mussel in Sweden. A more detailed discussion of the map falls outside the scope of this notice. The author desires nevertheless to point to the close agreement between the distribution of the fresh-water pearl mussel and the extension of areas with soils and rocks poor in lime as given for southern Sweden by HUBENDICK (1947, p. 517).

Fig. 1. The distribution of the fresh-water pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.), in Sweden. The markings of the localities are to a great extent based upon sources from the eighteenth century. Thus the map does not give the actual conditions, but can nevertheless convey an idea of the natural distribution of the mussel. — Figures indicate less exactly localized occurrences.



Situation of the area of investigation

The river Pärälven (*Anglice* Pearl River) has a length of 51 km., and is situated (cf. Fig. 1) in the parish of Jokkmokk in the coniferous region immediately below the mountains. It comes from the lake Karats at 415 m. above sea-level, and discharges its waters into the lake Purkijaure 6 kilometres north of the Arctic Circle at the altitude of 272 metres. It is a tributary of the river Lilla Lule Älv, and thus belongs to the drainage system of the river Lule Älv.

3. The localization within the area of investigation*Stock-taking in Pärälven*

From a boat and while wading in the water the bottom of Pärälven has been examined with a water-glass. Down to a depth of three metres the freshwater pearl mussels which dig themselves down to about three fourths of their length were well visible in the clear water. A scraper that dug into the bottom was used to obtain from greater depths samples that were sifted. This method was used also to find out whether or not there occurred freshwater pearl mussels that escaped detection with the water-glass either by their small size or on account of their being completely buried. In this respect the result was negative. Within regions, where more than some isolated mussels had been encountered, sample areas, to a total number of 30, were very carefully examined. The size of these areas, as a rule 20—100 sq.m., was adapted to the density of the population of the mussels. The number of the mussels, the depth of their occurrence, and the conditions of bottom and current were noted. Furthermore, length, height, and thickness were measured of all specimens that could be collected upon the sample areas. Material was also collected for the determination of age and sex, the analysis of food (found to consist mainly of vegetable detritus), etc. A detailed account of the stock-taking and its results has been given in a previous paper (HENDELBERG 1959). Here we shall deal only with some of the results which are of a more general interest.

The bottoms for the fresh-water pearl mussels

The stock-taking showed only the lower part of Pärälven, represented in Fig. 2, to contain fresh-water pearl mussels in any greater number. The rapids which occur there, and which are marked with dotted zigzag lines in Fig. 2, are usually rich in boulders, the finer material having been washed away. Upon a considerable part of their bottom the current is so strong that the mussels can not maintain their station. A fair number of specimens

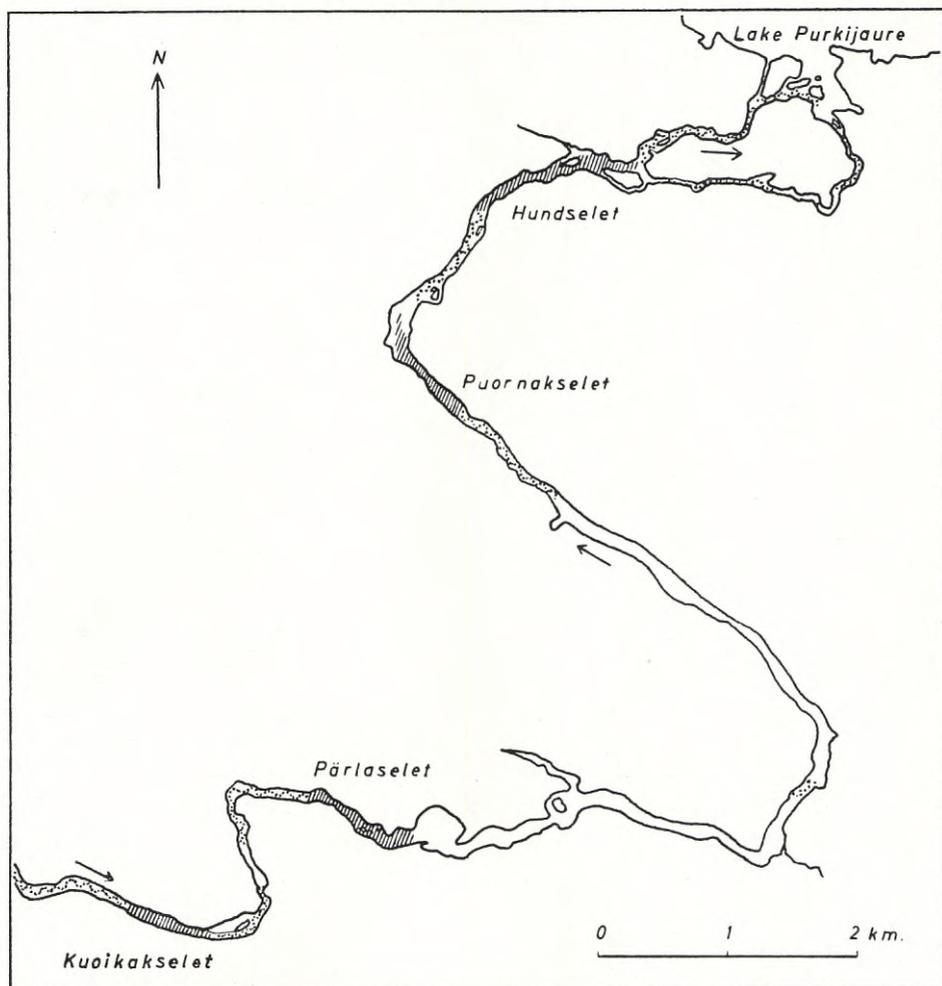


Fig. 2. The lower reaches of Pärälven with the four regions rich in fresh-water pearl mussels hatched. Dotted zigzag lines mark rapids. Arrows indicate the direction of current.

exist, however, upon suitable bottom behind protecting stones, especially in the marginal parts of the rapids.

The vast majority of the fresh-water pearl mussels is found not in the rapids but within four relatively limited regions, marked by hatching in Fig. 2. The number of individuals in these regions has been calculated to about 2,000 in the uppermost region (Kuoikakselet), to 2,500 in the next (the upper portion of Pärloselet), to 5,000 in the third (Puornakselet), and, finally, to about 40,000 in the lowermost region (Hundselet). Thus the wealth in mussels increases in downstream direction. There exist in the upper reaches of Pärälven regions which appear quite suitable for the

fresh-water pearl mussel as far as the conditions of the bottom are concerned, but which are nevertheless free of pearl mussels. We thus find in these regions an upper limit of distribution at the altitude of about 360 m. that is probably climatically conditioned.

The above enumerated regions which are rich in pearl mussels are all situated immediately below greater rapids (see Fig. 2), where the water thus contains a maximum amount of oxygen. Of greater importance for the suitability of these regions for the fresh-water pearl mussels ought to be the conditions of the current and bottom. In these areas the velocity of the current is sufficient almost right across the river to prevent the deposition of sediment. Thus the bottom is as a rule rather stony and solid, and consists of sand, gravel, stones, and often also of larger boulders. In many places the current is so fast that, as in the rapids, the mussels are found only behind bigger blocks. In such places with strong current the author has in some cases observed drifting specimens with the foot stretched out. Often, however, the current is weaker, and the mussels are spread over the bottom.

In the parts of Pärälven, where the flow of the water is relatively quiet (Fig. 2, the greater part of the unmarked portions) sedimentation of silt and plant detritus often takes place. In no case has a single pearl mussel been observed upon the bottoms that had been formed in this way, and that were either bare or covered by "higher" plants. But also within these regions there occur here and there bottoms over which the water flows sufficiently fast to prevent the deposition of fine detrital material. The fresh-water pearl mussels stationed upon these bottoms form, however, only a relatively small percentage of the entire population of the river.

Depth of bottom

The distribution over different depths of bottom of the 153 fresh-water pearl mussels from the sample areas examined (July 14—Aug. 17, 1958) is accounted for in Table I and is represented diagrammatically in Fig. 3.

Table I. The distribution upon different depths of bottom of 153 fresh-water pearl mussels from sample areas in Pärälven (July 14—Aug. 17, 1958). (Scattered specimens outside the sample areas have been encountered in depths greater than 2.0 metres.)

Depth(m.)	Number	Depth(m.)	Number	Depth(m.)	Number	Depth(m.)	Number
0.0—0.3	0	0.8	15	1.3	15	1.8	1
0.4	1	0.9	7	1.4	13	1.9	3
0.5	9	1.0	15	1.5	22	2.0	1
0.6	16	1.1	9	1.6	5	2.1—	0
0.7	5	1.2	13	1.7	3		

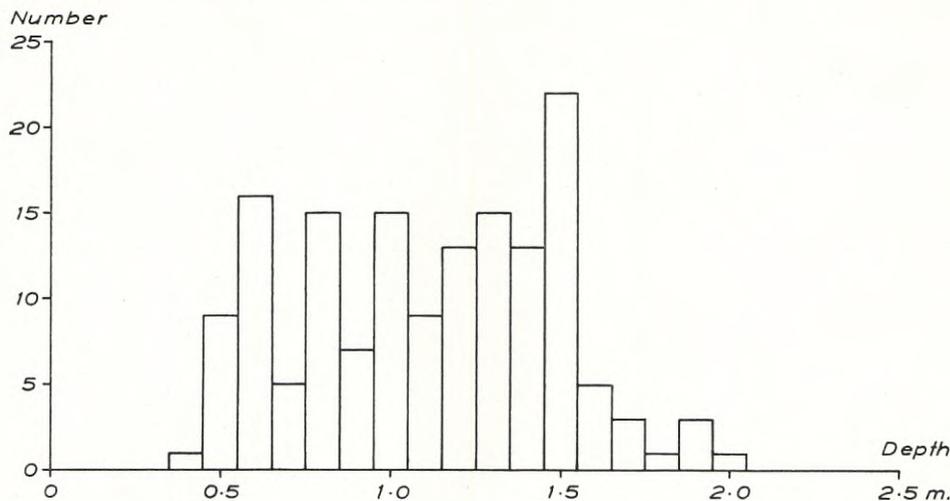


Fig. 3. Diagram for the distribution upon different depths of bottom of 153 fresh-water pearl mussels from sample areas in Päräläven according to measurements between July 14 and Aug. 17, 1958. (Scattered specimens outside the sample areas have been encountered in depths greater than 2.0 metres.)

The circumstance that more than 90 per cent of the mussels have been encountered at depths from 0.5 to 1.5 metres ought to be connected with the fact that in places, where the river is relatively shallow from one bank to the other, its bottom is fairly hard, and the current fast enough to prevent the sedimentation of silt and detritus. Thus large areas with suitable bottom are found within these depth limits.

The sharp upper limit at the depth of 0.4—0.5 m. can be supposed to be determined by the ice conditions and perhaps also by variations in the depth of the water, since the fresh-water pearl mussel is unable to survive any longer time out of water (cf. BOYCOTT 1921). For the Kola Peninsula the corresponding upper depth limit is given as 0.4 m. (SHADIN 1938), and for Finland as 0.5 m., in extreme cases as 0.3 m. (BRANDER 1957 B).

No distinct lower limit for the distribution in vertical direction could be established. Pearl-fishing is said to have taken place in Päräläven upon some bottoms at a depth of about 5 metres.

In connexion with the statements about the vertical distribution it has to be pointed out that the fresh-water pearl mussel is capable of shifting its station. (For more detailed information, see e.g. HENDELBERG 1959, pp. 21—22). Once it has reached a suitable spot it probably moves in fairly rare cases only, at all events in the fast current and upon the stony bottom which is the rule in Päräläven.

*Is the present localization of the fresh-water pearl mussels
in Pärälven natural?*

Old reports about the population density of the fresh-water pearl mussel in Pärälven show that the population is now much thinner, probably mainly in consequence of the pearl-fishing which has been very intensive at times (cf. S. EKMAN 1910). This can have caused a shifting of the distribution of the mussels upon different regions. It is, however, not possible that an exclusive localization to bottoms of a certain type, viz. the bottoms, where no fine sedimentary material is deposited, should be due to pearl-fishing, but must be the result of natural conditions.

An important factor of localization

As it can be seen from the foregoing, the sedimentation of silt and plant detritus is an important factor for localization. The occurrence of such fine sedimentary material prevents the occurrence of the fresh-water pearl mussel. This rule seems to apply without exception. Good examples for it are found within the above mentioned regions rich in pearl mussels. Where in these regions sedimentation takes place in certain spots, e.g. in back waters, the mussels are missing. The fresh-water pearl mussel has on the other hand been encountered in small discharging branches of the river, where the current was very weak, but where for other reasons no sedimentation took place. The descriptions derived from other localities for the fresh-water pearl mussel corroborate the observations made by the author. See for instance for Swedish localities FISCHERSTRÖM (1759, p. 143), TH. EKMAN (1905, p. 5), S. EKMAN (1910, p. 409), SUNDLER (1923, p. 45), and VALLIN (1942, p. 656). No stress has, however, been laid upon the rôle of the sedimentation. It is of course possible that the sedimentation makes the bottom unsuitable by simply depriving the mussels of a secure anchoring ground. The possibility can, however, not be excluded that it acts upon the fresh-water pearl mussels in other respects.

4. Methods for the determination of age

What age can a fresh-water pearl mussel attain?

The idea about the great age reached by the fresh-water pearl mussel is an old one. In the 1740s it was believed to be able of attaining a very great age (MALMER 1742). Two decades later it was said to be able of reaching the age of one hundred years or more (GIESSLER 1762). No information is, however, supplied in support of these statements.

Determination of age on the basis of the lines of growth of the shell

At the beginning of the twentieth century TH. EKMAN (1905) studied the age of fresh-water pearl mussels from Härjedalen in Sweden. The periostracum was removed by boiling in sodium lye, whereupon the lines of growth became clearly visible. EKMAN had good reasons to interpret these rings as annual features, and could thus determine the age of the oldest specimens as about 100 years.

As the result of an investigation in Bavaria ALTNÖDER (1926) proved the lines of growth really to be annual features. On fresh-water pearl mussels that had been marked he could establish a longitudinal growth of 0.72 mm. from Sept. 1923 to June 1924 (average 0.08 mm. per month) and 0.91 mm from June 1924 to Sept. 1924 (average 0.30 mm. per month), and that in the course of one year a new line of growth had been formed.

It is not quite easy to see the lines of growth of the shell, especially those which have been formed by the mussel at a greater age, when the longitudinal growth is very feeble. Thus EKMAN was unable by his method to state the age of the oldest specimens more closely than at "80—100 (or more) years" (1905, p. 8, author's translation). On specimens, where the periostracum had not been removed, the zone which has been formed during the winter is evident as a dark raised swelling. On such untreated specimens an age of up to about 15 years can be determined with a fair precision. According to the investigations of the author EKMAN's method has permitted at least in certain cases to determine exactly the age of individuals of up to 30—40 years.

WELLMANN's method for the determination of age

By counting the annual layers in the ligament WELLMANN (1938) devised a new method for the determination of age of the pearl mussel. The layers were counted in the median plane after the ligament had been cut through with a saw. Glycerine was used in order to prevent drying and the cracking resulting from it. In the ligament the annual layers, also the latest in old specimens, are very well visible. However, in old mussels the anterior portion of the ligament is partly destroyed by corrosion or rather a combination of chemical action and wear upon the bottom. From his experience WELLMANN believed himself able to estimate the number of annual layers that had been destroyed in this way. "Bei einiger Erfahrung ist es jedoch möglich, einigermassen abzuschätzen, wieviel Jahreslamellen zerstört worden sind" (WELLMANN 1938 p. 548). But no information is supplied about what part of the given age is based upon estimation. On account of the possible errors involved in this estimation WELLMANN has excluded from his results values obtained from specimens with strongly corroded umbo.

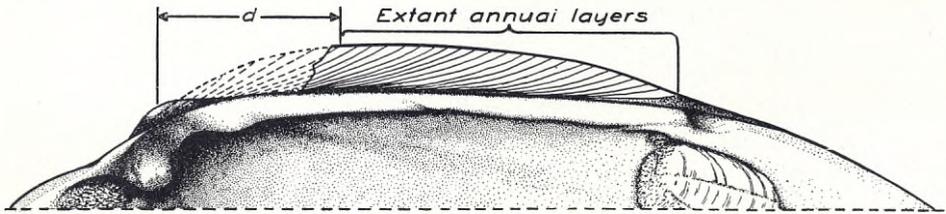


Fig. 4. Diagrammatic section through the ligament of a fresh-water pearl mussel. Step one in the determination of the age (see the text) gives in this case 23 years. In step two the distance d is measured, whereupon the number of years corresponding to this distance is read off in the diagram in Fig. 5.

Method for the determination of age applied in the investigation in Pärälven

As mentioned above the previously utilized methods for the determination of age of the fresh-water pearl mussel had some defects, TH. EKMAN's by supplying very unreliable results for specimens of greater age, WELLMANN's by the fact that the influence of corrosion of the umbo had not been worked out.

In determining the age of fresh-water pearl mussels from Pärälven the author has, like WELLMANN, based himself upon the annual layers in the ligament. The influence of corrosion of the umbo could be calculated after a study of the growth of the ligament. The method elaborated for determination of age can be divided into three steps:

1) The number of extant annual layers in the ligament (see Fig. 4) is counted.

2) The distance from the umbo to the point where the anteriormost extant limit between two annual layers reaches the upper margin of the ligament (the distance d in Fig. 4) is measured, and the corresponding number of years is read off on a diagram about the growth of the ligament (Fig. 5).

3) The age of the fresh-water pearl mussels is obtained by the addition of the values derived from the first and the second step.

With this method the author believes himself able fairly exactly to calculate the age also of old specimens. Errors can admittedly occur with regard to the minor portion of the age as calculated according to step two. These ought, however, only in exceptional cases to surpass 3 per cent of the total age of the mussel (see below).

