

Constanze PEHLKE*, Uwe SELIG & Hendrik SCHUBERT

*Universität Rostock, Institut für Biowissenschaften, Albert-Einstein-Straße 3, 18051 Rostock
constanze.pehlke@uni-rostock.de

Verbreitung und Ökophysiologie von *Fucus*-Beständen der Mecklenburger Bucht (südliche Ostseeküste)

Distribution and ecophysiology of bladder wrack (*Fucus vesiculosus*) in the Mecklenburg Bight (southern Baltic Sea)

Abstract

The bladder wrack *Fucus vesiculosus*, common all over the Baltic, serves as an indicator species in the ecological classification schemes (EU-Water Framework Directive) of all Baltic Sea countries. Therefore, its distribution became regularly monitored in the last years. At the German Baltic coast, a drastic change in depth distribution of *F. vesiculosus* was observed between 1997 and 2006. Until 1997, *F. vesiculosus* could be found down to 10 m depth in this area, irrespective of the fact that frequency and extent of these occurrences changed. In a survey in 2004 this species could only be found in shallow water (1.5 m depth) in the whole Mecklenburg Bight, although suitable substrate was available in greater depths. In the Kiel Bight maximum depth distribution of *F. vesiculosus* was about 4 m. In order to get a first idea about the reasons for this drastic change, ecophysiological experiments were performed. Acclimation of *F. vesiculosus* to six different salinity levels (4-20 PSU) and five different light intensities (40-500 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were studied in two-factorial laboratory experiments. The results indicated that the photosynthetic efficiency of the bladder wrack is strongly affected by salinity, but not by the irradiance regimes tested in the laboratory approach. In contrast to this, field incubation studies with *Fucus*-individuals at different depths (3, 6 and 9 m) revealed efficient low light acclimation. In the discussion, the effect of other factors like availability of hard substrate, sedimentation and inter-specific competition are evaluated.

Keywords: *Fucus vesiculosus*, Baltic Sea, light acclimation, salinity tolerance, EU water framework directive

1 Einführung und Zielsetzung

Der Blasentang *Fucus vesiculosus* ist in der Ostsee vom Kattegat bis tief in die Beltsee bzw. die Newa-Bucht hinein ein gewöhnlicher, oft sogar dominierender Bestandteil der Hartsubstratflora (TORN et al. 2006). Mit dieser Verbreitungscharakteristik war er prädestiniert um in den Bewertungsschemen der EU-Wasserrahmen-

richtlinie (EU-WRRL) als Indikatorart Verwendung zu finden (KRAUSE-JENSEN et al. 2005, SCHORIES et al. 2008).

Die Verwendung als Indikator des ökologischen Gewässerzustandes im Sinne der EU-WRRL setzt jedoch voraus, dass eine klare Ursache-Wirkungsbeziehung zwischen anthropogener Umweltbeeinflussung und Veränderung von Verbreitungsgrenzen bzw. -häufigkeiten besteht und nachgewiesen werden kann. Bislang konzentrierten sich hier die Untersuchungen auf den Zusammenhang zwischen anthropogen verursachter Verschlechterung der Lichtverfügbarkeit und Rückgang der Tiefenausbreitung des Blasentanges (z. B. SCHORIES et al. 2006).

Während *Fucus*-Bestände als wesentliches Florenelement der deutschen Ostseeküste bis in die Mitte des 20. Jahrhunderts beschrieben wurden, findet man heute nur noch selten Einzelpflanzen und wenige Bestände an der deutschen Ostseeküste vor. Insbesondere in der Mecklenburger Bucht ist die Alge gegenwärtig kaum noch anzutreffen; die verbliebenen Bestände sind auf den Flachwasserbereich begrenzt. Die Klärung der Frage inwieweit dieser Befund einen langfristigen Trend widerspiegelt, einen abrupten Umschwung darstellt oder einfach Ausdruck einer starken Variabilität darstellt war eines der Ziele dieser Untersuchung.

Unabhängig davon und von größter Wichtigkeit für die Bewertung der Eignung von *F. vesiculosus* als Indikator muss auch geklärt werden, inwieweit diese Bestandsveränderungen auf anthropogene Einflussnahmen zurückzuführen sind. Vereinfacht wird angenommen, dass die (maximale) Verbreitungstiefe von Makrophyten im direkten Zusammenhang mit der Eindringtiefe des Lichtes steht (KRAUSE-JENSEN et al. 2008). Der Zusammenhang zur anthropogenen Einflussnahme wird dann über die zunehmende Trübung des Wassers infolge von Eutrophierung bzw. Erhöhung der Turbulenz hergestellt. Die Gültigkeit dieses Konzeptes konnte für viele Fälle nachgewiesen werden (KRAUSE-JENSEN et al. 2008), allerdings mehren sich Hinweise darauf, dass es keine Allgemeingültigkeit besitzt. So fanden z. B. SCHORIES et al. (2006, 2008) deutliche Differenzen zwischen der unteren Verbreitungsgrenze des Seegrases *Zostera marina* und des Blasentanges *Fucus vesiculosus* entlang der deutschen Ostseeküste, obwohl beide Arten nach Literaturangaben denselben minimalen Lichtbedarf aufweisen (*Z. marina*: z. B. OLESEN & SAND-JENSEN 1993, SHORT et al. 1995, OLESEN 1996; *F. vesiculosus*: BÄCK & RUSSKANEN 2000, DOMIN et al. 2004). Nun ist natürlich bekannt, dass z. B. die Salinität eine wesentliche Rolle bei der Lichtakklimatisation spielt (SCHUBERT et al. 1993) und dementsprechend gerade in der westlichen Ostsee die Übertragbarkeit der oben angeführten Literaturwerte eingeschränkt ist. Über die Salinitätsabhängigkeit des minimalen Lichtbedarfes von *Fucus vesiculosus* ist jedoch bislang nichts bekannt. Darüber hinaus mehren sich die Befunde, die eine starke Abhängigkeit der Ausbreitung von *Fucus*-Beständen in der Ostsee von interspezifischen Konkurrenzsituationen belegen (z. B. NIELSEN & DAHL 1992; Übersicht in SCHUBERT & SCHORIES 2008).