The annual layers are counted in a sagittal section through the ligament. The cutting-through of it when once dried has proved difficult. A simple method which has been followed with most of the examined objects consisted in carefully forcing the dry valves apart. With a $\times 20$ magnification it is very easy to count the annual layers in the ligament, especially along

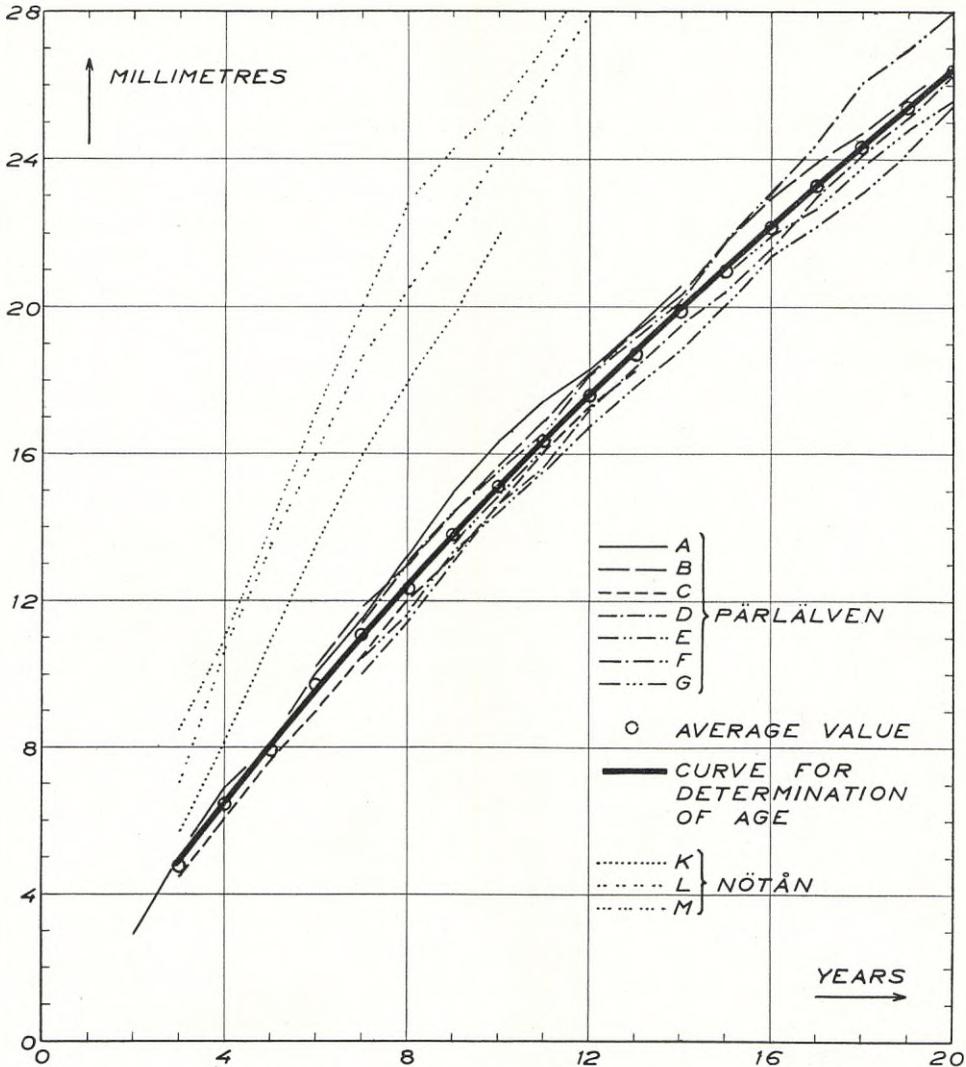


Fig. 5. Diagram for the growth of the ligament.

its upper border, where they are fairly thick (see Fig. 4). Like WELLMANN the author has checked that the number of the layers in the ligament actually coincides with the number of annual lines in the shell (see below).

In the second step of the determination of age the number of annual layers is calculated that have been removed from the ligament by corrosion of the umbo. For this purpose a diagram (Fig. 5) is used which has been constructed in the following way.

For seven out of the 28 specimens kept from the collection in Pärälven the age could be determined with the help of the lines of growth of the

shell. In the two youngest specimens (A and C), 14 and 13 year old, respectively, the lines of growth could be counted directly upon the untreated shells. The remaining five were according to TH. EKMAN's method boiled in sodium lye until the periostracum had been loosened. The lines of growth of the shell were then counted under 20 times magnification. A control was obtained by studying upon surfaces of fractures the periostracum lamellae mentioned by WELLMANN (1938 p. 548) which at the border of the annual rings continue into the prisma layer. Of the specimens that have been examined in this way two (B and D) were found to be 33 years, two (E and G) 34 years, and one (F) 37 years old. Once the age of the mussel was known, the annual layers could be numbered by counting backwards, i.e. beginning from the latest layer. The distance from umbo to the hindmost point of each annual layer was measured, and entered into the diagram (Fig. 5) against the corresponding number of years. For every year the mean value of these lengths was calculated. In the diagram these mean values have been denoted with circles. The curve obtained upon the basis of these values has then been used in step two of the determination of the age. The measuring of distance d (see Fig. 4) thus always starts from the umbo. This, like the oldest part of the ligament, is often corroded, but in this case its position can easily be determined with the help of the convexity of the shell and of the umbocentrically situated lines of growth.

In the calculation of the age by means of the lines of growth of the shell the line corresponding to a length of roughly 6—7 mm. (see Table III) has been assumed as formed at the end of the year after the year witnessing the glochidium stage. At this time the mussel has been considered to be one year old, as the age has been indicated according to the practice of TH. EKMAN and WELLMANN. For the sake of comparison it can be mentioned that TH. EKMAN (1905, p. 7) has found the corresponding length in freshwater pearl mussels from Härjedalen to be about 6 mm., and that WELLMANN (1938, p. 550) has found this length in specimens from the Lüneburg Heath to be about 7.5 mm. The diagram in Fig. 5 also counts the year in which the mussel is assumed to have passed its glochidium stage. In the statements of the age according to the above-mentioned practice one year had consequently to be deducted from the value read from Fig. 5.

The magnitude of the error which can arise from step two has been calculated in the following way. An examination by TH. EKMAN (1905) based upon the growth lines of the shell shows that, at least up to the age of 15 years, the variations of age amount for a given length to no more than about 20 per cent. Provided that this were of universal application and that the diagram in Fig. 5 were based upon a sufficiently great number of observations, it would be possible to determine the part of the age obtained by step two with an error of ± 10 %, whereas we now have to calculate with up to ± 20 %. The number of years obtained in step two represents only

a small fraction of the entire age of the mussel, as a rule less than 15 per cent. On this account the error in the determination of age by the method used by the author would only exceptionally amount to more than 20 % of 15 %, i.e. 3 %. If the diagram for step two were based upon a sufficiently great number of mussels, this figure could be brought close to 1.5 % (10 % of 15 %), or to a still lower figure, since in the actual case the corrosion of the umbo is relatively smaller.

In the above we have dealt with the reliability of the method for the determination of age used by the author in the examination of fresh-water pearl mussels coming from the same region as those which have formed the basis for the diagram in Fig. 5. Populations from different localities can have essentially different rates of growth. In illustration of this fact have been entered into Fig. 5 the values obtained for three fresh-water pearl mussels from one of the southernmost localities in Sweden, viz. Nötån in Småland (see Fig. 1). The length of the ligament of these mussels as well as their total length were considerably greater than the corresponding dimensions in mussels of the same age from Pärälven. Some additional specimens obtained from Nötån likewise show roughly the same strong growth as the three accounted for in Fig. 5. For obtaining the most correct result possible in the determination of age of a number of fresh-water pearl mussels from a given population it is thus necessary to establish a diagram analogous to that in Fig. 5 upon the basis of young mussels from that very

Table II. Growth of the ligament in seven fresh-water pearl mussels from Pärälven (A—G) and in three from Nötån (K—M) according to values obtained for the distance *d* (see Fig. 4), expressed in millimeters, after the corresponding year.

Year	A	B	C	D	E	F	G	K	L	M
2	2.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	5.1	—	4.5	—	—	—	—	5.7	7.1	8.5
4	6.9	—	6.1	—	—	—	—	8.2	10.8	11.0
5	8.1	—	7.7	—	—	—	—	10.9	13.6	14.1
6	10.0	10.2	9.0	—	—	—	—	13.6	16.1	17.2
7	11.5	11.8	10.5	10.0	10.5	11.4	—	16.0	18.7	20.0
8	13.2	13.0	12.0	11.4	11.7	13.1	12.2	18.0	20.6	22.8
9	15.0	14.4	13.2	13.1	13.3	14.6	13.6	19.8	22.2	24.3
10	16.4	15.7	14.7	14.7	14.5	15.6	14.8	22.0	24.2	25.5
11	17.5	16.9	16.2	15.7	15.6	16.6	16.2	—	26.2	27.1
12	18.4	18.2	17.3	17.2	16.8	18.2	17.4	—	27.9	28.9
13	19.5	19.5	18.3	18.3	17.9	19.2	18.9	—	29.1	30.2
14	20.6	20.3	—	19.5	18.9	20.1	20.0	—	30.2	31.4
15	—	21.8	—	20.4	20.1	21.8	20.9	—	31.5	32.7
16	—	22.9	—	21.6	21.4	23.0	21.9	—	—	—
17	—	23.9	—	23.0	22.2	24.4	22.7	—	—	—
18	—	24.7	—	24.2	23.1	26.1	23.8	—	—	—
19	—	25.7	—	25.2	24.2	27.0	24.8	—	—	—
20	—	26.5	—	26.3	25.4	28.0	25.6	—	—	—

Table III. The total length at different ages according to the annual lines of growth of the shell in seven fresh-water pearl mussels from Päräläven (A—G) and in three from Nötån (K—M), in millimetres.

Annual line	A	B	C	D	E	F	G	K	L	M
1	6.0	—	—	6.5	7.0	—	—	13.0	—	—
2	11.5	—	12.0	14.5	14.0	—	—	21.5	19.0	22.0
3	17.0	16.0	18.0	18.0	20.0	20.5	19.0	29.0	28.0	32.5
4	24.5	21.0	24.0	22.0	23.0	26.5	24.5	38.0	37.5	43.5
5	29.5	26.0	29.0	25.5	27.0	29.5	28.0	45.5	42.5	51.5
6	33.5	31.0	33.0	29.5	33.0	34.5	34.0	52.5	52.0	59.0
7	40.5	36.5	39.0	34.0	36.5	40.0	38.5	56.0	58.5	66.0
8	44.0	40.5	42.5	39.0	42.0	45.0	43.5	60.0	66.0	72.0
9	49.5	45.0	46.0	43.0	44.0	49.5	47.5	67.5	70.5	76.5
10	53.0	49.5	50.5	48.5	49.0	53.0	50.5	—	73.5	80.0

locality. For checking the applicability of the diagram to a mussel that is to be examined the length corresponding to, e.g., the tenth line of growth of the shell can be measured or, if the corrosion of the umbo is great, the density of the lines of growth of the shell is determined, for instance by counting the zones of growth between two and five centimetres behind the umbo, and comparison can be made with the mussels upon which the diagram for the growth of the ligament has been based.

The figures which have formed the base of Fig. 5 are given in Table II.

5. The growth of the individual and the composition of the population

Results of the determination of age

The age of 28 fresh-water pearl mussels collected in Päräläven has been examined according to the method accounted for above. The results can be seen in Table IV in which the mussels have been arranged according to the calculated age. In addition to the age the table contains the sex, whenever this has been determined (see below), together with length and weight of shell.

The mussels had been obtained from the following localities (see Fig. 2): Kuoikakselet (Nos. 117, 120, 122, and 124), Päräläselet (Nos. 7 and 130), Puornakselet (Nos. 27—43), Hundselet (Nos. 67, 110, and 111), and discharging branches of the river (Nos. 49 and 50). Thus the majority, 17, comes from Puornakselet, where upon three sample areas all the specimens had been collected. The remaining 11 were taken at random.

The specimen that proved to be the oldest one in the investigation in Päräläven had a ligament with 108 annual layers. The ligament was destroyed to a point 12 mm. behind the umbo, corresponding according to the dia-

Table IV. Results of the determination of age of 28 fresh-water pearl mussels from Pärälven. The letters after the number of the mussels indicate the specimens forming the base of the diagram in Fig. 5.

Mussel (No.)	Sex	Length (mm.)	Weight of shell (g.)	Distance (mm.)	Years corresp. to distance d	Age (years)
27 C	63	7.25	4.5	3	13
120 A	70	9.00	2.9	2	14
50	99	29.51	11.0	7	30
31	93	30.13	11.0	7	31
39 D	100	31.82	10.0	7	33
43 B	101	32.25	10.2	6	33
35 E	94	30.92	10.5	7	34
67 G	98	28.32	12.2	8	34
40	105	39.34	8.5	5	34
38	74	12.89	12.5	(8)	(36)
36 F	106	42.58	11.4	7	37
49	100	35.65	12.0	8	40
110	101	38.35	11.5	7	42
34	112	43.54	9.5	6	42
28	108	57.29	11.0	7	48
33	110	49.16	8.5	5	50
30	123	66.31	11.5	7	51
111	104	50.96	12.0	8	52
37	113	55.79	9.0	6	52
29	76	15.67	14.0	(9)	(55)
124	136	105.9	20.0	14	71
122	124	86.80	22.0	16	80
7	123	85.87	25.0	19	83
32	116	72.40	21.0	15	88
41	123	86.71	17.0	11	90
117	125	93.00	25.5	19	91
42	134	129.0	27.0	21	105
130	145	130.7	12.0	8	116

gram in Fig. 5, i.e. on comparison with young mussels, to a period of 8 years. Thus the age of the mussel is $108 + 8 = 116$ years. According to the above premisses the possible error is at most 20 per cent of 8 years, i.e. less than 2 per cent of the whole age.

Two of the mussels (Nos. 38 and 29), according to Table IV 36 and 55 years old, respectively, are of exceptionally small size, real dwarfs. Already the first glance reveals that they are not young specimens, both exhibiting a dark periostracum and heavy corrosion of the umbo. These mussels are possibly somewhat older than stated here, the part of age obtained according to step two (see above) of the age determination being too low since these specimens evidently have been stunted right from the beginning.

At the age determination it has been noted that secondary, feeble layers of growth of winter type in the summer layers of the ligament (cf. WELLMANN 1938, p. 546) occur only to a small extent in the specimens from Pärälven. They are, however, well marked in the specimens obtained from Nötån in southern Sweden.

Length — age ratio

Already the preceding chapter ought to have made it clear that it is not possible to base a determination of age upon the total length of the fresh-water pearl mussel except perhaps, when very young individuals are concerned. This is due to the fact that the individual variation in length between specimens of the same age and from the same locality is great in relation to the longitudinal growth during the later life of the mussel. Compare, e.g., WELLMANN 1938, Fig. 10 (p. 551). According to this illustration the longitudinal variation is greater for specimens of about 30 years than the difference in average length between specimens of 25 and 60 years, respectively. It can nevertheless be of interest to study information about the average length at a certain age in populations from different regions.

On fresh-water pearl mussels from Pärälåven the first line of growth of the shell has been found to correspond to a length of 0.6—0.7 cm. and the tenth to about 5.0 cm. (7 specimens between 4.8 and 5.3 cm.). According to TH. EKMAN (1905), who based his investigations in Härjedalen (Sweden) upon the lines of growth of the shell, the mussels should have been 0.5—0.7 cm. long at the age of one year and about 4.6 cm. at the age of 10 years (11 specimens between 4.25 and 4.9 cm.). (This difference between the populations from Pärälåven and Ljusnan in Härjedalen is perhaps not a real one, but may possibly depend on EKMAN's discerning a line of growth between the two lines which by the author have been interpreted as the first and the second — compare Table III with the list given by TH. EKMAN (1905) on page 7.) According to German investigations (ALTNÖDER 1926, WELLMANN 1938, BOETTGER 1954) the average length of specimens of ten years is about 6 centimetres. A considerably stronger growth has been observed for 5 specimens obtained from Nötån (see Fig. 1) in southern Sweden. These had already with their sixth line of growth attained lengths between 5 and 6 centimetres (cf. Table III). It is, however, not known to the author, whether or not these specimens are representative for the population in question.

For old specimens the length — age ratio varies strongly, and the given average values are few and as a rule uncertain. However, it can be mentioned that the German investigations have shown the age of 40 years to correspond to a length of about 10 cm, which is about the same as the value obtained in Pärälåven; see Table IV.

Relation between weight of shell and age

While the longitudinal growth slows down with increasing age, the increase in the weight of the shell takes place at a roughly uniform rate throughout the major part of the life of the fresh-water pearl mussel. This has been demonstrated by WELLMANN (1938) in the course of his investi-

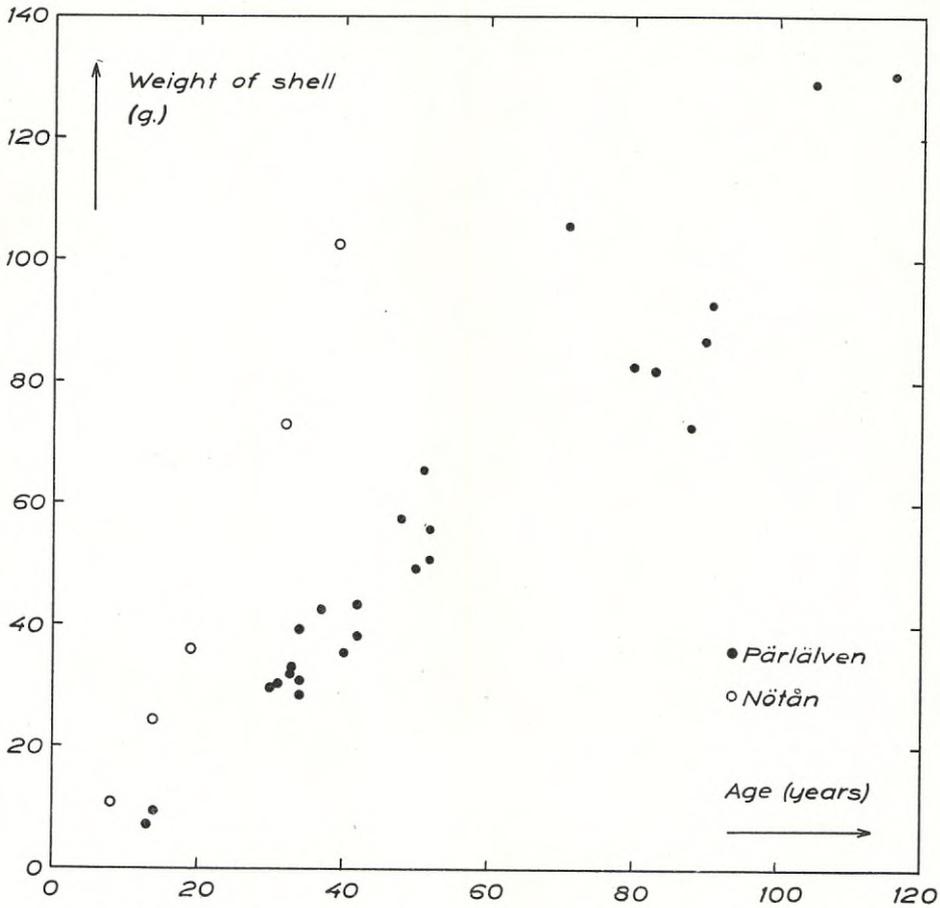


Fig. 6. Diagram representing the relation between age and weight of shell for 26 fresh-water pearl mussels from Pärälven. For the sake of comparison the five specimens obtained from Nötån in southern Sweden (see the text) have been entered into the diagram.

gations upon the Lüneburg Heath, and has been corroborated by the investigations in Pärälven; see Fig. 6 which is based upon the figures in Table IV. (For different reasons, amongst others the uncertain determination of the age, the two stunted shells have not been included into the illustration.)