Eine experimentelle Charakterisierung des minimalen Lichtbedarfes von *Fucus vesiculosus* unter Berücksichtigung der Salinität sowie des Akklimatisationspotenzials wurde daher als notwendig erachtet, um den Gültigkeitsbereich der „Trübungsabhängigkeit“ von Fällen abgrenzen zu können, in denen alternative Limitationszustände das Vorkommen der Art einschränken.

Hierfür erfolgte im Jahr 2006 eine kleinskalige Kartierung der *Fucus vesiculosus*-Bestände in der Mecklenburger Bucht, deren Ergebnisse mit den bekannten historischen Angaben sowie der Substratverfügbarkeit verglichen wurden. Gleichzeitig erfolgten Labor-Inkubationsexperimente (2006) und Freiland-

Verpflanzungsuntersuchungen (2007) zur Licht- und Salzgehaltsabhängigkeit des Akklimatisationszustandes der Alge, welches eine Abschätzung der potenziellen Verbreitungstiefengrenzen erlaubt.

2 Material und Methoden

2.1 Transekt- und Flachwasserkartierung in der Mecklenburger Bucht

An neun Stationen entlang der Küste Mecklenburg-Vorpommerns (Abb. 1) wurde zwischen dem 26.04. und 12.07.2006 eine Makrophytobenthos-Kartierung vorgenommen.

Die Kartierung erfolgte entlang von Tiefentransekten, die senkrecht zur Küstenlinie verliefen. In den Flachwasserbereichen wurde dazu ein Bathyskop vom Schlauchboot aus eingesetzt; in tieferen Abschnitten kamen Taucher zum Einsatz.

Zusätzlich wurden zwischen dem 25.07. und 13.09.2006 fünf Küstenabschnitte von insgesamt 40 km Länge zwischen Rostock-Warnemünde und Lübeck-Travemünde auf vorhandenes Hartsubstrat und Makrophytenbesiedlung im Flachwasser (bis maximal 1,5 m Tiefe) untersucht (Abb. 2). Von diesem Gebiet existieren historische Angaben zum Vorkommen von *Fucus vesiculosus*. Der nicht beprobte Abschnitt zwischen Rostock und Hiddensee weist als Substrat größtenteils Sand auf, so dass eine Beprobung nicht sinnvoll erschien.

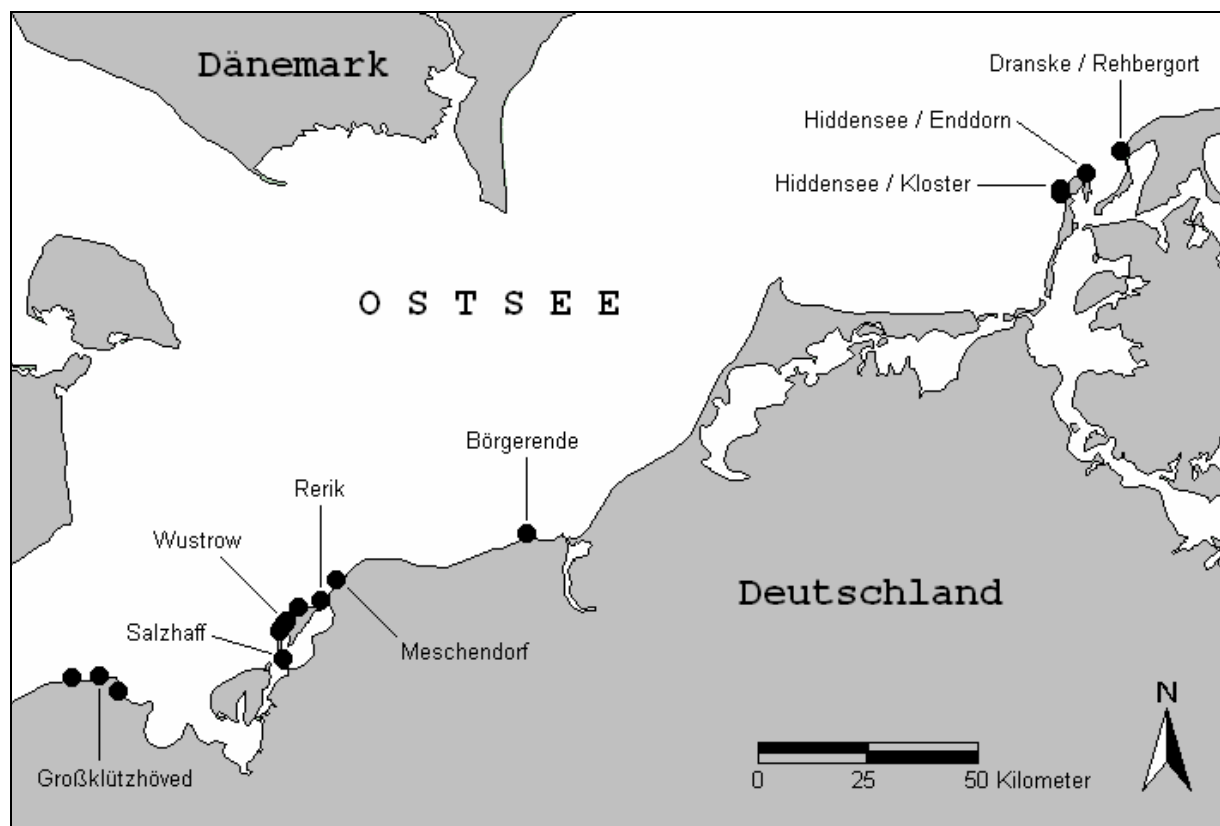


Abb. 1 Im Jahr 2006 untersuchte Standorte an der mecklenburg-vorpommerschen Küste.