For the majority of the specimens from Pärälven the average annual increase falls between 0.85 and 1.4 g. The shells of the two oldest (116 and 105 years) specimens examined weighed 130.7 and 129.0 g., respectively, corresponding to an average annual increase of 1.1(3) and 1.2(3) g., respectively.

For the comparison with populations from other localities it can be mentioned that WELLMANN found the mean value of the average annual growth in the population on the Lüneburg Heath to about 1.2 g. A much stronger

growth of the shell, the average increase amounting to about 2 g. *per annum*, is exhibited by the specimens obtained from Nötån in southern Sweden. For three of these five specimens the lines of growth of the shell permitted a determination of the age as 9, 14, and 19 years, respectively. The corresponding weight of the shell was 9.39, 24.17, and 36.12 g. The remaining two weighed 73.23 and 103.4 g., respectively. Their ligament contained 26 and 33 annual layers, respectively, and the distance d (see Fig. 4) was 17 mm. in either of them. This permits, according to the average values for K, L and M in Fig. 5, the calculation of their age at about 32 and 39 years, respectively, which figures can be given with an exactitude of about ± 2 years. In spite of the small number of specimens and in spite of the fact that we can not tell, whether or not they are representative for the region, where they have been collected, the great difference between their growth and the growth of the specimens from Pärälven has nevertheless induced me to set them out in Fig. 6.

Length — height ratio

Length and height have been measured on 112 fresh-water pearl mussels from Pärälven. (For the definition of these dimensions see, e.g., EAGAR 1948, Fig. 1.) The measurements show that during the growth of the mussel the length increases relatively more than the height, and that at a given length there occur great individual variations in the length — height ratio; see Fig. 7 and compare WELLMANN 1938 pp. 556—561. In this connexion the influence of the environment upon the shape of the shell is of interest. According to several authors the shell becomes relatively lower, i.e. more elongated, if the animals are stationed in a faster current (cf. ALTNÖDER 1926). Others, e.g. WELLMANN, have not found any significant difference between different localities with different speed of current in one and the same brook. A distinct difference was, however, observed between two different brooks, viz. Lachte and Lutter, in spite of the fact that they join in their lower courses, and that the chemical composition of the water is pretty much the same. The question about the cause of the difference in the length-height ratio has therefore to be left open for the time being, since neither the author has found any pronounced tendencies in any given direction. It might, however, be mentioned that pearl fishers along the Pärälven apply the term "rapid shells" to elongated shells with a concave ventral margin.

Determination and distribution of sexes

For all 17 specimens from three sample areas in Puornakselet the age has been determined (see above). For them and, in addition, three other specimens also the sex has been determined. According to former informa-

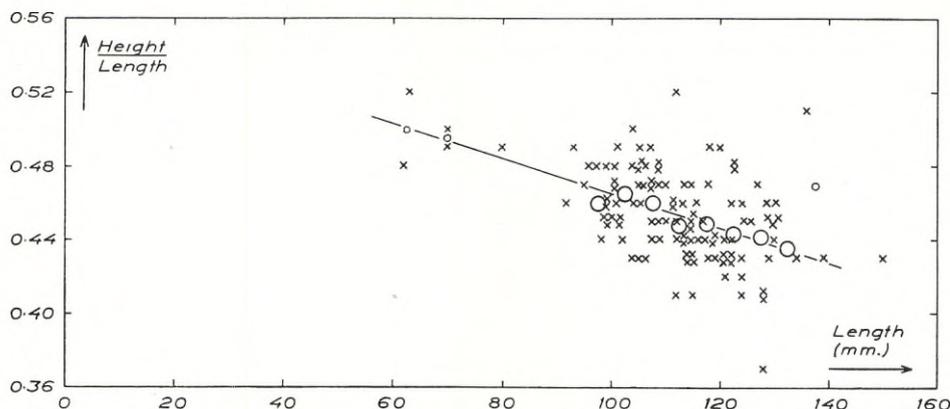


Fig. 7. Growth diagram based upon the measurements of height and length taken from 112 fresh-water pearl mussels from Pärälven. Within each interval of 5 mm. of length the average value of the height—length ratio has been marked with a small circle for 2—4 mussels, and with a large circle for greater numbers.

tion the sexes do not differ in the morphology of the shell, at least not to such an extent that the differences could serve for the determination of the sex. For this reason eosin-haematoxylin-stained sections through the gonads were examined under the microscope. Of the 20 specimens examined 9 proved to be females, and 11 males. Thus no hermaphrodites were found, compare WELLMANN (1938, p. 544) who found one out of eighty examined specimens to be a hermaphrodite.

From the material examined by the author it has not been possible to establish any significant difference between the growth of the shell of females and males, cf. Table IV.

Composition of the population of the fresh-water pearl mussel in Pärälven

Since it is not possible to determine the age of the fresh-water pearl mussels or at least of the older specimens by an examination of the living specimen, the author has used the length of the mussels as a base for a rough analysis of the composition of the population in Pärälven as it can be deduced from the 112 specimens from the stock-taking areas that had their length measured. On account of the fact that conclusions about possibly existing differences between the populations upon different localities would be based upon an insufficient number of specimens, the author has accounted for the whole material of the investigation in one single table, Table V. This table has been represented in the shape of a diagram in Fig. 8. It can be seen that 10 specimens are shorter than 96 mm., the length which

Table V. The distribution of length in 112 fresh-water pearl mussels from Pärälven.

Length (mm.)	Number	Length (mm.)	Number	Length (mm.)	Number
—60	0	91—95	3	126—130	6
61—65	2	96—100	9	131—135	6
66—70	2	101—105	16	136—140	2
71—75	1	106—110	16	141—145	1
76—80	2	111—115	18	146—150	1
81—85	0	116—120	13	151—	0
86—90	0	121—125	14		

according to the foregoing roughly corresponds to the age of 30 years. Among these exist the two stunted specimens which have been accounted for above. (As their age, at least 36 and 55 years, respectively, is much greater than what could be deduced from their lengths they have not been included in the diagram in Fig. 8.) Thus only about 7 per cent of the sample should be younger than 25—30 years.

According to MÜLLER (1957) no specimens shorter than 2 cm should have been observed. It has, however, been reported that 28 specimens no longer than 15 mm. have been found upon the sandy bottom of the river Ibesibetu in Japan (KOKA 1933), and 4 specimens shorter than 20 mm., the shortest 9.5 mm. long, are said to have been encountered in River Conway upon the British Isles (JACKSON 1925). Since it thus is possible to discover even specimens of this small size, and since TH. EKMAN (1905, p. 6) has found that also the small specimens occur upon the same localities as the adults, and that they very often, perhaps always, live just as visible, the observed conditions might be indicative of a rather feeble rejuvenescence of the popu-

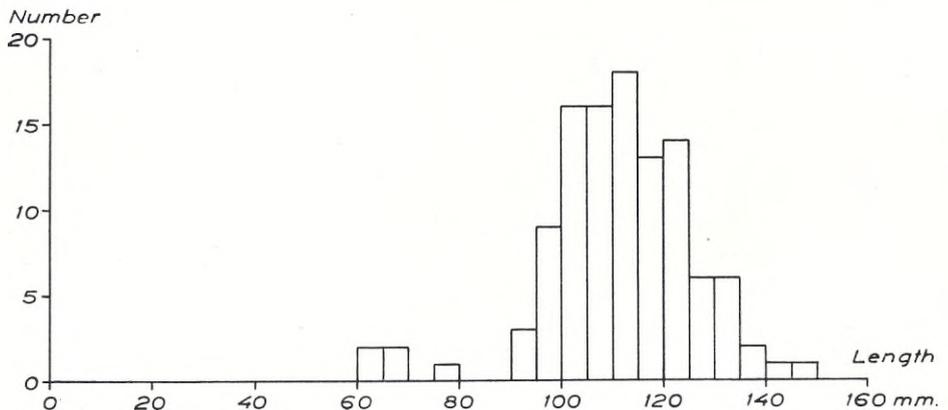


Fig. 8. The distribution in length in 110 fresh-water pearl mussels from Pärälven. (From this diagram the two stunted specimens mentioned in the text have been excluded.)

lation in Pärälven. In this case this can be supposed to depend to a large extent upon the thinning-out of the population resulting from pearl-fishing, but can of course derive in part also from other causes like a decrease in the number of fishes suitable for the parasitism of the glochidia or the result of the floating of timber (cf. LUNDGREN 1935).

6. Summary

1) The fresh-water pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.), is holarctic, and separated nowadays into a number of more or less isolated occurrences. Owing to pearl-fishing and the regulation of the watercourses it has become much scarcer, and has entirely disappeared from many places (p. 149, 150).

2) A map about the natural distribution of the fresh-water pearl mussel in Sweden has been compiled by the author (p. 150 and Fig. 1).

3) Attention is called to the close agreement between this distribution and the extension of soils and rocks poor in lime (p. 150).

4) At the altitude of about 360 m. there has been established in Pärälven a probably climatically conditioned upper limit of distribution (p. 154).

5) The bottoms for the fresh-water pearl mussel in Pärälven are described. The importance of the sedimentation for the localization is pointed out. In places, where sedimentation of fine detrital material occurs, no specimens have been encountered (p. 152; 156).

6) The distribution in Pärälven of the fresh-water pearl mussel upon different depths is accounted for. More than 90 per cent of the mussels have been encountered between the depths of 0.5 and 1.5 metres (p. 154).

7) An account is given of the method that has been used for the determination of age of the fresh-water pearl mussels in Pärälven. The method is based upon the existence of annual layers in the ligament. Since the author has constructed a diagram of the ligament growth (Fig. 5) which has made it possible to calculate the number of annual layers destroyed by corrosion in the umbonal region, this method has been made very certain, the error also for old specimens being below 3 per cent of the total age (p. 158).

8) The results of the determination of age are accounted for. The age of the oldest specimen has been calculated to 116 (± 2) years (p. 162).

9) While the longitudinal growth slows down with increasing age, the increase of the weight of the shell is roughly uniform during the greater part of the life of the fresh-water pearl mussel. In Pärälven the mean value of the annual increase is about 1.2 g. Comparisons are made with specimens obtained from a river in southern Sweden. (P. 164).

10) The length-height ratio which decreases with the increasing age of the fresh-water pearl mussel, and which by some authors is believed to de-

pend upon the strength of the current has been determined for 112 specimens from Pärälven. The result is accounted for in Fig. 7. (P. 166.)

11) In 20 specimens from Pärälven the gonads have been microscopically examined. Of these nine proved to be females, eleven males (p. 166).

12) The composition of the population of the fresh-water pearl mussel in Pärälven is accounted for. According to the length only eight of the 112 encountered specimens (7 per cent) were younger than about 30 years. This fact might point to a relatively feeble rejuvenescence of the population. (P. 167)

7. References

- ALTNÖDER, K. 1926. Beobachtungen über die Biologie von *Margaritana margaritifera* und über Ökologie ihres Wohnorts. *Arch. Hydrobiol. Stuttgart* 17: 423—491.
- BOETTGER, C. R. 1954. Flussperlmuschel und Perlenfischerei in der Lüneburger Heide. *Abh. Wiss. Ges.* 6: 1—40.
- BOYCOTT, A. E. 1921. Oecological notes. 3. *Margaritana margaritifera* out of Water. *Proc. Malac. Soc. London* 14: 130.
- 1925. See JACKSON 1925.
- 1927. Oecological notes. 7. *Margaritana margaritifera* in Hard Water. *Proc. Malac. Soc. London* 17: 184.
- BRANDER, T. 1957 (A). Insamling och tillvaratagning av skalprov (konkylier) av unionaceer. *Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fennica, Helsingfors* 32 (1955—1956): 157—167.
- 1957 (B). Aktuelles über die Flussperlmuschel, *Margaritana margaritifera* (L.), in Finnland. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica* 74, 2: 1—29.
- EAGAR, R. M. C. 1948. Variation in Shape of Shell with Respect to Ecological Station. A Review dealing with Recent Unionidae and Certain Species of the Anthracosiidae in Upper Carboniferous Times. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Section B*, 63: 130—148.
- EKMAN, S. 1910. Norrlands jakt och fiske. Uppsala.
- EKMAN, TH. 1905. Undersökningar öfver flodpärlmusslans förekomst och lefnadsförhållanden i Ljusnan och dess tillflöden inom Härjedalen. *Medd. fr. K. Landtbruksstyrelsen* 110: 1—12.
- FISCHERSTRÖM, J. 1759. Rön och anmärkningar om Perle-Musslors Fortplantning, Natur och Lefnadssätt. *K. Vet. Acad. Handl.* 20: 139—146.
- GISSLER, N. 1762. Rön om Perle-Musslors bästa öppningssätt samt om Perlefiskeriernes beskaffenhet i Ångermanland, Medelpad och Jemtland. *K. Vet. Acad. Handl.* 23: 65—81.
- HAAS, F. 1940. A tentative classification of the Palearctic Unionids. *Field Mus. Pub. Zool. Chicago* 24: 115—141.
- HARMS, W. 1907. Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der Flussperlmuschel (*Margaritana margaritifera* Dupuy). *Zool. Anzeiger* 31: 814—824.
- HEMMING, F.—NOAKES, D. 1958. Official Index of Rejected and Invalid Generic Names in Zoology. *International Commission on Zoological Nomenclature, London*. 1082—1083.
- HENDELBERG, J. 1959. Flodpärlmussan, *Margaritifera margaritifera* (L.). Undersökningen i Pärälven i Jokkmokk sommaren 1958 samt övriga uppgifter av betydelse inför en ev. vattenreglering. *Stenciled at the Institute of Zoology, Uppsala Universitet*. P. 1—43.
- HENDERSON, J. 1928. *Margaritifera* vs. *Margaritana*. *Nautilus Philad.* 41: 91.
- HUBENDICK, B. 1947. Die Verbreitungsverhältnisse der Limnischen Gastropoden in Südschweden. *Zool. bidrag fr. Uppsala.* 24: 419—559.

- JACKSON, J. W. 1925. The distribution of *Margaritana margaritifera* in the British Isles. With Appendix by Boycott, A. E. *J. Conch. Leeds* 16: 195—211,, 270—278. (Appendix: 210—211)
- KOBA, K. 1933. Habitat notes of the fresh-water pearl-mussel, *Margaritana margaritifera* (Linné) in Hokkaidô, Japan. *Sci. Rep. Tokyo Bun. Daig. Sect. B. 1*: 175—180.
- KORSCHOLT, E. 1926. Perlen und Perlmuscheln. *Handbuch d. Binnenfisch. Mittel-Eur.* 5: 521—551.
- LUNDGREN, G. 1935. Värmländska mollusker. *Medd. fr. Värml. Nat.-hist. För. Karlstad* 8: 1—38.
- MALMER, O. 1742. Om Pärlemusslor och Pärlefiskerier. *K. Sw. Vet. Ac. Handl.* 3: 214—225.
- MANDAHL-BARTH, G. 1938. Land and Freshwater Mollusca. *The Zool. of Iceland* 4: 65.
- 1949. *Danmarks Fauna* 54, III: 123—127. København.
- MÜLLER, K. 1957. Vad kan göras för pärlmusselbeståndet? *Norrb. läns hush.-sällsk. Fiskeri-biol. Medd. fr. Norrb.* 15. Stenciled.
- SCHLESCH, H. 1942. Die Land- und Süßwassermollusken Lettlands. *Korr.bl. Nat.forsch-ver. zu Riga* 64.
- SHADIN, V. I. 1938. Fam. Unionidae. *Molluscs IV, 1. Fauna SSSR, Moskva-Leningrad.*
- SPÄRCK, R. 1942. Den danske Dyreverden dyrgeografisk og invandringshistorisk belyst. København.
- STEENBERG, C. M. 1917. Om *Margaritana margaritifera* L. fra Varde Aa samt om et lille Mollusksam. fra Ribe marsk. *Medd. D. Naturh. F.* 68, København.
- SUNDLER, B. 1923. Snäckor och musslor i Viskans övre vattenområde. *Medd. fr. Göteb. Musei Zool. Avd., Göteborg*, 1923: 1—47.
- VALLIN, S. 1942. Flodpärlmusslan, *Margaritana margaritifera* Linné. *From Fiskar och fiske i Norden (K. A. Andersson), Stockholm*; pp. 655—662.
- WELLMANN, G. 1938. Untersuchungen über die Flussperlmuschel (*Margaritana margaritifera* L.) und ihren Lebensraum in Bächen der Lüneburger Heide. *Zeitschrift Fischerei u. Hilfswiss. Neudamm und Berlin.* 36: 489—603.
- 1943. Fischinfektionen mit Glochidien der *Margaritana margaritifera*. *Zeitschrift Fischerei u. Hilfswiss. Neudamm und Berlin.* 41: 385—390.
- WESENBERG-LUND, C. 1937. Ferskvandsfaunaen biologisk belyst, II. København.

Papers which were of importance almost exclusively for the knowledge about the distribution of the fresh-water pearl mussel, e.g. a great number of the papers that had been used in the elaboration of the map over the distribution in Sweden, have not been included in the above list.

About the Effect of Rotenone upon Benthonic Animals in Lakes

By PER ERIK LINDGREN

Introduction

“Rotenone is found in species of *Derris* (tuba root, Malaya and the East Indies), *Lonchocarpus* (Cubé or timbo, South America), and many other plants of the family *Leguminosae*” (ALMQVIST). Primitive people have used it for poisoning fish (ALMQVIST, COMBETTE and LEGENDRE, SVÄRDSON). While the earlier scientific investigations were directed at the effect of the substance upon insects and especially mosquitos (CAMPBELL, DANIELS, DURHAM, KELSALL and collaborators, TWINN), the aim is now to exterminate by means of rotenone the entire populations of worthless fish in lakes in order to stock them with valuable fish. During the last 15 years this has been done on a large scale especially in Canada and the U.S.A. (SVÄRDSON). If this procedure is to be a success, the other organisms that serve directly or indirectly as food for the fish must, at least to a certain extent, be resistant to the poison. HOOPER, LEONARD, SMITH and the manufacturers of rotenone assert this to be the case. Already the above mentioned older investigations show, however, that the organisms on which the fish feed are injured by the poison, and this is corroborated also by some of the more recent studies (BERZINS, BROWN and BALL, CUSHING and OLIVE, FELLTON).

Under the leadership of professor WILHELM RODHE, whom I would specially like to thank for his inspiring help experiments with rotenone were started in the summer of 1958 at the Erken laboratory. This is located at the lake of the same name, and serves as the limnological field station of the University of Uppsala. Lake Erken is situated in eastern Uppland about 75 kms. north of Stockholm. In connection with these experiments fil. mag. THORSTEN ANDERSSON and amanuensis GÖSTA SANDBERG carried out field experiments with the aim of establishing the size of the fish populations. The effect of the rotenone upon the organisms serving as fish food were studied by fil. kand. ELISABETH ALMQVIST (1959) as far as the plankton and certain benthonic micro-organisms were concerned, and by the present writer for the macroscopical bottom fauna.

Methods of Investigation

The writer's investigations were carried out partly as experiments in aquaria, partly as field experiments in Lake Erken itself, these latter being laid up along two main lines, viz. experiments in cages and bottom sampling.

Hereby the rotenone emulsions Chem-Fish-Special and Pro-Noxfish were used.¹ The concentration of rotenon in all tables is given in mg Rotenone preparation per litre. Since the effect of the two preparations did not exhibit any noticeable differences, no parallel experiments have been carried out.

The experiments in the field were conducted altogether in connection with the field poisonings mentioned in the introduction. On account of existing circumstances these had unfortunately to be restricted to small bays. The poisoning was always carried out during times of a strong inland wind so as to prevent as much as possible the dilution of the poison with unpoisoned water from the lake. This had unfortunately a disadvantageous influence upon the planning of the work. During the experiments in the field the temperature of the water in Lake Erken was $17 \pm 1^{\circ}\text{C}$.

In the course of the bottom sampling which on account of the mentioned circumstances comprised only species living in shallow water the bottom samples were taken with a RZOSKA sampler. To start with, the lowermost three quarters of the core were removed. The remainder, containing the animals which were of interest here, was then sifted, whereupon the content of the samples of living and dead animals was examined. The writer attempted to overcome the difficulty of detecting the dead animals among the plant remains in two ways. In one of them the water was agitated by means of air bubbles, when many dead animals stayed at the surface of the water in the experimental vessel, while the plant remains sunk to its bottom. The other method was based upon examination of the samples in transmitted light. The bowls of semitransparent polyten plastic used for the analyses are particularly suitable for this procedure. In spite of all a fair number of dead animals has probably escaped detection.

In every instance of poisoning cage experiments with cages of wood or polyten plastic were carried out. Each cage was checked twice after the introduction of the poison. The control was made difficult by the many crannies and nooks of the wooden cages in which the animals could hide, but considerations of economy precluded the universal use of cages made of plastic. As no type of netting with a sufficiently fine mesh for our purposes, and which at the same time allowed a sufficiently free passage of the water was found on the market, some animals succeeded in escaping from the cages in the course of the experiments.

The experiments in aquaria were carried out in series, all factors, except the concentration of rotenone, being kept constant. Each series contained furthermore a control aquarium without rotenone. All aquaria held 1 litre of water aerated by electric pumps. The temperature of the water was

¹ Composition of the Rotenone preparations: *Pro-Noxfish* — rotenone $2\frac{1}{2}$ ‰, other extracts of cubé 5 ‰, sulfoxide $2\frac{1}{2}$ ‰, sum of active ingredients 10 ‰; *Chem-Fish-Special* — rotenone 5 ‰, other extracts of cubé 11 ‰, sum of active ingredients 16 ‰.

Table 1. Spreading of the figures for mortality.

Experimental animal: *Chironomus plumosus*. 10 specimens in each aquarium.
Concentration of rotenone: 1 mg/litre Pro-Noxfish. Duration of experiment 29 hours.

Number of dead animals		Average number of dead animals	Greatest deviation from average number of dead animals	Difference between extreme values for mortality	
in control aquarium	in experimental aquarium No. 1 2 3 4 5				
Aquaria					
with gyttja	0	2 2 4 1 0	1.8	2.2	4
without gyttja . . .	0	8 8 4 5 7	6.4	2.4	4

$18 \pm 1^{\circ}\text{C}$. The water was taken from the lake, the intake being at the depth of 8 metres.

By reason of the their size, general features, etc. only few species are suitable as experimental animals, and still fewer can easily be procure in greater numbers. For this reason the number of experimental animals was often too small from the statistical point of view. Even if every experimental unit (aquarium or cage) contains 10 animals, the spreading of the figures for mortality becomes obvious. This is illustrated by the experiments accounted for in Table 1.

Activity of the Rotenone and Environmental Factors

The environmental factors that influence the activity of the rotenone in experiments on a smaller scale and in the laboratory as well as in the poisoning on a larger scale of whole lakes are partly the properties of the water itself, partly the solid elements of the environment as, e.g., particles of the vegetation, substance of the bottom, etc.

The properties of the water itself express themselves by an increase in the activity of the rotenone with rising temperature (BROWN and BALL) and decreasing pH (BERZINS, ÖBERG). As the writer has conducted his experiments exclusively with water and animals from Lake Erken, pH has in this connection been dealt with as a constant factor. The temperature of the water on the other hand was as a rule higher in the aquaria than in the natural habitat of the animals. For *Chironomus plumosus* living at the greatest depth this difference could amount to as much as 7°C . This might in part be responsible for the exaggerated mortality observed in these experiments. For the majority of the species that were taken from the littoral this difference amounted to at most 2°C .

The solid constituents of the environment can reduce the activity of the rotenone in a considerable degree. It is probable that the oxygen freed by the vegetation in the course of photosynthesis destroys the rotenone by

Table 2. Sensibility to rotenone and environment.

Experimental animal: 10 *Chironomus plumosus* in each aquarium.
Duration of experiment: 46 hours.

Concentration of rotenone mg/litre Chom-Fish-Special	0	0.1	0.3	1.0	3.0
% of dead animals in aquaria with gyttja	0	0	30	50	50
% of dead animals in aquaria without gyttja	0	90	100	100	100

oxidization (BERZINS), so that here the animals have a chance partly or wholly to escape the influence of the rotenone. ZISCHKALE also has observed that *Hyalella* sp. survived, when a twig of, e.g., *Fontinalis* sp. was present in the aquarium. In the contrary case it dies. By removing the algae from experimental lakes by means of copper sulphate FELLTON has deprived larvae and other small animals the possibility of escaping rotenone poisoning.

Unlike coarse-grained mineralic particles, like sand, stones, etc., also the gyttja of the bottom, clay, gel-mud, etc. ought to neutralize the rotenone by some kind of sorption.

Thus a microgradient in the concentration of the rotenone is developed near the bottom or near the elements of vegetation, and this ought to provide for many animals a possibility of escaping the poisonous effect of the rotenone as has been mentioned above. Animals which for a short time have been exposed to an otherwise lethal concentration of rotenone, but which then have come into safe water can survive. The importance of this circumstance is stressed by the fact that the rotenone is completely destroyed after some time (HAMILTON, KRUMHOLZ). The above remark applies to a certain extent also to fishes which can escape the rotenone by staying in the vegetation, where the spreading of the poison meets with the greatest difficulty, and where there is a great possibility for its destruction in one way or the other (ENROS and MOLIN, SVÄRDSON). Bottom-living fish can escape the rotenone by burrowing themselves down into the mud (HARRIS).

As a rule no special arrangements of the environment have been made in the experiments in aquaria and cages, as environmental elements like leaves, sticks, gyttja, etc. would have made the control of the condition of the animals during the experiments too difficult. In this way an essential difference was introduced between the environment in the experiments and the natural habitat of the animals, which according to the above constitutes a defect in the experiments. This has also been corroborated by the experiments accounted for in Table 2.

In the course of experiments in aquaria and cages the majority of the bottom animals are exposed to the poisoning effect of the rotenone in a higher degree than in the natural habitat, the latter offering them certain possibilities of escaping the action of the poison the activity of which is also reduced here by several factors.

Sensibility to Rotenone of the Bottom-Living Vertebrates

The results of the writer's investigations obtained with the different methods are assembled in Tables 3 and 4. On comparison of the figures the following has to be kept in mind. Since only small bays were poisoned in the field experiments, the content of rotenone was not definitely known there, but only theoretically determined. On the whole for each method the inherent error ought to result in too low mortality for the bottom samplings and too high mortality for the experiments in aquaria and cages. To this has to be added that for practical reasons only some few species are included in all three methods. If these circumstances are taken into account, the values obtained ought nevertheless to permit a fairly unambiguous conclusion about the effect of the rotenone. In Table 5 the writer has also grouped his own results with those obtained by other investigators.

Table 3. Percentage of mortality with the different experimental methods.

In the field experiments "conc." is the theoretically calculated mean concentration of rotenone preparation in mg/litre of the entire sample, "time" the time between the introduction of the poison and the control or the taking of the sample.

Species	Aquarium experiment			Field experiment					
	conc. mg/l.	time hours	% mort.	Cage experiment			Bottom sampling		
				conc. mg/l.	time hours	% mort.	conc. m/l.	time hours	% mort.
<i>Molanna angustata</i>	—	—	—	2	50	30	1	24	0
<i>Trienodes</i> sp.	—	—	—	1	45	25	1/2—1	20	0
Small unspecified chir.	1	32	30	—	—	—	1	24	20
<i>Caenis</i> sp.	1	35	60	1	40	2	1	24	0
<i>Palpomyia</i> sp.	1	23	40	—	—	—	1	24	0
<i>Asellus aquaticus</i>	1	47	60	1	40	12	1	24	100
<i>Gammarus pulex</i>	1	40	100	1	40	0	1	24	0
<i>Stylaria lacustris</i>	2	14	13	—	—	—	1	24	20

Table 4. Compilation of the results from aquarium experiments.

Species	Time hours	Mortality in % at the following rotenone contents in mg/litre of the entire sample							
		0	0.1	0.3	0.5	1.0	3.0	5.0	10
		<i>Chironomus plumosus</i> , with gyttja	34	0	0	10	—	30	10
" " " "	46	0	0	30	—	50	50	—	—
" " without gyttja	34	0	20	60	—	80	90	—	—
" " " "	46	0	90	100	—	100	100	—	—
Small unspecified chir.	32	0	17	—	50	40	85	—	—
<i>Palpomyia</i> sp.	36	0	0	0	—	0	80	—	80
<i>Hydropsyche</i> sp.	31	47	0	—	33	33	0	100	—
<i>Stenophylax</i> sp.	5	0	0	0	—	33	66	—	100
<i>Notonecta</i> sp.	40	0	29	—	72	86	—	100	100
<i>Caenis</i> sp.	30	25	50	—	50	75	80	—	—
<i>Asellus aquaticus</i>	47	0	40	40	—	60	80	—	100
<i>Viviparus viviparus</i>	110	0	0	—	—	0	—	—	—
" " " "	57	—	—	—	—	—	13	50	100
<i>Planorbis planorbis</i>	47	0	0	0	—	0	0	—	0

The experiments in aquaria definitely prove the poisonous effect of the rotenone upon the invertebrates. Of the *Hydrachnidae* 25—50 % die already at a concentration of 0.05 mg/litre (HAMILTON). At a concentration of 0.1 mg/litre the same mortality applies to *Hirudineae* and *Notonectidae* (HAMILTON), to *Chironomus*, *Eucypris*, and *Physa* (ZISCHKALE) and to *Notonecta* and *Asellus aquaticus* (author). Many individuals of these species survive, however, this low concentration which causes a mortality of 100 % only in some few species as *Argulus* sp. (HAMILTON). Between 0.5 and 2 mg/litre the mortality quickly rises to 100 per cent. At higher concentrations the mortality is complete irrespective of the environment in which the rotenone is made to act. Thus FELLTON in his field experiments with 6 mg/litre obtained "very striking results".

In bottom samples it is particularly difficult to detect dead animals in groups like *Nematodae*, *Oligochaeta*, *Ostracoda*, and *Chironomidae*. On this account the figure of 0 % for the mortality is hardly of any value as a measure of the reaction of these groups to rotenone. There exists a certain divergence between the results of the writer and those obtained by ALMQUIST for *Chironomidae*, *Palpomyia*, and *Stylaria lacustris*. According to ALMQUIST 1—2 mg/litre should be lethal to these animals, while the writer has discovered a sufficient number of living specimens to question the lethal effect of this concentration. It has, however, to be stressed that ALMQUIST's samples were taken immediately after the introduction of the poison, while those of the writer were collected 24 hours later. ALMQUIST's observation that samples taken 24 hours after the introduction of the poison contained a greater number of living animals than those taken immediately after it might possibly explain the divergence of our results as to this point. Yet even in experiments in aquaria, which on account of a defect of method give a too high mortality, the writer has obtained a confirmation for the lethal effect of 1—2 mg/litre to these animals. Especially for the *Ephemeraeidae*, *Hirudineae*, and *Hydrachnidae* there exists on the other hand good agreement between the writer's and ALMQUIST's results.

The results of the experiments in cages are too indefinite to serve by themselves as a basis for conclusions.

Some authors believe that only few invertebrates are injured by, and die from rotenone, e.g. *Aeschnidae* and *Hirudineae* (BALL and HAYNE, BROWN and BALL). According to HOOPER, however, also *Amphipoda*, *Diptera*, *Nematoda*, *Mollusca*, and *Trichoptera* are injured. Others are of the opinion that a great part of the population of invertebrates dies (FELLTON, BERZINS, CUSHING and OLIVE). The writer joins the opinion of the two last-named authors to the effect that a sufficient number of specimens survives in order to guarantee the continued existence of the species in the poisoned lake. "After some months the populations of invertebrates start to regain their balance"

Table 5. Continued.

Group and species	Duration hours	Concentration of rotenone mg/litre	Mortality %	Source	Method
Tubificidae, unspec.	24	1-2	0	author	bon.
Unspecified species	Increase after the poisoning was followed by a return to the previous conditions			C. & O. HOOP. SM.	bon. bon. bon.
<i>Hirudinea</i>					
Helobdella stagnalis	24	1-2	0	author	bon.
Herpobdella punctata	—	0.5	0	HOOP.	bon.
Herpobdella octoculata	—	2	100	ALM.	bon.
Herpobdella, larger species	—	2	0	ALM.	bon.
Piscicola sp.	24	1-2	0	author	bon.
Protocleipsis tessalata	—	2	100	ALM.	bon.
Unspecified species	—	0.025	high	SM.	bon.
" "	50	0.1	100	HAM.	aqu.
" "	—	0.5	high	HOOP.	bon.
" "	—	2	high	B. & H.	bon.
" "	—	2	high	BR. & B.	bon.
" "	24	2	high	BR. & B.	cage
<i>Crustacea</i>					
Amphipoda, unspec.	12	0.5	100	HAM.	aqu.
Argulus sp.	50	0.025	100	HAM.	aqu.
Asellus aquaticus ³	24	1-2	100	author	bon.
" "	40	1	12	author	cage
" "	47	1	60	author	aqu.
" "	47	0.1	40	author	aqu.
Gammarus pulex ⁴	24	1-2	0	author	bon.
" "	40	1-2	0	author	cage
" "	40	1	100	author	aqu.
<i>Ostracoda:</i>					
Cypris sp.	7	2	100	author	aqu.
Eucypris sp.	48	0.1	25	Zts.	aqu.
Sundry unspec.	24	1-2	0	author	bon.
Pleuroxus unciteus	24	1-2	0	author	bon.
<i>Hydrachnidae</i>					
Arenurus sp.	24	1-2	0	author	bon.
Ferelia sp.	24	1-2	0	author	bon.
Unspec. species	—	0.025	0	SM.	bon.
" "	65	0.05	30	HAM.	aqu.
" "	—	0-1.5	0	ALM.	bon.
" "	24	1-2	0	author	bon.
" "	23	2	100	ALM.	bon.
Larvae, unspec.	—	1	75	ALM.	bon.
<i>Ephemera</i>					
Cloëon sp.	24	1-2	0	author	bon.
Caenis sp.	35	1	60	author	aqu.
" "	40	1-2	0	author	bur.
" "	24	1-2	0	author	bon.
" "	—	0.5	0	HOOP.	bon.
" "	—	2	0	ALM.	bon.

³ Perhaps surviving animals could easily have evaded the RZOSKA sampler.

⁴ The poor resistance of the animal in the aquarium is a source of error.

Table 5. Continued.

Group and species	Duration hours	Concentration of rotenone mg/litre	Mortality %	Source	Method
<i>Ephemera vulgata</i>	24	1—2	20	author	bon.
Unspec. species	24	1—2	0	author	bon.
" "	7	2	high	ALM.	bon.
" "	at 0.25 mg/litre initial reduction followed by return			SM.	bon.
Odonata					
Unspec. species	—	2	high	B. & H.	bon.
" "	—	2	high	BR. & B.	bon.
" "	24	2	high	BR. & B.	cage
" "	—	0.5	low	HOOP.	bon.
Megaloptera					
<i>Sialis</i> sp.	—	0.025	0	SM.	bon.
" "	24	10	high	S. & H.	—
Hemiptera					
Corixidae, unspec.	96	1/2—1	0	LEON.	cage
" "	48	10	high	S. & H.	—
<i>Gerris</i> sp.	—	0.6	0	ALM.	bon.
<i>Notonecta</i> sp.	40	0.1	30	author	aqu.
" "	40	2	100	author	aqu.
Notonectidae, unspec.	24	0.1	50	HAM.	aqu.
" "	96	1	0	LEON.	cage
Trichoptera					
<i>Holocentropus</i> sp.	24	1—2	100	author	bon.
<i>Hydropsyche</i> sp.	24	1/2—2	30	author	aqu.
<i>Limnophilus</i> sp.	24	1—2	0	author	bon.
Limnophilidae, unspec.	96	1	0	LEON.	cage
<i>Molanna angustata</i>	24	1—2	0	author	bon.
" "	50	1—2	30	author	cage
Phrygaenidae, unspec.	72	1/2—1	high	H. & T.	—
<i>Stenophylax</i> sp.	5	1	55	author	aqu.
<i>Triaenodes</i> sp.	24	1—2	0	author	bon.
" "	45	1	25	author	cage
Campodeoid species	5	1	high	ALM.	bon.
Eruciform species	8	2	high	ALM.	bon.
Unspec. species	—	0.5	low	HOOP.	bon.
Coleoptera					
<i>Gyrinus</i> sp.	—	0.5	0	ALM.	bon.
Sphaeridae, unspec.	at 0.025 mg/litre initial increase followed by regress			SM.	bon.
Unspec. species	24	1—2	0	author	bon.
Diptera					
<i>Palpomyia</i> sp.	24	1	0	author	bon.
" "	23	1	40	author	aqu.
" "	8	2	high	ALM.	bon.
" "	4	2.5	high	ALM.	bon.
<i>Tipula</i> sp.	96	1	0	LEON.	aqu.