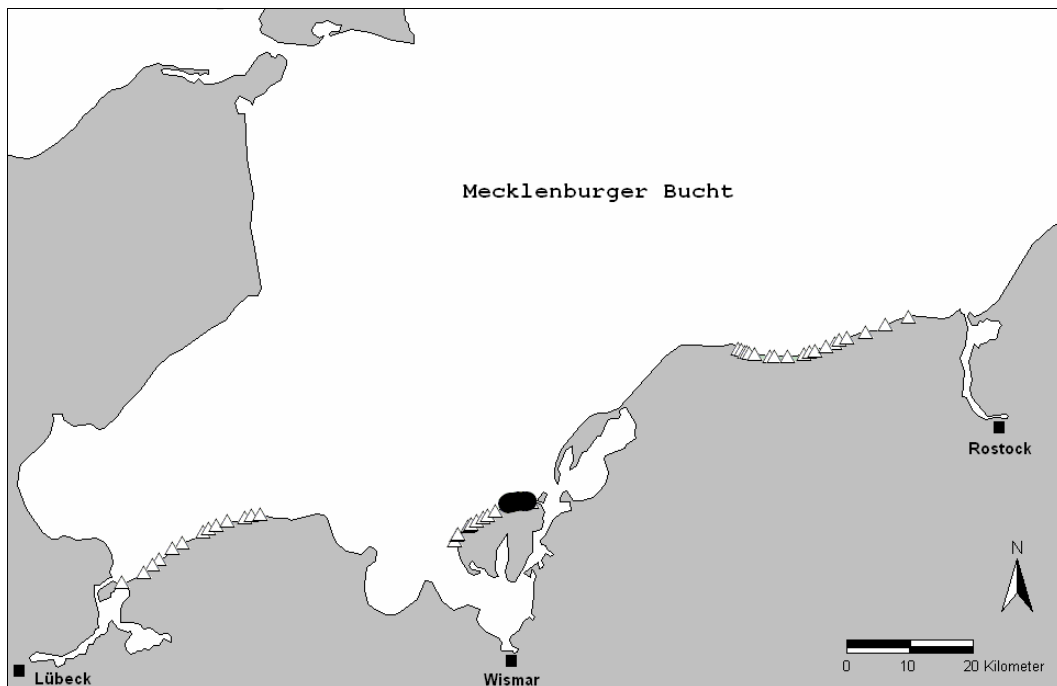


Abb. 2 Flachwasserkartierung: Vorkommen von *Fucus vesiculosus* (schwarze Punkte) an der Küste Mecklenburg-Vorpommerns zwischen Lübeck und Rostock im Jahr 2006. Die weißen Dreiecke stellen Gebiete mit vorhandenem Hartsubstrat dar.

Während der Kartierung wurde neben der Makrophytenvegetation auch die Substratbeschaffenheit erfasst, wobei letzterer Parameter vor allem Größe und Menge potenziell von Makroalgen besiedelbarer Strukturen behandelte. Die Ansprache der Arten erfolgte direkt im Feld, schwer bestimmbar Arten wurden zu Gruppen zusammengefasst (z. B. „fädige Rotalgen“).

Zu Beginn und zu Ende jedes Abschnitts wurden die geographischen Koordinaten mittels Hand-GPS (Garmin GPS 76; GARMIN International Inc., USA; Genauigkeit ± 15 m) aufgenommen; weitere GPS-Lokalisationen erfolgten bei Änderungen in Substratstruktur oder Makrophytenvorkommen. Die Koordinaten eines aufgenommenen Punktes (Ausnahme: Endpunkt) beziehen sich dementsprechend auf den jeweils folgenden kartierten Abschnitt.

Die gewonnenen Informationen wurden in einem Geographischen Informationssystem (ArcView 3.2 und ArcGIS 9.1, ESRI Geoinformatik GmbH, Deutschland) durch gezielte Abfragen ausgewertet.

2.2 Laborexperimente zur Untersuchung der Salz- und Lichtabhängigkeit

Im August 2006 wurden *Fucus vesiculosus*-Individuen im Salzhaff ($54^{\circ}02'N$, $11^{\circ}32'E$) aus 0,3 m bei einer Salinität von 11 PSU entnommen. Diese Algen wurden in 3 l-Bechergläsern bei $15^{\circ}C$ und einem 12 h Licht : 12 h Dunkelheit-Zyklus gehalten. Für die Experimente kamen fünf Lichtintensitäten von 40, 80, 120, 250 und $500 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR (photosynthetic active radiation) und sechs Salinitäten von 4, 7, 11, 14, 17 und 20 PSU zum Einsatz; die Akklimatisationszeit bis zum Beginn der Messungen betrug vier Wochen.

Nach Ablauf der Akklimatisationszeit wurde die Lichtabhängigkeit der Photosyntheserate mittels einer „Lichtpipette“ (Light Dispenser System, MK2, Illuminova, Schweden) bei den jeweiligen Akklimatisationsbedingungen hinsichtlich Temperatur und Salinität durchgeführt. Zum Einsatz kam ein Thallus-Stück (distales Ende, jedoch keine fertiles Material) mit einem Frischgewicht von ca. 100 mg, das vor Beginn der Messung für 10 Minuten dunkel inkubiert wurde. Danach wurde die Probe schrittweise steigenden Lichtintensitäten ausgesetzt und die Sauerstoff-freisetzungsrates bestimmt. Insgesamt 7 Lichtintensitäten zwischen 5 und 2200 $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erlaubten eine vollständige Charakterisierung sowohl des lichtlimitierten als auch des lichtgesättigten Bereiches der Photosynthese-Licht-Kurve.