Table 5. Continued.

Group and species	Duration hours	Concentration of rotenone mg/litre	Mortality %	Source	Method
Chironomidae:					
<i>Chironomus plumosus</i>	46	0.3	30	author	aqu.
" " "	46	1	50	author	aqu.
" sp.	48	0.1	25	ZIS.	aqu.
" "	24	2	high	B. & B.	cage
" "	—	6—10	100	FELL.	bon.
" "	20	—	high	S. & H.	—
<i>Procladius</i> sp.	—	6—10	high	FELL.	bon.
" "	—	12	28	FELL.	—
Smaller unspec. species	23	0.5	high	ALM.	bon.
" " "	24	1	20	author	bon.
" " "	61	0.03	20	author	aqu.
Sundry unspec. species	—	0.05	high	SM.	—
" " "	—	0.25	high	SM.	bon.
" " "	—	0.5	high	HOOP.	bon.
" " " ⁵	—	1	high	LEON.	cage
" " " ⁶	72	1	high	C. & O.	bon.
" " " ⁷	24	2	high	BR. & B.	cage
" " "	—	6—10	high	FELL.	bon.
Culicidae:					
<i>Aedes</i> sp.	48	1 1/2—2	25	ZIS.	aqu.
" "	—	derris	high	TW.	aqu.
<i>Anopheles</i> sp.	48	1 1/2—2	25	ZIS.	aqu.
" "	—	2	high	BR. & B.	bon.
<i>Corethra</i> sp. ⁷	24	2	high	BR. & B.	bon.
<i>Culex</i> sp.	48	1 1/2—2	25	ZIS.	aqu.
" "	—	0.5	95	CUTK.	—
" "	20—24	derris	high	GIMB.	bon.
" " (pupae)	72—96	derris	high	GIMB.	bon.
<i>Culucine</i> sp.	—	0.5	high	DAV.	—
Sundry unspec. species	48	derris	high	CAMP.	—
Sundry unspec. species	24	1—2	20	author	bon.
" " "	96	1	0	LEON.	cage
B r y o z o a					
<i>Pneumatella</i> sp.	24	1—2	40	author	bon.
L a m e l l i b r a n c h i a					
<i>Pisidium</i> sp.	—	0.5	low	HOOP.	bon.
G a s t r o p o d a					
<i>Lymnaea stagnalis</i>	84	0.5	30	HAM.	aqu.
" " "	84	1	70	HAM.	aqu.
<i>Physa halei</i>	36	0.1	20	HAM.	aqu.
" "	—	4—4.5	high	SM.	bon.
" sp.	48	0.1	25	ZIS.	aqu.
" "	96	1	0	LEON.	cage
<i>Planorbis planorbis</i>	47	10	0	author	aqu.
" sp. (smaller)	7	1.5	50	ALM.	bon.
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	8	2	100	ALM.	bon.
<i>Viviparus viviparus</i>	110	1	0	author	aqu.

⁵ Unresponsive to the poison in laboratory experiments.

⁶ Was not completely exterminated.

⁷ Experimental conditions probably unfavourable to the animal.

(BERZINS, transl. by the writer). This applies also to the zooplankton (ALMQUIST, BERZINS).

Several authors have observed the curious phenomenon that certain invertebrates with good resistance to rotenone increase in numbers after the poisoning. This applies to *Oligochaeta* (CUSHING and OLIVE, HOOPER) and to *Amphipoda* and *Gastropoda* (SMITH 1941), but also to some other groups. When after the poisoning the lake as a whole has regained balance, these populations of invertebrates return, at least in the majority of cases, to their normal sizes.

To the above can be added that the species of the American crustacean genus *Cambarus* are obviously not very sensitive to rotenone (HAMILTON, LEONARD).

For the sake of comparison some information about marine animals is given here. The following invertebrates endured a concentration of 10 mg/litre without being injured: *Arenicola marina*, *Asterias rubens*, *Carcinus maenas*, *Cardium edule*, *Ciona intestinalis*, *Leander serratus*, *Litorina littorea*. The majority of marine fishes died at a concentration of 0.05 mg/litre (COMBETTE and LEGENDRE, CUTKOMP). For the poisoning of freshwater fish as a rule ca. 0.5 mg/litre is used.

Conclusion

For the complete poisoning of lakes as a rule rotenone concentrations of about 0.5 mg/litre are used which are considered sufficient for the complete extermination of the populations of fish. ENROS and MOLIN assert, however, that 0.3 mg/litre are sufficient at least in theory. The roach is, however, more resistant, and requires 0.7 mg/litre (ÖQUIST).

How does this concentration act upon the invertebrates of the bottom? On the basis of the writer's experiments and the information found in literature this question can probably be answered in the following way.

The invertebrates of the bottom exhibit sensitivity to the poison already at a concentration of 0.5 mg/litre. The use of higher concentrations thus implies great risk for the partial or complete disappearance of the invertebrate populations.

The invertebrates are, however, less sensitive to rotenone than the fishes which suffer from the poison in a physiologically different way (CUTKOMP, HAMILTON). The invertebrates have in addition on the whole better chances of escaping the poison in one way or the other than the fishes. On this account we have good reason to assume that even after complete extermination of the stock of fish and a fairly considerable reduction of the populations of the invertebrates a sufficient number of the latter will survive in order to guarantee their continued existence in the poisoned lake.

References

- ALMQUIST, ELISABETH. 1959. Observations on the Effect of Rotenone Emulsives on Fish Food Organisms. *Rep. Inst. of Freshw. Res., Drottningholm* 40: 146—160.
- BALL, ROBERT and HAYNE, DON W. 1952. Effects of the Removal of the Fish Population on the Fish Food Organisms of a Lake. *Ecology* No. 1, Jan. 1952. 33: 41—48.
- BERZINS, B. 1958. Om fiskevård med rotenon. *Södra Sveriges Fiskeriförening. Årsskrift* 1957: 41—53.
- BROWN, C. and BALL, R. 1943. An experiment in the use of Derris root (rotenone) on the fish and the fish-food organisms of Third Sister Lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 72: 267—284.
- CAMPBELL, J. 1916. An experimental investigation concerning the effects of "Tuba" (Derris elliptica) fish-poison. *Royal Asiatic Soc. J. Straits Branch.* 73: 129—137.
- COMBETTE, R. and LEGENDRE, R. Actions de la rotenone sur quelques animaux marins. *Comptes rendus hebdomadaires des séances et mémoires de la Société de biologie* 1937: 49—50.
- CUSHING, C. and OLIVE, J. 1956. Effects of toxaphene and rotenone upon the macroscopic bottom fauna of two northern Colorado reservoirs. *Trans. Am. Fish. Soc.* 86: 294—301.
- CUTKOMP, L. K. 1943. Toxicity of rotenone to animals. *Soap and Sanitary Chemicals* 19 (10) 1943.
- DANIELS, C. 1905. A plea for the scientific study of native drugs and poisons. *J. Malaya Branch. Brit. Med. Ass. (Singapore)* 2: 3—5.
- DAVIDSSON, W. M. 1930. Rotenone as a contact insecticide. *Journ. of Econ. Entomology* 23: 868—874.
- DURHAM, H. Private communication to J. GIMBLETTE.
- ENROS, B. and MOLIN, G. 1956. Rotenonförsök i skogstjärnar. *Svensk Fiskeri Tidskrift* 65: 26—27.
- FELLTON, H. 1940. Control of aquatic midges with notes on the biology of certain species. *Journ. Ec. Ent.* 33: 252—264.
- GIMBLETTE, J. 1929. Malay poisons and charm cures. 3rd ed. London.
- HAMILTON, H. 1941. The biological action of rotenone on fresh-water animals. *Proc. Iowa Ac. of Science* 48: 467—479.
- HILLS and TINGLEY. Unpublished experiments.
- HOOPER, F. 1948. The effect of Derris root (rotenone) upon plancton and bottom organisms of a small Minnesota Lake. *Proc. Minn. Ac. of Science* 16: 29—32.
- KELSALL, SPITTAL, GORHAM, WALKER 1926. Derris as an insecticide. *Ent. Soc. of Ontario. 56th Ann. Report.*
- KRUMHOLZ, L. 1948. The use of rotenone in fisheries research. *J. Wildlife Management* 12: 3.
- LEONARD, J. 1939. Notes on the use of Derris as a fish poison. *Trans. Am. Fish. Soc.* 68: 269—279.
- SCHEURING, L. and HEUSCHMANN, O. 1935. Ueber die Giftwirkung von Derrispräparaten auf Fische. *Allg. Fischereizeitung* 60: 370—378.
- SMITH, M. W. 1939. Copper sulfate and rotenone as fish poisons. *Trans. Am. Fish. Soc.* 69: 141—157.
- 1941. Treatment of Potters Lake, New Brunswick, with rotenone. *Trans. Am. Fish. Soc.* 70: 347—355.
- SVÄRDSON, G. 1955. P.M. angående rotenon och användning. *Svensk Fiskeri Tidskrift.* 64: 122—124.
- TRAVERS, Author cited by DANIELS.

- TWINN, C. 1927. Mosquito control at Ottawa, Ontario. *Ent. Soc. of Ontario, 57th Ann. Report. 1926: 12—17.*
- WRIGHT. Author cited by DANIELS.
- ZISCHKALE, M. 1952. Effects of rotenone and some Herbicides on Fish-Food Organisms. *Field and Laboratory Vol. 20: 18—24.*
- ÖBERG, K. 1956. Försök med rotenon i olika pH-värden. *Svensk Fiskeri Tidskrift 65: 117—119.*
- ÖQUIST, G. 1956. Ett par större rotenonförsök. *Svensk Fiskeri Tidskrift 65: 179—181.*

Seasonal Fluctuations in the Food Segregation of Trout, Char and Whitefish in 14 North-Swedish lakes

By NILS-ARVID NILSSON

Introduction

The well-known generalization that two or more species cannot exist in the same niche (cf. GRINNELL 1904, LOTKA 1920, GAUSE 1934, HUTCHINSON 1957) presupposes that by theory the species populations in question are permitted temporarily to display very similar ecological characteristics during periods when competition is weak, e.g. when resources are superabundant, and/or when the populations are undersized or unbalanced in other ways (cf. LACK 1946, CROMBIE 1947, HARTLEY 1953, ROSS 1957). An especially conspicuous "existence in the same niche" occurs, when food tempting for several species is superabundant. In writing about the curlew (1929) the Swedish zoologist EINAR LÖNNBERG called this phenomenon "the principle of the laid table":

"I remember . . ., how surprised I was once . . ., when I saw bilberry juice run out of the bill of a young curlew shut down from a flock rising from the marsh. The birds stayed there to feast on bilberry and bog-berry, and this seemed to me to be a very unnatural food for these long-billed waders. I had then not yet got to know what later on, by way of a joke, I called "the principle of the laid table" in nature, that miscellaneous animals make use of one kind of food that is available in plenty, also such animals the "natural" or common food of which it does not seem to be.¹

As regards freshwater fish communities the fact that different species of fish often consume similar food has been frequently pointed out (cf. e.g. FORBES 1914, HARTLEY 1948, STARRETT 1955, LARKIN 1956), and has been suggested to result from the usually smaller differentiation of the aquatic environment compared with the terrestrial (ELTON 1946). FRYER (1959), however, has shown remarkable food specializations in cichlid fish living in very uniform biotopes, and NILSSON an obvious temporary food segregation between trout and char (1955), and between two *Coregonus* species (1958). The segregation can depend either on strictly different behaviour when selecting habitat of food — "selective segregation" according to BRIANS (1956) terminology — or on interaction (interactive segregation), which means that quantitative differences in habitat or food selection are magnified by interaction. In the case of the cichlids of Lake Nyasa selective segregation primarily seems to be at work, while in the case of the salmonids interaction has been suggested to play an important part.

¹ Author's translation.

According to theory an increased interspecific competition causes the interacting populations to restrict themselves around their "optima" (SVÄRDSON 1949), i.e. the refuges ("difference subsets" according to HUTCHINSON 1957), where they have an advantage over their competitors. These "optima" very often do not agree with the conditions that seem most attractive to the species under consideration when living without competition of interacting species (cf. NILSSON 1955, 1956, BRIAN 1956, KALLEBERG 1958). There are two ways of getting information in what measure interaction is the cause of food segregation:

1. To compare the "autecology" of the species in question with their "synecology", i.e. to compare the feeding ecology of the species as living in absence of species of the same trophic level with their ecology in presence of such species.

2. To find out whether or not fluctuations in the degree of segregation are correlated to changes in the abundance or availability of the common prey fauna.

The present investigation is aimed at establishing whether or not there exist regular seasonal fluctuations in the degree of food segregation between trout and char, and between three species of *Coregonus*. The following description is based upon the stomach analysis of 3,102 trout and char from 12 lakes and 1,305 whitefish from two lakes. The figures underlying the diagrams have been obtained by calculating the occurrence as percentages of the various volumetrically predominant food items (cf. NILSSON 1955, p. 164, method "D"). All the trout and char examined represent approximately the same size group.

2. The food of trout and char

The diagrams, Figs. 1—5 clearly illustrate how dangerous it would be to generalize about the feeding ecology of trout and char by relying on a few random samples from a single lake.

No attempt shall be made to explain in any detail the causes of the differences between lakes nor between years. It should only be pointed out that all the lakes represent the same type of deep oligotrophic lakes characteristic for the North Swedish mountain region, by BRUNDIN (1949) called the *Heterotrissocladus*-type. Grouping into size-classes gives the following table:

Lakes smaller than 20 km²

St. Burvattnet	11 km ²
S.t Mjölkvattnet	14 „
Leipikvattnet	5 „
Ankarvattnet	9 „

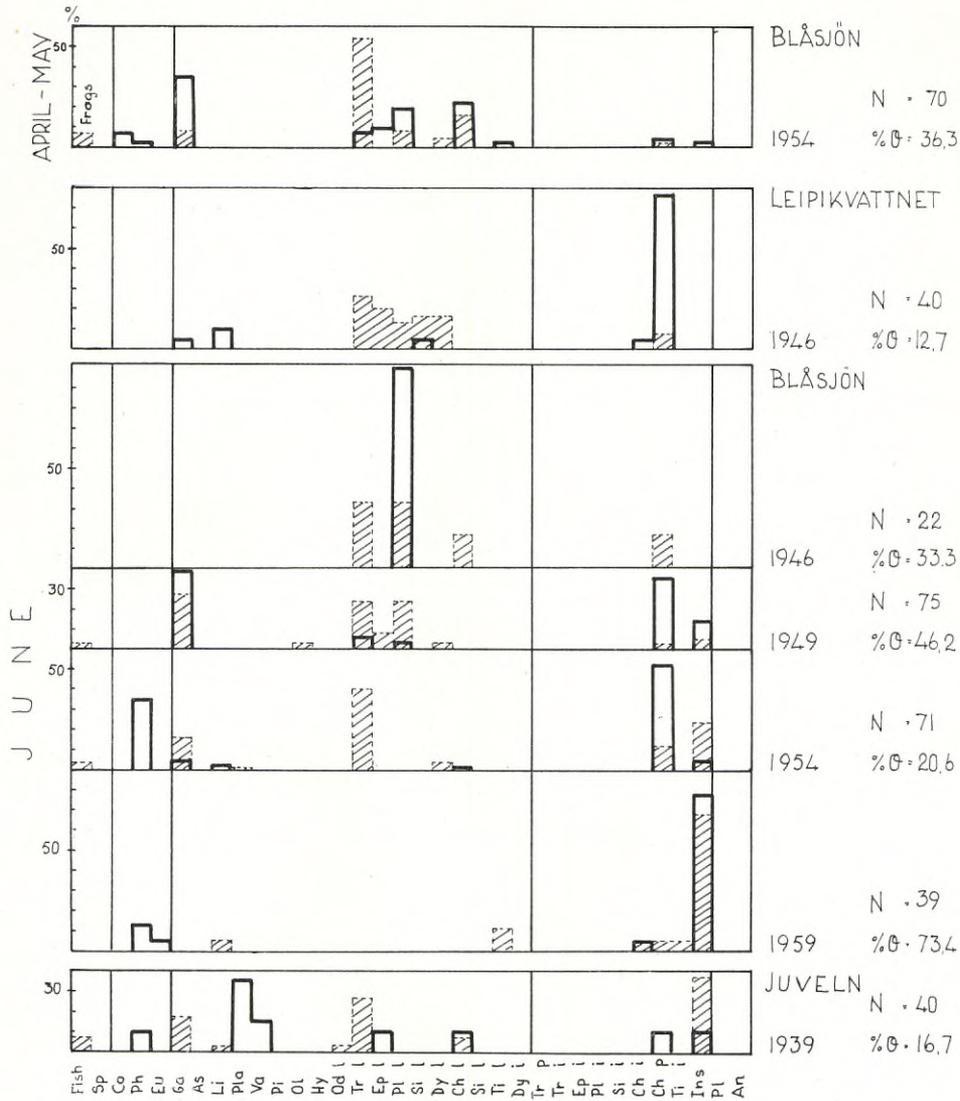


Fig. 1. The food of trout (▨) and char (□) during April and June. Sp=spawn, Co=Copepoda, Ph=planktonic Phyllopoda, Eu=Eurycercus, Ga=Gammarus, As=Asellus, Li=Limnaea, Pla=Planorbis, Va=Valvata, Pi=Pisidium, Ol=Oligochaeta, Hy=Hydracarina, Odl=Odonata larvae, Trl=Trichoptera larvae, Epl=Ephemeroptera larvae, Pll=Plecoptera larvae, Sil=Sialis larvae, Dyl=Dytiscidae larvae, Chl=Chironomidae larvae, Siml=Simuliidae larvae, Til=Tipulidae larvae, p=pupae, i=imagines, Ins=Terrestrial insects, Pl=plants, An or Ino=Inorganic components.

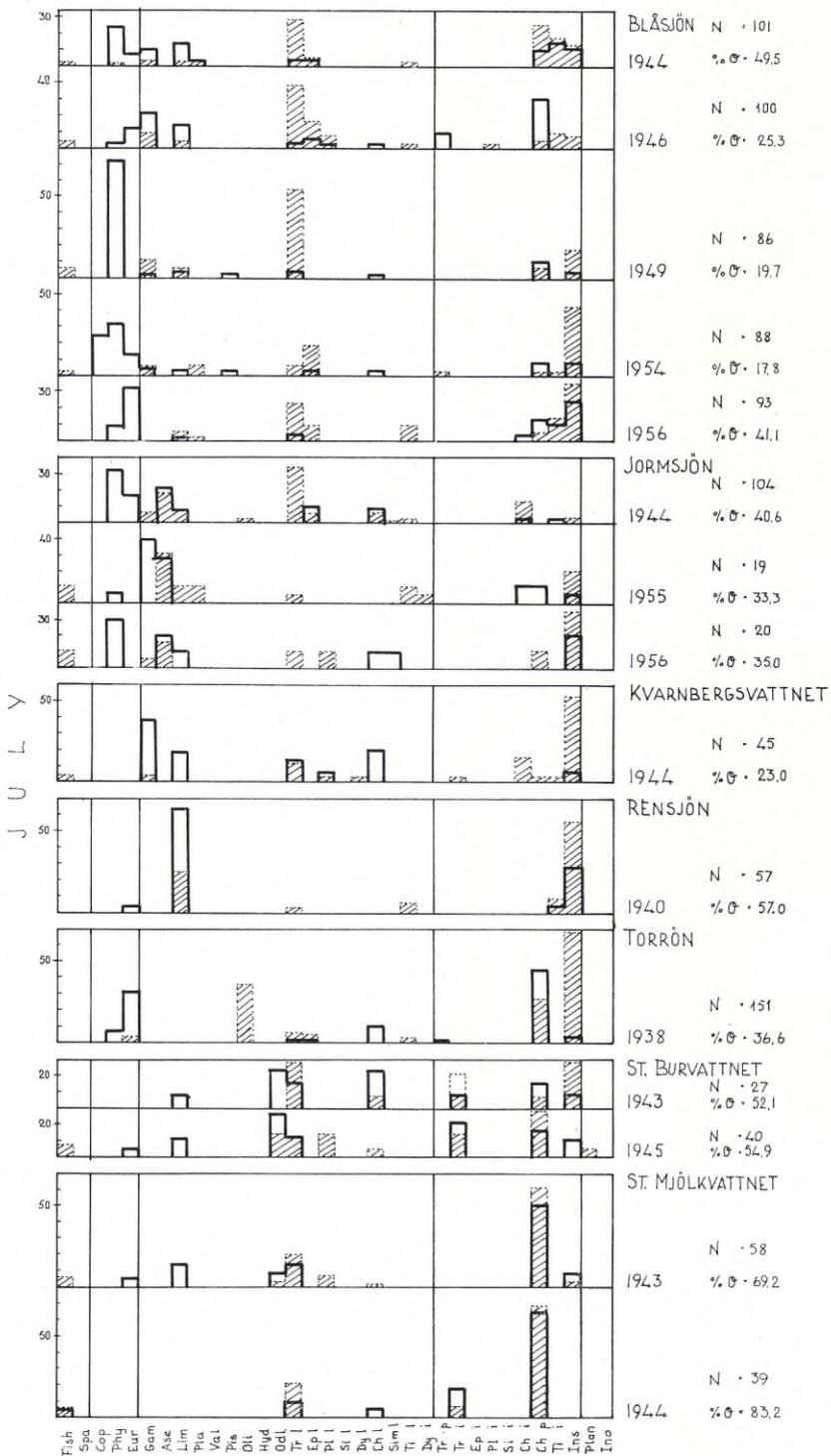


Fig. 2. The food of trout and char during July.

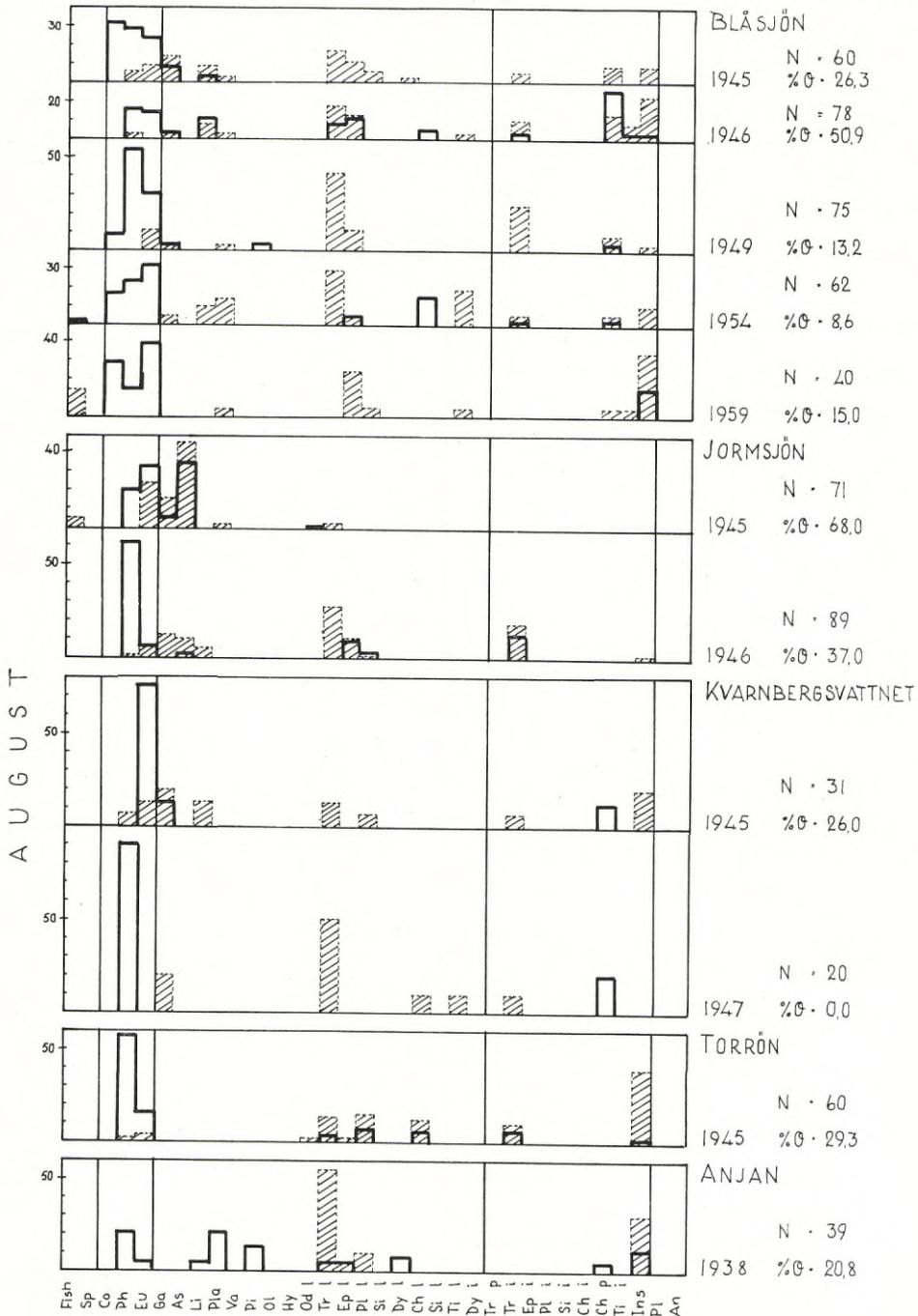


Fig. 3. The food of trout and char during August.

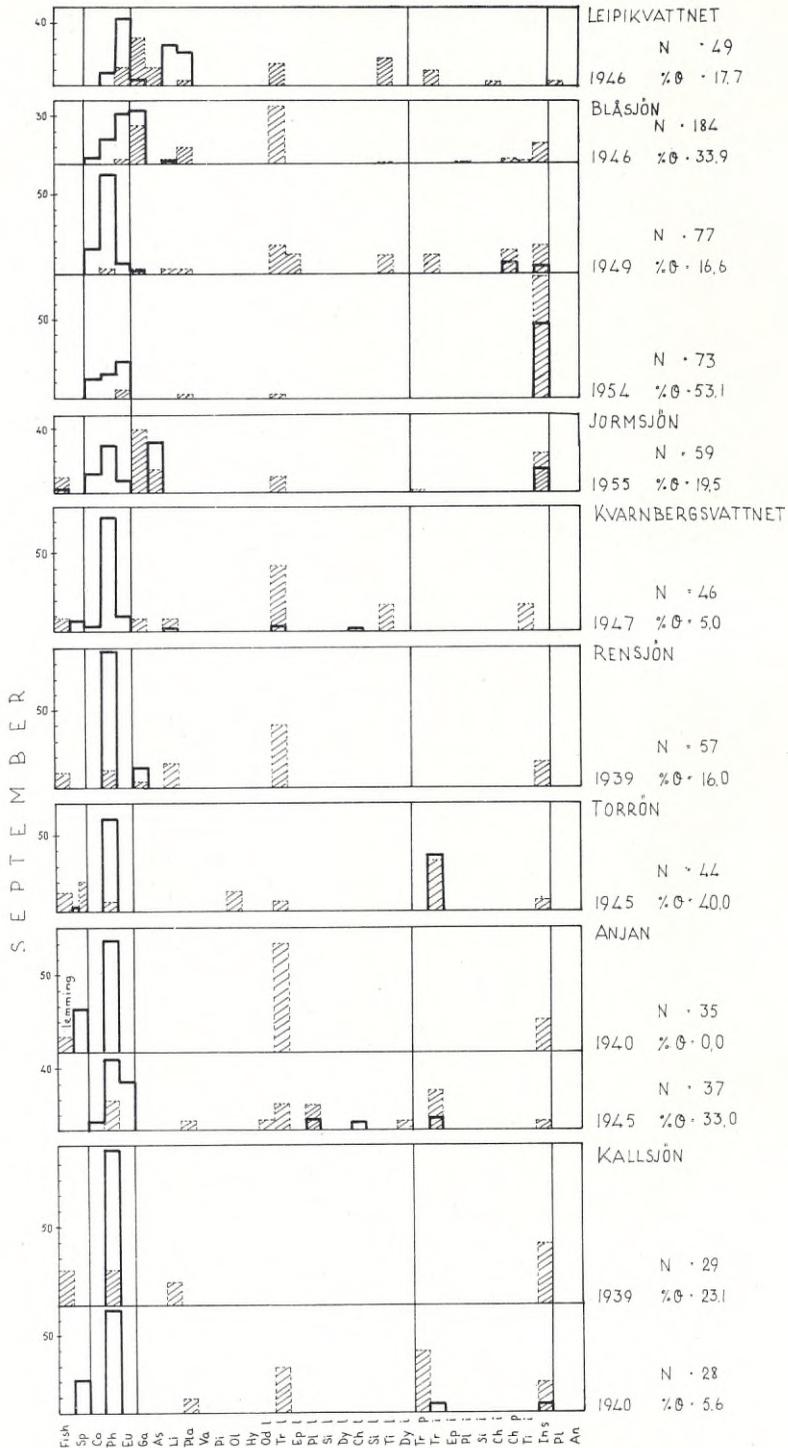


Fig. 4. The food of trout and char during September.

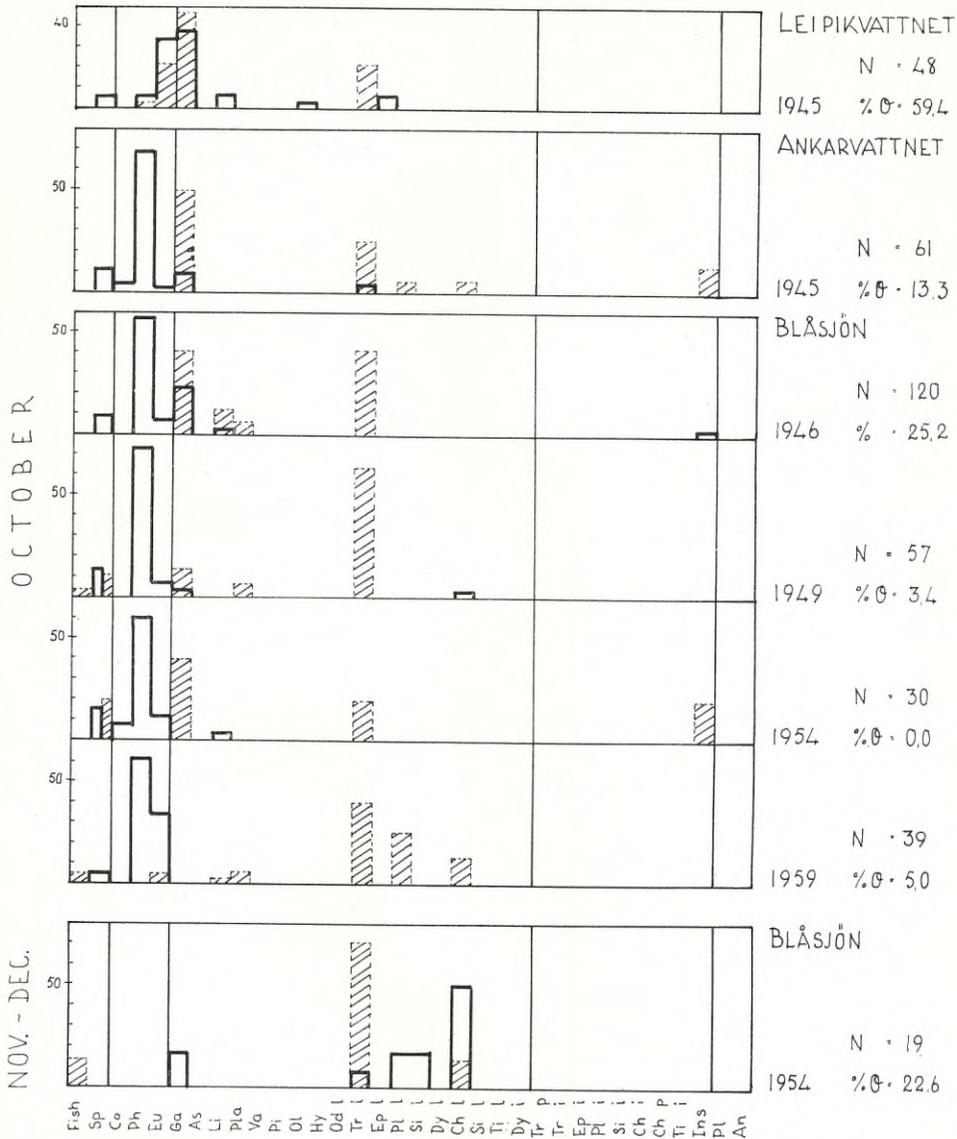


Fig. 5. The food of trout and char during October—December.

Lakes between 30 and 50 km²

Rensjön	47 km ²
Juveln	38 "
Anjan	30 "
Blåsjön	40 "
Jormsjön	45 "

Lakes larger than 60 km²

Torrön	103 km ²
Kallsjön	155 „
Kvarnbergsvattnet	61 „

In five of the lakes oscillations of the water-level caused by hydroelectric power plants occurred during the course of the sampling:

	Start of regulation	Amplitude
Torrön	1936	13 m
Burvattnet	1942	6 m
Mjölkvattnet	1942	11 m
Blåsjön	1949	13 m
Jormsjön	1949	4 m

In an attempt at surveying the characteristics of the seasonal fluctuations in the feeding of the two species, Blåsjön will be used as the main test lake.

In *April—June* the variation in feeding habits is very great. The main food, however, comes from the bottom; for char *Gammarus lacustris* and *Plecoptera* larvae (mostly *Nemoura avicularis* that emerge, when the ice breaks up), for trout *Trichoptera* larvae mostly the big species *Agrypnia obsoleta* and *Limnophilus* sp.). Very important foods taken by both fish are *Gammarus lacustris* and terrestrial insects. The average degree of similarity in feeding habits (percentage of overlap) is great on the whole, for Blåsjön 42.0 per cent for the whole sample 38.0 per cent.

April—June, main predominant food.

Blåsjön

	Char	Trout	Common (> 5 %)
1954	<i>Gammarus</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Chironomidae</i> l.
1946	<i>Plecoptera</i> l.	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Plecoptera</i> l.
1949	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>
1954	<i>Phyllopora</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Chironomidae</i> p.
1959	Terr. insects	Terr. insects	Terr. insects

Leipikvattnet

1946	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Chironomidae</i> p.
------	------------------------	-----------------------	------------------------

Juveln

1939	<i>Planorbis</i>	Terr. insects	Terr. insects
------	------------------	---------------	---------------

In *July* the planktonic Phyllopods (in Blåsjön and Jormsjön mostly *Bosmina*) gain importance as food of char, but in some lakes bottom food and emerging chironomids still predominante. *Trichoptera* larvae still preponderate as food of trout in Blåsjön, though terrestrial insects of various species tend to replace them in that lake as well as in the other lakes in question. The food occurring as common is very variable: chironomid-pupae, terrestrial insects, and bottom-dwelling crustaceans. The average degree of overlap is high, 30.7 per cent for Blåsjön and 42.6 per cent for the whole sample.

July, main predominant food

Blåsjön

	Char	Trout	Common (> 5 %)
1944	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Tipulidae</i> i.
1946	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Gammarus</i>
1949	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Chironomidae</i> p.
1954	<i>Phyllopoda</i>	Terr. insects	Terr. insects
1956	<i>Eurycercus</i>	Terr. insects	Terr. insects

Jormsjön

1944	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> L.	<i>Asellus</i>
1955	<i>Gammarus</i>	<i>Asellus</i>	<i>Asellus</i>
1956	<i>Phyllopoda</i>	Terr. insects	Terr. insects

Kvarnbergsvattnet

1944	<i>Gammarus</i>	Terr. insects	<i>Trichoptera</i> l.
------	-----------------	---------------	-----------------------

Rensjön

1940	<i>Limnaea</i>	Terr. insects	Terr. insects
------	----------------	---------------	---------------

Torrön

1938	<i>Chironomidae</i> p.	Terr. insects	<i>Chironomidae</i> p.
------	------------------------	---------------	------------------------

Burvattnet

1943	<i>Odonata</i> L.	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Trichoptera</i> l.
1945	<i>Odonata</i> l.	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Chironomidae</i> p.

Mjölkvattnet

1943	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Chironomidae</i> p.
1944	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Chironomidae</i> p.	<i>Chironomidae</i> p.

In *August* the increasing importance of *Entomostraca*, such as the copepod *Hetercope*, the planktonic phyllopods *Bythotrephes longimanus*, *Daphnia* and *Holopedium gibberum* and the half benthonic cladocere *Eurycercus*

lamellatus, is still more marked in the food of char. Trout again turn to *Trichoptera* larvae, but add some other bottom animals, emerging *Trichoptera* and terrestrial insects to their diet. The common food is very miscellaneous, in the sample representing 8 different food objects. The average degree of overlap is decreasing, being 22.8 per cent in the sample from Blåsjön, 26.8 per cent in the whole sample, indicating an increased degree of segregation into different feeding niches.