Die Ermittlung der maximalen Photosyntheserate P_{max} sowie der Lichtabhängigkeit der Photosynthese bei Lichtlimitation α und des Lichtkompensationspunktes E_c erfolgte über iterative exponentielle Regression der 2-Parameter-Gleichung $P = P_{\text{max}} (1 - e^{-\alpha E / P_{\text{max}}}) + R$ von WEBB et al. (1974). P ist dabei die Photosyntheserate bei Bestrahlungsstärke E und R die Respirationsrate. Der Lichtsättigungspunkt E_k wurde wie folgt berechnet: P_{max} / α (TALLING 1957).

Nach den Messungen wurde die Alge zur Entfernung von anhaftendem Wasser kurz zwischen zwei Labortücher gelegt und danach die Frischmasse (mg) bestimmt. Zur Chlorophyll-Extraktion wurden die gewogenen Thallus-Stücke in 6 ml N,N-dimethylformamide (DMF) überführt und bei +8 °C und Dunkelheit für drei Tage inkubiert. Die Bestimmung des Chlorophyll a-Gehaltes sowie des Gesamt-Carotenoid-Gehaltes erfolgte nach PORRA et al. (1989).

2.3 Freiland-Verpflanzungsexperimente

Um die im Laborexperiment gewonnenen Erkenntnisse zur Lichttoleranz im Freiland zu verifizieren, wurden im April 2007 *F. vesiculosus*-Individuen vor der Küste der Halbinsel Wustrow (nördliche Begrenzung des Salzhaffs) aus ca. 0,3 m Wassertiefe zusammen mit ihrem Substrat (Steine mit einem Durchmesser zwischen 20 und 40 cm) entnommen und nahe des künstlichen Riffs Nienhagen (54°10'N, 11°58'E) in drei unterschiedliche Tiefen (3, 6 und 9 m) verbracht.

Nach Ablauf von jeweils 1 Monat Akklimatisationszeit wurden Proben entnommen und die Photosyntheseparameter wie unter 2.2. beschrieben bestimmt. Eine Dunkelvorinkubationsperiode von 12 Stunden vor Beginn der Messungen sollte Unabhängigkeit von Probenahmezeitpunkt und Wetterbedingungen gewährleisten.

2.4 Statistische Analysen

Für die Laborexperimente kamen neun Replikate zum Einsatz; bei den Verpflanzungsversuchen drei bis fünf. Die Replikate stammten stets von verschiedenen Individuen; dargestellt sind die Mittelwerte der Messungen, wobei vor Berechnung die Ausreißer ermittelt (Grubbs-Test) und entfernt wurden. Statistische Analysen wurden mittels multivariater Varianzanalyse durchgeführt (SPSS 15.0; SPSS Inc., Chicago, USA). Analytierte Faktoren waren hier Salinität und Lichtintensität. Post hoc-Tests (Tukey HSD) wurden angewandt um signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Gruppen zu identifizieren. Werte zwischen $p = 0,05$ und $0,09$ zeigen zwar keinen signifikanten Zusammenhang, wurden jedoch

als Trend interpretiert. 3D-Graphiken wurden durch „surface fitting procedures“ ermittelt (TableCurve 3D, AISN Software, Jandel).

3 Ergebnisse

3.1 Historische Verbreitung im Gebiet

Tab.1 fasst die vorhandenen Daten zur Tiefenverbreitung von *Fucus vesiculosus* entlang der deutschen Ostseeküste zusammen. Die ersten Nachweise von *F. vesiculosus* an der deutschen Ostseeküste reichen bis in das 19. Jahrhundert zurück. Diese Funde stammen aus der Kieler Bucht (1826 bis 1887), der Mecklenburger Bucht (1821, 1841), Warnemünde (1876, 1887) und Stralsund (1894). Tiefenangaben dazu, sofern überhaupt vorhanden, basieren ausschließlich auf Schätzungen der Dredgetiefe; das Fehlen von Lotungswerten macht eine verlässliche Tiefenzuordnung unmöglich. Die erste umfassende Bearbeitung der Algenflora des Gebietes erfolgte im Jahre 1871 durch MAGNUS (1873); einige Jahre darauf veröffentlichte REINKE (1889) ebenfalls eine Algenflora des Gebietes, in der jedoch auch die bis zu diesem Zeitpunkt erschienenen Einzelveröffentlichungen kritisch betrachtet wurden. In diesem Werk werden vor allem für die Untiefen in der Kieler Bucht (Schönheider Bank, Breitgrund, Neukirchengrund, Sonderburger Mittelgrund, Niendorfer Steinriff), der Mecklenburger Bucht (Walkyriengrund) und der Außenküste Rügens Funde von *F. vesiculosus* bis in eine Tiefe von 10 m geltend gemacht. In späteren Veröffentlichungen (REINKE 1897) ist sogar von Tiefen bis 14 m die Rede; für den Greifswalder Bodden werden für den tiefsten Fund 7 m angegeben (REINKE 1901). Aber auch REINKES Angaben beziehen sich durchweg auf Dredgeproben, zur Methodik der Tiefenbestimmung finden sich keine Angaben.