August, main predominant food.

Blåsjön

	Char	Trout	Common (> 5 %)
1945	<i>Copepoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Eurycercus</i>
1946	<i>Chironomidae</i> p.	Terr. insects	<i>Chironomidae</i> p.
1949	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Eurycercus</i>
1954	<i>Eurycercus</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Ephemeroptera</i> l.
1959	<i>Eurycercus</i>	Terr. insects	Terr. insects

Jormsjön

1945	<i>Eurycercus</i>	<i>Asellus</i>	<i>Asellus</i>
1946	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Trichoptera</i> l.

Kvarnbergsvattnet

1945	<i>Eurycercus</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>
	—	Terr. insects	<i>Eurycercus</i>
1947	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	—

Torrön

1945	<i>Phyllopoda</i>	<i>Plecoptera</i> l.	<i>Plecoptera</i> l.
------	-------------------	----------------------	----------------------

Anjan

1938	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	Terr. insects
	<i>Planorbis</i>	—	—

In September the segregation is yet more marked. The species have now concentrated themselves on few food objects, char mostly on phyllopods (in Blåsjön *Eurycercus* and *Daphnia*, in Jormsjön *Daphnia*, *Holopedium*, and *Bythotrephes*, in Kvarnbergsvattnet *Daphnia* and *Bythotrephes*, in Rensjön *Daphnia*, in Torrön and Anjan *Daphnia* and *Bythotrephes*. It is remarkable that in a couple of cases trout have shared the phyllopods as the main common food, the predominant species then being *Bythotrephes longimanus*. The average degree of overlap is for Blåsjön 30.3; for the whole sample 22.0. The high figure for Blåsjön 1954 was caused by one lepidopteran species,

Oporinia autumnata, that infested the Scandinavian birchwood region at that time, thus providing an obvious example for superabundance of food.

September, main dominating food

Blåsjön

	Char	Trout	Common (> 5 %)
1945	<i>Eurycercus</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Eurycercus</i>
	—	<i>Trichoptera</i> l.	—
1946	<i>Gammarus</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Gammarus</i>
1949	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Chironomidae</i> p.
	—	Terr. insects	—
1954	Terr. insects	Terr. insects	Terr. insects

Leipikvattnet

1946	<i>Eurycercus</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Eurycercus</i>
------	-------------------	-----------------	-------------------

Jormsjön

1955	<i>Phyllopoda</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Asellus</i>
------	-------------------	-----------------	----------------

Kvarnbergsvattnet

1947	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	—
------	-------------------	-----------------------	---

Rensjön

1939	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Phyllopoda</i>
------	-------------------	-----------------------	-------------------

Torrön

1945	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Trichoptera</i> l.
------	-------------------	-----------------------	-----------------------

Anjan

1940	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	—
1945	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Phyllopoda</i>

Kallsjön

1939	<i>Phyllopoda</i>	Terr. insects	<i>Phyllopoda</i>
1940	<i>Phyllopoda</i>	<i>Trichoptera</i>	Terr. insects

In October the segregation seems to be terminated, char living almost exclusively on phyllopods, trout on *Gammarus* and *Trichoptera* larvae (cf., however, Leipikvattnet that forms an obvious exception). In all investigated cases (Blåsjön, Leipikvattnet, Ankarvattnet, Kvarnbergsvattnet, and Jormsjön) *Daphnia* was the predominant species. It is interesting to note that the specimen occurring in the stomachs very often were wearing ephippiae.

This might indicate that the prey population at that time was not very dense. On the whole it is noteworthy that crustacean plankton occurs at a maximum frequency as food during a time, when it is not expected to occur at maximum abundance in the lake (cf. EKMAN 1904, LINDSTRÖM 1952, LÖFFLER 1953, AXELSSON 1957). The average degree of overlap is at minimum: for Blåsjön 8.4 per cent, for the whole sample 17.7 per cent.

October, main dominant food

Blåsjön

	Char	Trout	Common (> 5 %)
1946	<i>Phyllopora</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>
	—	<i>Trichoptera</i> l.	—
1949	<i>Phyllopora</i>	<i>Trichoptera</i> l.	—
1954	<i>Phyllopora</i>	<i>Gammarus</i>	—
1959	<i>Phyllopora</i>	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Eurycercus</i>

Leipikvattnet

1945	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>
------	-----------------	-----------------	-----------------

Ankarvattnet

1945	<i>Phyllopora</i>	<i>Gammarus</i>	<i>Gammarus</i>
------	-------------------	-----------------	-----------------

3. The food of *Coregonus pidschian*, *lavaretus*, and *peled*

The diagram, Fig. 6, shows the seasonal fluctuations in the feeding habits of the two *Coregonus* species *C. pidschian* (GMELIN), and *C. peled* (GMELIN)¹ in two different water systems (cf. NILSSON 1958, LINDSTRÖM and NILSSON, in print).

The diagram suggests a certain stability in the feeding pattern of *C. pidschian*, bottom food being predominant in both the lakes during all seasons:

	Vojmsjön	Uddjaur-Storavan
May—June	<i>Chironomidae</i> l.	—
July	—	<i>Chironomidae</i> l.
August	<i>Chironomidae</i> l.	<i>Chironomidae</i> l.
	—	<i>Asellus</i>
September	<i>Trichoptera</i> l.	<i>Asellus</i>
	<i>Chironomidae</i> l.	—
October	Plants (<i>Nostoc</i>)	—
Nov.—Dec.	—	<i>Asellus</i>

¹ Latin names after SVÄRDSON (1957).

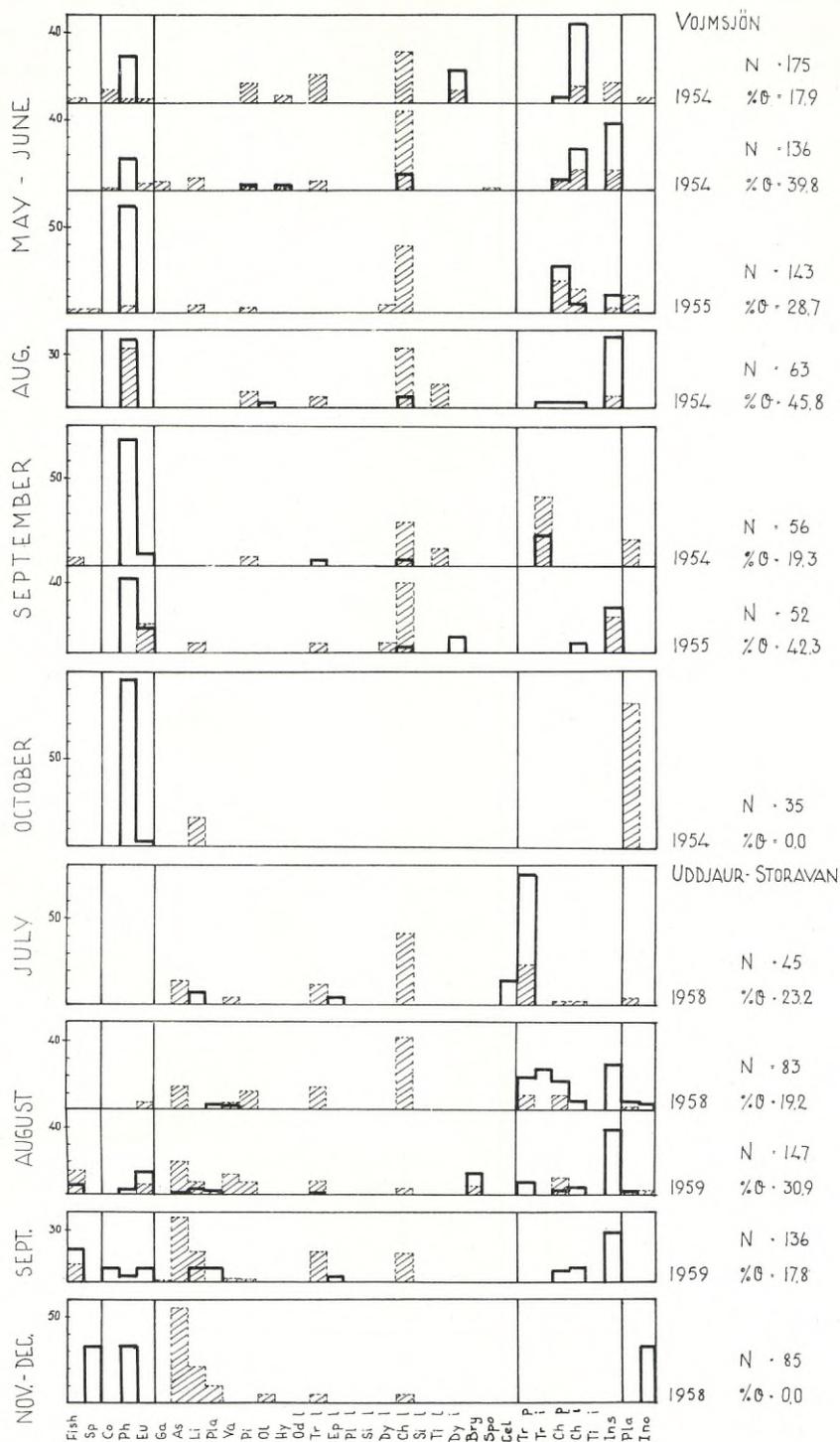


Fig. 6. The food of *Coregonus pidschian* (▨) and *C. peled* (□) in Lakes Vojmsjön and Uddjaur-Storavan. Symbols cf. Fig. 1. Bry=Bryozoa, Spo=Spongiaria, Cel=Ceratopogonidae larvae.

On comparison of the food of *C. pidschian* with that of the salmonids treated in the preceding chapter the preference for chironomid-larvae is striking, as well as a rather considerable consumption of *Pisidium*. The species eaten vary from lake to lake, being in Vojmsjön mostly *Constem-pellina brevicosta*, in Uddjaur-Storavan mostly *Psectrocladius* sp.

Compared with *C. pidschian* *C. peled* displays a much lower degree of determination. It is however characteristic that all the time the species is well segregated from *C. pidschian* in feeding habits, though in different ways in the two lakes. In Vojmsjön it turns in an increasing degree to phyllopods, in Uddjaur-Storavan to emerging or winged insects. The tendency in the plankton-feeding species to persevere with this food also very late in autumn, when it could not possibly be expected to be abundant, is obvious also in *C. peled* that feeds almost exclusively on *Bosmina* all the time. The same is valid for a third species, *C. lavaretus*, inhabiting Uddjaur-Storavan, where it occupies the "plankton-niche" (cf. LINDSTRÖM & NILSSON, in print):

Coregonus lavaretus, main predominant food in Uddjaur-Storavan

	Predominant	Subdominant
July 1954	<i>Bosmina</i> 58 %	<i>Caenis</i> l. 13 %
July 1955	<i>Heterocope</i> 51 %	<i>Bosmina</i> 39 %
August 1959	<i>Eurycercus</i> 43 %	<i>Bosmina</i> 18 %
Sept. 1959	<i>Eurycercus</i> 48 %	<i>Bosmina</i> 34 %
Nov.—Dec. 1958	<i>Bosmina</i> 86 %	<i>Cyclops</i> 13 %

A trend towards a decreasing degree of overlap in feeding habits during autumn seems to be present in the *Coregonus pidschian-peled* relationship as well as in the trout-char relationship, though perhaps less apparent from the present sample.

4. Discussion

Summing up the preceding chapters, two fish communities examined seem to have a tendency towards becoming more and more segregated into different feeding niches during the course of the ice-free season. In the case of trout and char this means that char after having been mainly bottom-feeding in spring and early summer — its feeding habits being remarkably similar to those of trout — turns to crustacean plankton in summer and autumn, feeding on that type of food also very late in autumn, when it could not be expected to occur in abundance. A similar trend could be discerned also in the *Coregonus pidschian-peled* and the *C. pidschian-lavaretus-peled* communities.

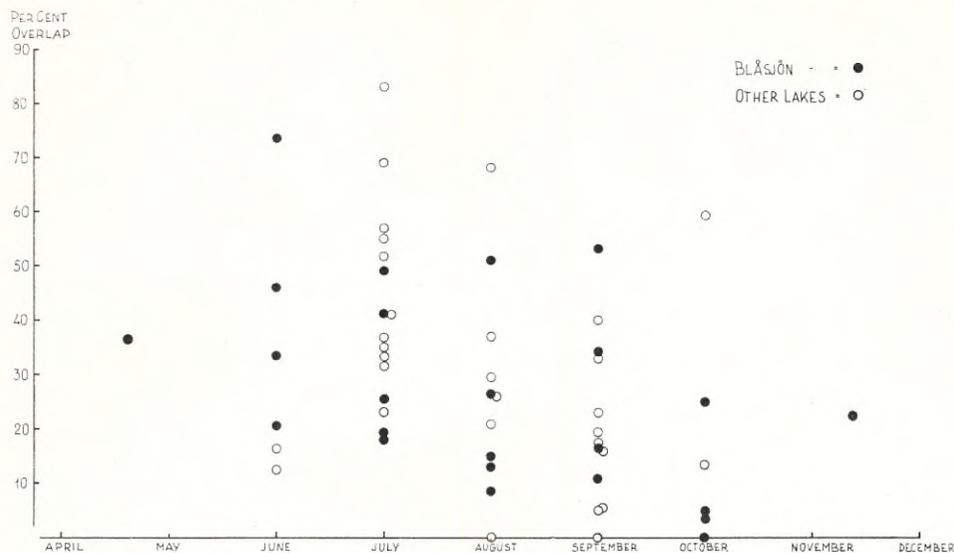


Fig. 7. Seasonal change in the mean percentage overlap in feeding habits between trout and char in Blåsjön (black dots) (significance of the correlation coefficient $P \approx 0.025$) and other lakes (white dots).

The figures representing the percentage of overlap in feeding habits between the species have been plotted into the diagrams, Figs. 7 and 8. Fig. 7 suggests a decreasing degree of overlap (increasing degree of segregation) in the trout-char community of Blåsjön, and the figures from the rest of the lakes show that this tendency is general. Fig. 8 shows that the segregation also implies an increased tendency towards specialization on few types of food objects. The scattered dots in the diagram indicate cases of superabundance of food. Point 1 stand for the rich emergence of *Plecoptera* nymphs that occurs regularly during a short time in connection with the breaking-up of the ice (cf. BRINCK 1949). Point 2 indicates a mass development of *Lycorid* midges in June 1959, and point 3 the *Oporinia* infestation mentioned above.

Fig. 9 demonstrates the food segregation that similarly occur between the *Coregonus* species.

The food segregation of trout and char is combined with a habitat segregation implying that trout typically dwell in the upper part of the littoral zone, char deeper or more pelagical (cf. NILSSON 1955). As to trout an increasing amount of facts indicate that this species shows a tendency towards having home ranges also in lakes (cf. KALLEBERG 1958), while char as a more pelagic fish shows a tendency towards schooling. Trout, moreover, spawn in running water, and show also out of spawning time a pre-

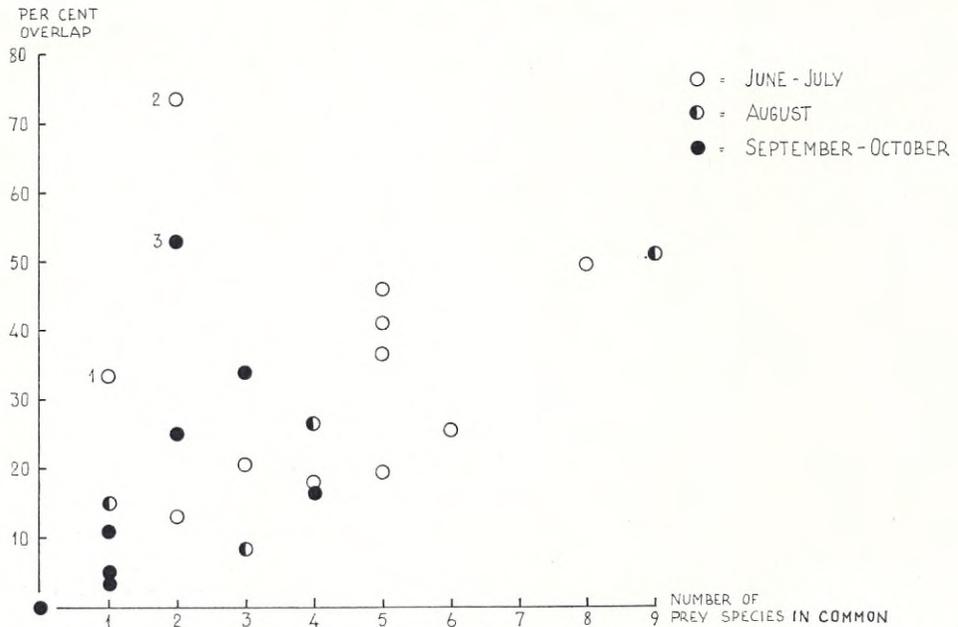


Fig. 8. The mean percentage overlap in feeding habits between trout and char in Blåsjön plotted against number of prey species in common. Explanation in text.

ference for river mouths or the rivers themselves, while char regularly spawn in stagnant water, and can be seen in schools also in the central parts of large lakes.

Similarly the different *Coregonus*-species are caught mostly in different parts of the lakes or at different depths.

Speculating now over the causes of the fluctuations in food segregation described it should first be stated that they most probably depend primarily on the fluctuations in the abundance or availability of the common prey fauna, secondly on habitat segregation caused by other environmental factors. The expression "common prey fauna" indicates that the hypothesis implies some sort of interaction. It has been established that in spring, when the ice breaks up, the abundance of the bottom fauna has reached its highest level, since the feeding activity of the fish has been low, and no emerging of aquatic insects has occurred. Moreover, at that time the availability of the aquatic insects should increase, the emergence of nymphs and pupae starting to take place. There exists in other words very probably a "laid table" that all species make use of at the same time.