Bis in die 50er Jahre des 20. Jahrhunderts hinein finden sich nur sehr wenige Aufzeichnungen und Herbarbelege; letztlich beschränken sich die Belege auf die Aufsammlungen von FRAUDE (1906) vor Rügen und LAKOWITZ (1929) bei Travemünde. Erst in den 50er und 60er erfolgten wieder Untersuchungen, die Daten zur Tiefenverbreitung von *F. vesiculosus* lieferten: HOFFMANN (1952) und SCHWENKE (1964) berichteten Verbreitungstiefen von bis zu 10 m in weiten Teilen der Kieler Bucht. BAUCH (1954), OVERBECK (1965) und VON OERTZEN (1968) konnten an der Westküste Hiddensees ebenfalls eine Besiedlung des Hartsubstrates mit *F. vesiculosus* bis in eine Maximaltiefe zwischen 8 und 10 m bestätigen. Ab Mitte der 1990er Jahre führte die Firma MariLim ein jährliches Monitoring an ausgewählten Stationen entlang der gesamten deutschen Ostseeküste durch (MEYER 1997, MEYER & FÜRHAUPTER 1997-2003, FÜRHAUPTER et al. 2004-2005, 2006). Innerhalb dieser Untersuchungen wurden jedoch nur in den Jahren 1995, 1996 und 1998 vereinzelt *Fucus*-Individuen in einem maximalen Tiefenbereich von 8 bis 11 m gesichtet. Einige dieser Angaben basieren auf Videomaterial, so dass Driftalgen nicht von festsitzenden Algen unterschieden werden konnten. Ebenso war es nicht immer möglich die Art - *F. vesiculosus* oder *F. serratus* - genau zu bestimmen (MEYER 1997). In Untersuchungen in den Jahren 2004 bis 2005 schließlich konnte die Art nur noch bis in eine maximale Tiefe von 4 m in der Kieler Bucht (Lippe) bzw. gar nur 1,5 m vor Rügen gefunden werden (SCHORIES et al. 2006).

Tab. 1 Dokumentierte Tiefenverbreitung von *Fucus vesiculosus* an der deutschen Ostseeküste und in angrenzenden Gebieten. + Bestände, keine Einzelpflanzen. **Fucus* sp. (modifiziert nach SCHORIES et al. 2008).

Autor(en)	Publi- kations- jahr	Areal	genauere Lage	Tiefen- grenze [m]	Proben- nahme- Methode
REINKE	1889	Kieler Bucht	Schönheider Bank, Breitgrund, Neukirchengrund, Sonderburger Mittelgrund, Niendorfer Steinriff	>10	Dredge
	1889	Mecklenburger Bucht	Walkyriengrund	>10	Dredge
	1897	Arkonasee	0,5 sm O von Tipperort (Sassnitz)	14	Dredge
	1899	Bucht von Danzig	westlich der Hel-Insel	11	Dredge
	1901	Greifswalder Bodden	Elsagrund	7	Dredge
LAKOWITZ	1929	Kieler Bucht	westliche Ostsee, Kieler Förde	10	Dredge
		Mecklenburger Bucht	keine Angabe	10	Dredge
		Bucht von Danzig	keine Angabe	8	Dredge
HOFFMANN+	1952	Kieler Bucht	Schleimünde	9	Dredge
			Bokniseck; NW-Spitze von Fehmarn	>6; 8	Bathyskop, Taucher
		Mecklenburger Bucht	keine Angabe	9	Dredge
			Rosenfelde = 7,5 sm S von der Südspitze Fehmarns	>6	Bathyskop, Taucher
SARNIGHAUSEN	1955	Kieler Bucht	äußere Kieler Förde	4-10	Dredge
KORNAS et al.	1960	Bucht von Danzig	Rewa (Polen)	6	Taucher
SCHWENKE	1964	Kieler Bucht	Schleimünde, Heiligenhafen, Helts Bank, Breitgrund, Eckernförder Mittelgrund, Flüggesand	10	Dredge, Video
VON OERTZEN	1968	Mecklenburger Bucht	West-Hiddensee (Kloster)	7-8	Taucher
BLACK	1978	Kieler Bucht	Bokniseck	6	Taucher
MEYER et al.	1998	Kieler Bucht	Karlsminde	8	Video
			Mecklenburger Bucht	Nord-Hiddensee	4-6
	1997* / 1998	Arkonasee	Nord- (Dranske, Arkona) und Ost- (Sassnitz) Rügen	8-11	Video
SCHORIES et al.	2006	Kieler Bucht	Holnis, Bokniseck, Waabs, Surendorf, Schilksee, Lippe	2-4	Taucher
		Arkonasee	Glowe, Thiessow	1-1,5	Taucher

3.2 Transekt- und Flachwasserkartierung in der Mecklenburger Bucht

Die Transekt-Kartierungen zwischen April und Juli 2006 ergaben überraschenderweise, dass der im Gebiet als gewöhnlich geltende Blasentang *Fucus vesiculosus* nur noch an den Standorten Wustrow und Salzhaff angetroffen werden konnte. Am Standort Wustrow war innerhalb einer Fläche von ungefähr 450 m², die eine maximale Tiefe von ca. 1,5 m aufwies, das vorhandene Hartsubstrat fast vollständig (etwa 90%) mit *F. vesiculosus* bedeckt. Außerhalb dieses Bereiches konnten meist nur fädige Grün-, Braun- und Rotalgen beobachtet werden. Am Standort Salzhaff war das vorhandene Hartsubstrat, welches hier nur sehr vereinzelt auf einer Fläche von ungefähr 30.000 m² bis zu einer Tiefe von ca. 2 m auftrat, etwa zu 50% mit *F. vesiculosus* bedeckt. Die restliche Fläche des vorhandenen Hartsubstrates war, sofern überhaupt makrophytischer Bewuchs vorhanden war, spärlich mit fädigen Grün- und Rotalgen bedeckt.

Zwischen Juli und September 2006 erfolgte daraufhin eine ausgedehnte Flachwasserkartierung um noch vor Einsetzen evtl. Eisganges zu klären, ob es sich bei den obigen Befunden nur um ein örtlich begrenztes Phänomen handelt oder nicht. Die Kartierung, deren Ergebnisse in Abb. 2 zusammengefasst sind, belegte zunächst das Vorkommen von geeignetem Hartsubstrat entlang der untersuchten Abschnitte der Mecklenburger Bucht. *Fucus*-Bestände im Flachwasser wurden jedoch nur an der Nordseite der Insel Poel bis in eine Maximaltiefe von 1 m angetroffen. 76% des vorhandenen Hartsubstrates wurde durch schnellwüchsige Makroalgen besiedelt, auf 24% des vorhandenen Substrates war keinerlei Makroalgenbewuchs zu beobachten. An vielen Stationen war eine charakteristische Zonierung der Makrophyten zu erkennen. Im flacheren Bereich waren hauptsächlich Grünalgen der Gattungen *Ulva* (früher: *Enteromorpha*) und *Cladophora* zu finden, hieran grenzte eine Zone vorwiegend mit Rotalgen der Gattungen *Ceramium* und *Polysiphonia*.

3.3 Ökophysiologische Untersuchungen im Labor sowie im Freiland

3.3.1 Laborexperimente

Tab. 2 fasst die Ergebnisse der Laborversuche zum Einfluss unterschiedlicher Salinitäts- und Lichtregimes auf die Photosyntheseleistung von *Fucus vesiculosus* zusammen. Ein signifikanter Einfluss auf die Photosyntheseleistung von *F. vesiculosus* war hierbei sowohl hinsichtlich der Wirkung der Einzelfaktoren (Salinität, Lichtintensität) als auch deren Kombination nachweisbar. Das galt allerdings nicht für alle betrachteten Parameter.

Die Lichtaffinität (α) und der Lichtkompensationspunkt (E_c) wurden sowohl durch die Salinität als auch durch die Lichtintensität signifikant beeinflusst. Hierbei weisen α und E_c die höchsten Werte bei mittleren Salinitäten auf (14 PSU); ebenfalls sehr hohe Werte erreichte E_c bei hohen Lichtintensitäten (250 und 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Die im Lichtgradienten signifikant unterschiedlichen Ergebnisse von α wiesen jedoch auf keinen eindeutigen Trend hin.

Der Lichtsättigungspunkt (E_k) sowie die maximale Netto-Photosyntheserate (P_{max}) wurden ebenfalls durch die Salinität und durch die Kombination der Faktoren Salinität und Lichtintensität signifikant beeinflusst. E_k zeigte bei 4 und bei 20 PSU die niedrigsten Werte, die höchsten wurden bei mittleren Salinitäten von 11 bis 17 PSU

erreicht (Abb. 3A). P_{\max} wies bei 4 PSU die niedrigsten Werte auf (Abb. 3B); die Ergebnisse der übrigen Salinitätsstufen waren statistisch allerdings nicht zu trennen. Durch den Faktor Lichtintensität wurden die beiden genannten Parameter nicht signifikant beeinflusst.

Tab. 2 Ergebnisse der Multivariaten Varianzanalyse der Laborversuche. Angegeben werden Freiheitsgrade, F- und p-Werte sowie Signifikanzen mit $\alpha = 0,05$ (*) und $\alpha = 0,01$ (**). - = keine Signifikanzen

unabhängiger Faktor	abhängige Variable	Freiheitsgrade	F-Wert	p-Wert	Signifikanz
Salinität	P_{\max}	5	11,803	0,000	**
	α	5	5,643	0,000	**
	$E_k (= P_{\max} / \alpha)$	5	16,440	0,000	**
	E_c	5	50,859	0,000	**
	Chl a-Gehalt	5	12,309	0,000	**
	Carotenoid-Gehalt	5	9,489	0,000	**
Lichtintensität	P_{\max}	4	1,289	0,279	-
	α	4	4,864	0,001	**
	$E_k (= P_{\max} / \alpha)$	4	1,157	0,334	-
	E_c	4	17,928	0,000	**
	Chl a-Gehalt	4	17,734	0,000	**
	Carotenoid-Gehalt	4	10,957	0,000	**
Salinität x Lichtintensität	P_{\max}	20	2,539	0,001	**
	α	20	2,177	0,006	**
	$E_k (= P_{\max} / \alpha)$	20	1,170	0,043	*
	E_c	20	3,621	0,000	**
	Chl a-Gehalt	20	1,190	0,278	-
	Carotenoid-Gehalt	20	1,143	0,319	-

Der Chl a- sowie der Gesamt-Carotenoid-Gehalt wurden unter Laborbedingungen sowohl durch die Salinität als auch durch die Lichtintensität gleichermaßen stark beeinflusst, so dass eine Wechselwirkung dieser beiden Faktoren bei der Variablenausprägung ausgeschlossen werden kann. Der Pigmentgehalt (sowohl Chl a als auch Carotenoide) stieg signifikant mit zunehmender Salinität als auch mit abnehmender Lichtintensität an (Abb. 3C).

3.3.2 Freilanduntersuchungen

Sowohl die Dauer der Akklimatisation als auch die Inkubationstiefe, die hier als Proximatafaktor für die Lichtverfügbarkeit dient hatten einen z. T. signifikanten Einfluss auf die Photosyntheseleistung von *Fucus vesiculosus* im Freiland (Tab. 3) ausgeübt. Gleiches gilt auch für die Kombination beider Faktoren.

Sowohl E_k als auch E_c wurden durch die Akklimatisationsdauer und die Wechselwirkung der Faktoren Akklimatisationsdauer und Inkubationstiefe signifikant beeinflusst. Beide Parameter nahmen hierbei mit zunehmender Akklimatisationsdauer ab (Abb. 3D für E_k). Die Inkubationstiefe dagegen beeinflusste nur E_c in signifikanter Weise.

P_{\max} (Abb. 3E) und α wurden weder durch die Akklimatisationsdauer noch durch die Inkubationstiefe signifikant beeinflusst.