The segregation starts during the period of maximum abundance of "*Entomostraca*", and is maintained during the course of the autumn. It is this delayed effect implying plankton consumption also during the time when

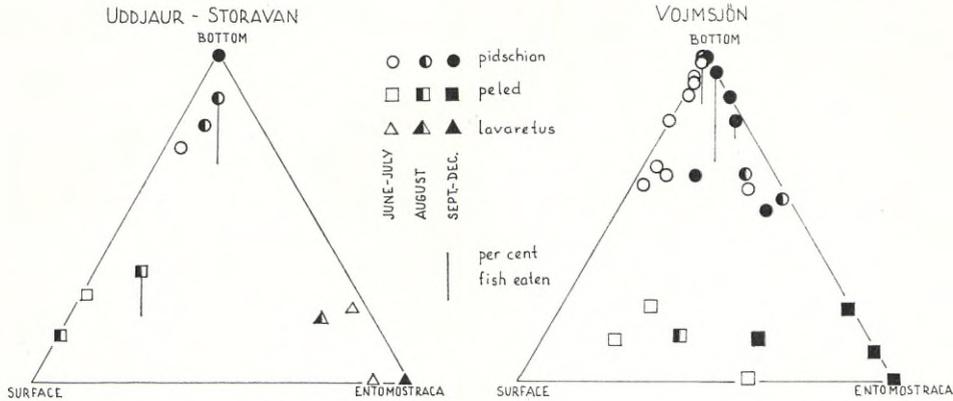


Fig. 9. The food segregation between three species of *Coregonus* in two lakes, the food split up in the fractions bottom, surface and entomostracan food. Distance from base to apex of triangle=100 per cent.

plankton is not maximally abundant that makes us suspect that the segregation is caused partly by interaction. Without detailed observations on the behaviour of the fish it is difficult to understand how such an interactive process would work. It would therefore be useful first to examine a number of cases in which interactive segregation has been studied ethologically.

NEWMAN (1956) and KALLEBERG (1958) independently studied the interactive habitat segregation of closely related territorial salmonids. They found that individuals of the two species were fighting for the same territories showing then qualitatively identical, though quantitatively different behaviour (threat display). Under the existing conditions the individuals of one species were usually winning, but it could be concluded that under different conditions favouring the other species this one would predominate as defender of territories, since both competing species occurred together in nature and then were segregated into different habitats (cf. LINDROTH 1956).

BRIAN (1956) found that two closely related species of *Myrmica*, that occur both together and separately, were seeking the same type of habitat, but that even while coexistence continued the habitat was divided between the species "so that the apparent co-existence is really due to the mosaic distribution of modifying factors, — In other words, large scale co-existence is small scale segregation" (loc. cit. p. 332). According to BRIAN this segregation is the result of interaction (competition) which is "realized to be extremely complex, consisting of blends in various degrees of individual and group behaviours with population turnover. Of a purely behavioural nature is the segregation that is learned, either through appreciating that resources are less easily tapped where the other species lives, or through direct appreciation of the unpleasant nature of the other species" (loc. cit. p. 320).

With regard to the feeding behaviour of fish the importance of learning has been stressed (ALLEN 1938, NILSSON 1955, 1957, 1958, HINDE 1959). The learning on the part of the individual with regard to specific food objects seems to be transient so that it is possible to switch over from one type of food to another that at the moment gives the optimal reward for the energy spent (cf. RICKER 1954, p. 609: "The maximum 'safe' density of prey may be the one at which predators no longer find it sufficiently rewarding to forage for them"). Though the learning mechanism is similar for many species, the behaviour when catching the food is different for trout, char, and the *Coregonus* genus. FABRICIUS (1953 a, b) pointed out that trout is territorial, when catching floating food objects making "a sudden forward dash, snapping up a food object and immediately turns round returning to its cover on the bottom", while char swim around taking a large number of food objects in rapid succession. Whitefish are still more pelagic, being constantly on the move when feeding.

It may be added that members of a school obviously learn from each other, one individual turning to a new type of food rapidly causing the rest of the school to follow.

Interspecific competition has been sub-divided into two components: exploitation, i.e. the ability of a species to "find and use vacant unit resources more easily and quickly" than another (BRIAN 1956 a) and interference, the ability of a species to damage an other "either directly by attacking its individuals or indirectly by harming its resources or blocking its access to them" (BRIAN 1956 b, cf. also CROMBIE 1947 and PARK 1954).

If interaction, as suggested, is the main segregating factor the most important ought to be exploitation, since only trout could be suspected to be aggressive also out of spawning time. It is anyhow obvious that the learning mechanism mentioned above is an essential requirement for the maintenance of the segregation. Irrespective of whether exploitation or interference is acting the individuals select the type of food that gives the best reward for the energy spent, i.e. not necessarily the most abundant food, but the food that during periods of poor food conditions can be taken without excessive disturbance by other species.

A hypothesis of the causes of the described fluctuations in segregation has been tabulated below:

Conditions in prey fauna

1. Many types of prey tempting to two or more predator species superabundant (spring and summer).
2. Decreasing supply of common food due to emergence of water insects and grazing.

The decrease is both quantitative and qualitative as more and more of the prey species reach the state where it is no longer rewarding for one or more predator species to forage on them.

3. Minimum supply of common food.

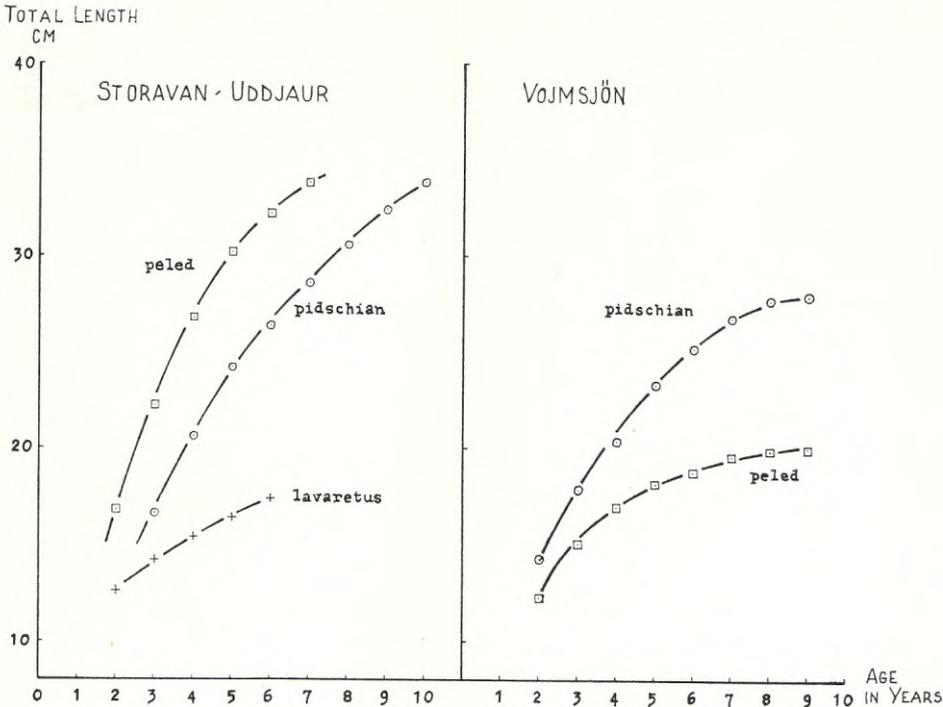


Fig. 10. The growth of three species of *Coregonus* in two lakes (From LINDSTRÖM and NILSSON, in print).

Response of predators

1. Minimum degree of intraspecific competition. Most individuals of all species select similar food.
2. Intraspecific competition increasing. Individuals of predator species that are relatively less fitted to the common prey switch over to more specific prey species, that now

are getting more and more rewarding as more and more of the common prey species approach "the maximum 'safe' density" as regards the predator species in question (cf. above).

3. Maximum degree of intraspecific competition. Most individuals select specific prey.

It is not known whether a type of interaction between adult fish suggested here affect survival or hence the population parameters of the species in question. Certainly, however, individual growth should be affected as some species according to the hypothesis are forced by the interaction with other species to select food that gives slow growth, and moreover many species during a period of superabundance graze on a common food supply that would be utilized more economically by one species only. It is also since long known that introduction of new species in lakes tend to depress the individual growth of other species (for trout and char cf. DAHL 1920, ALM

1935, SCHMIDT-NIELSEN 1939), and SVÄRDSON (1954) has in the case of whitefish pointed out that when two or many whitefish populations coexist, one or two often are dwarfed as a response to competition. The difference in growth between the whitefish populations treated here are demonstrated by diagram, fig. 10.

Finally it should be added that the terms "interactive segregation" (first used by BRIAN 1956) and "competition" have been used for the same phenomena, "interactive segregation" however with a certain predilection as it sometimes involves processes that would not fit the pure Darwinian sense of the term "competition" (cf. LARKIN 1956).

References

- ALLEN, K. R. 1938. Some observations on the biology of the trout in Windermere. *J. Anim. Ecol.* 7: 333—49.
- ALM, G. 1935. Laxöring och röding i samma sjö. *Sportfiskaren* 1: 3—4.
- AXELSSON, J. 1957. Vattenbeskaffenhet och plankton i Ransaren och Kultsjön. IV. Zooplankton (stenciled report from the Limnological Institute of Uppsala University).
- BRIAN, M. V. 1956 a. Segregation of species of the ant genus *Myrmica*. *J. Anim. Ecol.* 25: 319—37.
- 1956 b. Exploitation and interference in interspecies competition. *J. Anim. Ecol.* 25: 339—47.
- BRINCK, P. 1949. Studies on Swedish stoneflies (*Plecoptera*). *Opuscula Entomologica* XI: 1—250.
- BRUNDIN, L. 1959. Chironomiden und andere Bodentiere der Südschwedischen Urgebirgsseen. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 30: 1—914.
- CROMBIE, A. C. 1947. Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.* 16: 44—73.
- DAHL, K. 1920. Studier over røje i ørrestvand. *Norsk Jeger & Fiskerforb. Tidskr.* 49.
- EKMAN, S. 1904. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der Nord-schwedischen Hochgebirge. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* 21 (1): 1—170.
- ELTON, C. 1946. Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim. Ecol.* 15 (1): 54—68.
- FABRICIUS, E. 1953 a. Aquarium observations on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus*. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 34: 14—48.
- 1953 b. Lax och öring (ed. B. HAGLUND) Stockholm.
- FORBES, S. A. 1914. Freshwater fishes and their ecology. *Urbana, Ill. Ill. State. Lab. Nat. Hist.*
- FRYER, G. 1959. Some aspects of evolution in Lake Nyasa. *Evolution* XIII (4): 440—451.
- GAUSE, G. F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore.
- GRINNELL, J. 1904. The origin and distribution of the chestnutbacked chickadee. *Auk.* 21: 364—382.
- HARTLEY, P. H. T. 1948. Food and feeding relationships in a community of freshwater fishes. *J. Anim. Ecol.* 17 (1): 1—13.
- 1953 An ecological study of the feeding habits of the English titmice. *Ibid.* 22 (2): 261—88.
- HINDE, R. A. 1959. Behaviour and speciation in birds and lower vertebrates. *Biol. Rev.* 34: 85—128.

- HUTCHINSON, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* XXII: 415—427.
- KALLEBERG, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.) *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 39: 55—98.
- LACK, D. 1946. Competition for food by birds of prey. *J. Anim. Ecol.* 15: 123—29.
- LARKIN, P. A. 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 13 (3): 327—42.
- LINDROTH, A. 1956. Distribution, territorial behaviour and movements of sea trout fry in the river Indalsälven. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 36: 104—19.
- LINDSTRÖM, T. 1952. Sur l'écologie du zooplancton Crustacé. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 33: 70—165.
- and N.-A. NILSSON. In print. On the competition between whitefish species.
- LOTKA, A. J. 1932. The growth of mixed populations, two species competing for a common food supply. *J. Wash. Acad. Sci.* 22: 461—509.
- LÖFFLER, H. 1955. Beitrag zur Planktonkunde des Faxälv-Systems. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 34: 58—72.
- LÖNNBERG, E. 1929. Storspöfven. In: WRIGHT, *Svenska Fåglar* 3: 616—17. Stockholm.
- NEWMAN, M. A. 1956. Social behaviour and interspecific competition in two trout species. *Physiol. Zool.* 29: 64—81.
- NILSSON, N.-A. 1955. Studies on the feeding habits of trout and char in north Swedish lakes. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 36: 163—225.
- 1956. Om konkurrensen i naturen (On competition in nature). *Zoologisk Revy* 1956: 40—47.
- 1957. On the feeding habits of trout in a stream of northern Sweden. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 38: 154—66.
- 1958. On the food competition between two species of *Coregonus* in a north-Swedish lake. *Ibid.* 39: 146—61.
- PARK, T. 1954. Experimental studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.* XXVII (3): 177—238.
- RICKER, W. E. 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 11 (5): 559—623.
- ROSS, H. H. 1957. Principles of natural coexistence indicated by leafhopper populations. *Evolution* XI (2): 113—29.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1939. Comparative studies on the food competition between the brown trout and the char. *Det Kgl Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 4: 1—45.
- STARRETT, W. C. 1950. Food relationships of the minnows of the Des Moines River, Iowa. *Ecology* 31 (2): 216—33.
- SVÄRDSON, G. 1949. Competition and habitat selection in birds. *Oikos* 1: 157—74.
- 1954. Sibling species in the genus *Coregonus*. *Statens Naturvetenskapl. Forskningsråds Årsb.* 7: 135—40.
- 1957. The Coregonid problem VI. The palearctic species and their intergrades. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 38: 267—356.

Reports from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm

- *1. *Gunnar Alm*. Statens undersöknings- och försöksanstalt för sötvattensfisket. Dess tillkomst, utrustning och verksamhet. English summary. 1933. Pris kr. 0: 75.
2. *Gunnar Alm*. Vätterns röding, Fiskeribiologiska undersökningar. Deutsche Zusammenfassung. 1934. Pris kr. 0: 75.
- *3. *Christian Hessle*. Märkningsförsök med gädda i Östergötlands skärgård åren 1928 och 1930. English summary. 1934. Pris kr. 0: 50.
4. *Gottfrid Arvidsson*. Märkning av laxöring i Vättern. Deutsche Zusammenfassung. 1935. Pris kr. 0: 75.
- *5. *Sten Vallin*. Cellulosafabrikerna och fisket. Experimentella undersökningar. Deutsche Zusammenfassung. 1935. Pris kr. 0: 75.
6. *Gunnar Alm*. Plötsliga temperaturväxlingars inverkan på fiskar. Deutsche Zusammenfassung. 1935. Pris kr. 0: 75.
7. *Christian Hessle*. Gotlands havslaxöring. English summary. 1935. Pris kr. 0: 75.
8. *Orvar Nybelin*. Untersuchungen über den bei Fischen krankheitsregenden Spaltpilz *Vibrio Anguillarum*. 1935. Pris kr. 1: 25.
9. *Orvar Nybelin*. Untersuchungen über die Ursache der in Schweden gegenwärtig vorkommenden Krebspest. 1936. Pris kr. 0: 75.
10. *E. Rennerfelt*. Untersuchungen über die Entwicklung und Biologie des Krebspestpilzes *Aphanomyces astaci*. 1936. Pris kr. 0: 75.
11. *Gunnar Alm*. Huvudresultaten av fiskeribokföringsverksamheten. Deutsche Zusammenfassung. 1936. Pris kr. 1: —.
12. *Gunnar Alm*. Industriens fiskeavgifter och deras användning. 1936. Pris kr. 1: 50.
13. *H. Bergström* och *Sten Vallin*. Vattenförorening genom avloppsvattnet från sulfatcellulosafabriker. 1937. Pris kr. 0: 75.
14. *Gunnar Alm*. Laxynglets tillväxt i tråg och dammar. English summary. 1937. Pris kr. 0: 75.
15. *Gunnar Alm*. Undersökningar över tillväxt m.m. hos olika laxöringformer. English summary. 1939. Pris kr. 2: 50.
16. *Lars Brundin*. Resultaten av under perioden 1917—1935 gjorda fisikinplanteringar i svenska sjöar. Deutsche Zusammenfassung. 1939. Pris kr. 1: —.
17. *Nils Törnquist*. Märkning av vänerlax. English summary. 1940. Pris kr. 1: —.
18. *Sven Runnström*. Vänerlaxens ålder och tillväxt. English summary. 1940. Pris kr. 1: —.
19. *Arne Lindroth*. Undersökningar över befruktungs- och utvecklingsförhållanden hos lax (*Salmo salar*). Deutsche Zusammenfassung. 1942. Pris kr. 0: 75.
- *20. *Lars Brundin*. Zur Limnologie jämtländischer Seen. 1942. Pris kr. 2: —.
- *21. *Gunnar Svärdson*. Studien über den Zusammenhang zwischen Geschlechtsreife und Wachstum bei Lebistes. 1943. Pris kr. 1: —.
- *22. *Gunnar Alm*. Befruktningsförsök med laxungar samt laxens biologi före utvandringen. (Fertilization-Experiments with Salmon-parr.) English summary. 1943. Pris kr. 1: 50.

23. *Gunnar Svärdsön*. Chromosome Studies on Salmonidae. 1945. Pris kr. 3:—.
24. *Arne Lindroth*. Zur Biologie der Befruchtung und Entwicklung beim Hecht. (Gäddans befruktnings- och utvecklingsbiologi samt gäddkläckning i glas.) 1946. Pris kr. 3:—.
25. *Gunnar Alm*. Reasons for the occurrence of stunted fish populations. (Uppkomsten av småväxta fiskbestånd, spec. hos abborre.) 1946. Pris kr. 3:—.
26. *Gösta Högström*. Olika impregneringsämnenas lämplighet för grovgarnig fiskredskap. Deutsche Zusammenfassung. 1947. Pris kr. 1:—.
27. *A. Määr*. Über die Aalwanderung im Baltischen Meer auf Grund der Wanderaalmarkierungsversuche im finnischen und livischen Meerbusen i. d. J. 1937—1939. 1947. Pris kr. 2:—.
28. *Elias Dahr*. Biologiska studier över siken vid mellansvenska östersjökusten. English summary. 1947. Pris kr. 2:—.
29. Annual Report for the Year 1948 and Short Papers. 1949. Pris kr. 3:50.
30. *Lars Brundin*. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. English summary. 1949. Pris kr. 15:—.
31. Annual Report for the Year 1949 and Short Papers. 1950. Pris kr. 3:50.
32. Annual Report for the Year 1950 and Short Papers. 1951. Pris kr. 4:50.
33. Annual Report for the Year 1951 and Short Papers. 1952. Pris kr. 8:—.
34. Annual Report for the Year 1952 and Short Papers. 1953. Pris kr. 8:—.
35. Annual Report for the Year 1953 and Short Papers. 1954. Pris kr. 8:—.
36. Annual Report for the Year 1954 and Short Papers. 1955. Pris kr. 8:—.
37. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1956. Pris kr. 8:—.
38. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1957. Pris kr. 8:—.
39. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1958. Pris kr. 8:—.
40. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1959. Pris kr. 8:—.
41. Report from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm. 1960. Pris kr. 8:—.

* Out of print.