Der Gesamt-Carotenoid-Gehalt wurde durch die Inkubationstiefe, der Chl a-Gehalt durch Inkubationstiefe und Akklimatisationsdauer signifikant beeinflusst. Beide Parameter stiegen sowohl mit zunehmender Akklimatisationsdauer als auch mit zunehmender Inkubationstiefe signifikant an (Abb. 3F für Chl a). Eine Wechselwirkung der beiden getesteten Faktoren bei der Variablenausprägung konnte statistisch ausgeschlossen werden.

Tab. 3 Ergebnisse der multivariaten Varianzanalyse der Freilanduntersuchungen. Angegeben werden Freiheitsgrade, F- und p-Werte sowie Signifikanzen mit $\alpha = 0,05$ (*) und $\alpha = 0,01$ (**). - = keine Signifikanzen

unabhängiger Faktor	abhängige Variable	Freiheitsgrade	F-Wert	p-Wert	Signifikanz
Akklimatisationsdauer	P_{\max}	3	1,187	0,341	-
	α	3	0,981	0,423	-
	$E_k (= P_{\max} / \alpha)$	3	16,896	0,000	**
	E_c	3	7,727	0,001	**
	Chl a-Gehalt	3	3,889	0,025	*
	Carotenoid-Gehalt	3	2,729	0,073	-
Tiefe (Lichtintensität)	P_{\max}	2	2,799	0,086	-
	α	2	2,843	0,083	-
	$E_k (= P_{\max} / \alpha)$	2	0,248	0,783	-
	E_c	2	3,684	0,044	*
	Chl a-Gehalt	2	5,855	0,010	*
	Carotenoid-Gehalt	2	3,893	0,038	*
Akklimatisationsdauer x Tiefe (Lichtintensität)	P_{\max}	4	0,331	0,854	-
	α	4	0,460	0,764	-
	$E_k (= P_{\max} / \alpha)$	4	10,634	0,000	**
	E_c	4	7,519	0,001	**
	Chl a-Gehalt	4	0,107	0,978	-
	Carotenoid-Gehalt	4	0,056	0,994	-

3.3.3 Vergleich Labor und Freiland

Sowohl im Labor als auch im Freiland wurden die Photosyntheseparameter von *Fucus vesiculosus* durch diverse Faktoren beeinflusst (Tab. 4). In den Laborexperimenten hatten die beiden untersuchten Faktoren Salinität und Lichtintensität sowie auch deren Kombination einen signifikanten Einfluss auf die Variablenausprägung. Ebenso konnte auch in den Freilanduntersuchungen ein signifikanter Einfluss durch die Faktoren Akklimatisationsdauer und Inkubationstiefe (Lichtintensität) nachgewiesen werden. Die Kombination Akklimatisationsdauer x Inkubationstiefe hatte jedoch nur einen signifikanten Einfluss auf Lichtkompensations- und Lichtlimitationspunkt.

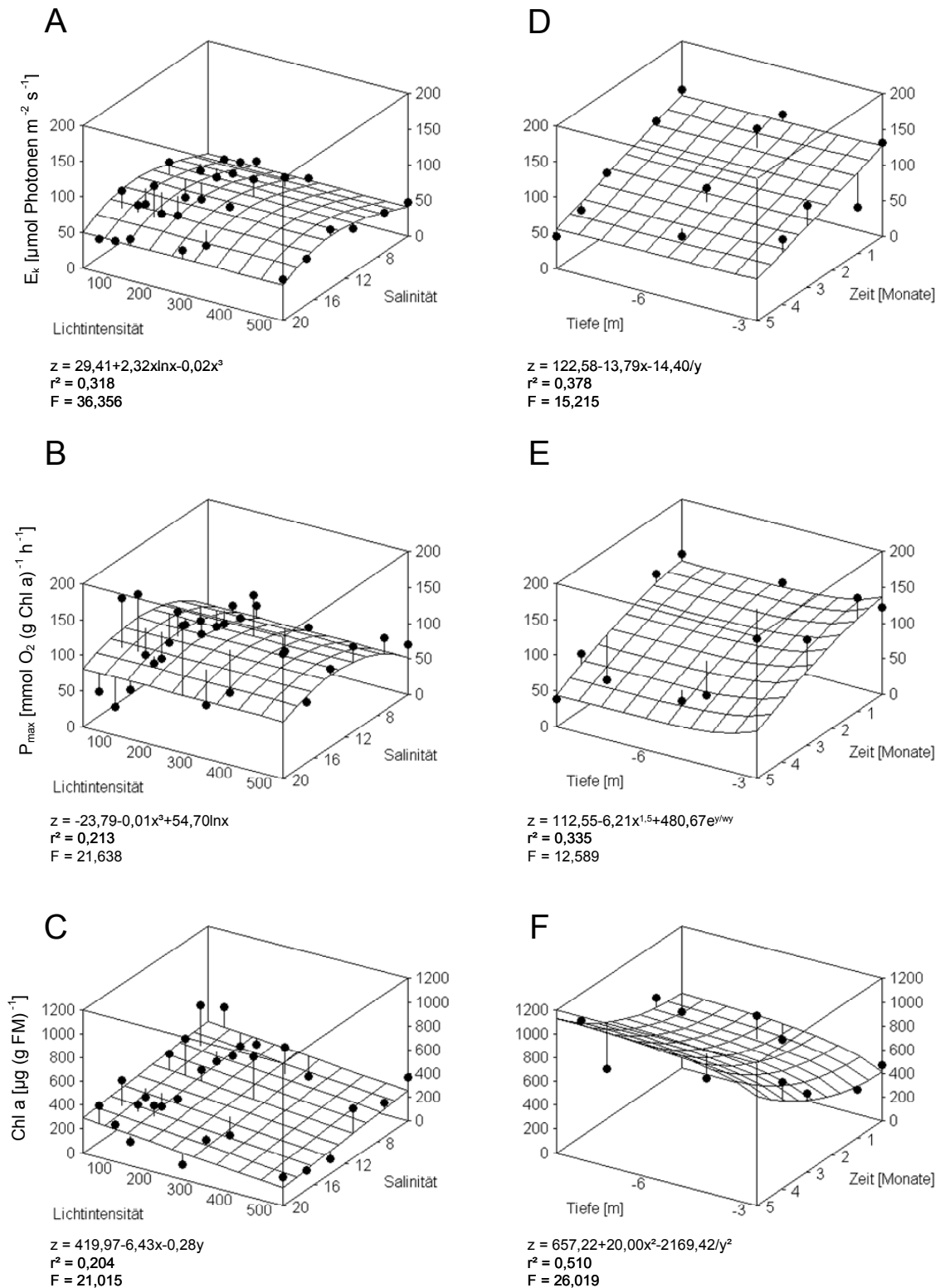


Abb. 3 Lichtsättigungspunkt E_k , maximale Netto-Photosynthese P_{\max} und Chlorophyll a-Gehalt von *Fucus vesiculosus* bei verschiedenen Lichtintensitäten [$\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$] und Salinitäten [PSU] im Labor (A-C; siehe Abschnitt 2.2) sowie bei verschiedenen Tiefen [m] und Akklimationsdauer [Monate] im Freiland (D-F; siehe Abschnitt 2.3).

Tab. 4 Einfluss von Akklimatisationsdauer, Lichtintensität und Salinität auf verschiedene Photosyntheseparameter. x = signifikanter Einfluss mit $\alpha < 0,05$ bzw. 0,01 (siehe Tab. 2, 3); (x) = nicht signifikant, jedoch Trend erkennbar (siehe Kapitel 2.4)

	Laborexperimente			Freilanduntersuchungen		
	Salinität	Lichtintensität	Salinität x Lichtintensität	Akklimatisationsdauer	Inkubationstiefe (Lichtintensität)	Akklimatisationsdauer x Tiefe (Lichtintensität)
P_{max}	x	-	x	-	(x)	-
α	x	x	x	-	(x)	-
E_k	x	-	x	x	-	x
E_c	x	x	x	x	x	x
Chl a-Gehalt	x	x	-	x	x	-
Carotenoid-Gehalt	x	x	-	(x)	x	-

4 Diskussion

Die Zusammenstellung historischer Daten zeigt, dass in Übereinstimmung mit dem von SCHUBERT & SCHORIES 2008 gezeichneten Bild bis kurz vor der Jahrtausendwende keine drastischen, große Areale betreffenden Veränderungen in Abundanz bzw. Tiefenausbreitung von *Fucus vesiculosus* in der westlichen Ostsee zu beobachten waren. In den Jahren 2004 und 2005 wurde dann entlang der gesamten Küste Mecklenburg-Vorpommerns ein dramatischer Rückgang der Tiefenausbreitung der Bestände registriert, der sich - wie aus den hier angeführten Ergebnissen hervorgeht - im Jahr 2006 noch verstärkte. Mehr noch, 2006 fiel die Art selbst in Flachwasserarealen mit geeignetem Hartsubstrat großflächig aus, letztlich konnten im gesamten Gebiet an der Außenküste nur zwei Bestände, einer im Flachwasser vor der Insel Poel, der andere im Bereich des Wustrower Halses, nachgewiesen werden. Dieser drastische Rückgang innerhalb sehr kurzer Zeit in einer Periode deutlich zurückgehender Nährstoffbelastung (BACHOR 2005) verlangt nach einer Erklärung, stellt er doch den Indikatorwert dieser Art laut EU-WRRL zumindest für das hier betroffene Gebiet massiv in Frage.

4.1 Salinität

Eine Möglichkeit zur Erklärung wurde in der Wirkung des Faktors Salinität vermutet. Im Zeitraum 2003 bis 2006 wurden in Mecklenburger Küstengewässern mehrere sehr starke Salinitätsschwankungen sowohl im Tiefen- als auch im Oberflächenwasser verzeichnet. Die hier verzeichneten Amplituden betragen bis zu 12 PSU innerhalb relativ kurzer Zeiträume, die Vertikalgradienten in diesem recht flachen Gebiet betragen bis über 15 PSU (GEWÄSSERGÜTEBERICHT 2008). Inwieweit die *Fucus vesiculosus*-Bestände der Ostsee hier in der Lage sind sich solchen atypischen Veränderungen des Standortes anzupassen war bislang nicht untersucht worden. Für die Laborversuche wurde daher ein Design gewählt, welches den Einfluss der Salinität auf die Lichtakklimatisationsmöglichkeiten klären sollte. Im untersuchten Salinitätsbereich zwischen 4 und 20 PSU zeigten die im Labor untersuchten Individuen eine signifikante Reaktion sowohl der Photosyntheseparameter als auch der Pigmentation. Mit abnehmender Salinität stieg der

Chlorophyllgehalt bei gleichzeitig sinkender maximaler Photosyntheseleistung an. Eine sinkende Photosyntheseleistung mit abnehmender Salinität bei *F. vesiculosus* wurde ebenfalls durch PLÖTZ (1991) nachgewiesen, und auch zahlreiche weitere Arbeiten weisen im Vergleich miteinander auf solch einen Trend hin (Tab. 5). Der bei den Laborexperimenten sinkende Lichtsättigungspunkt belegt ebenfalls die Vermutung einer Schwachlichtakklimatisation (FALKOWSKI 1980, RICHARDSON et al. 1983). Die Tiefenverbreitung entlang des Salinitätsgradienten in der Ostsee, die sich mit abnehmender Salinität in West-Ost-Richtung (von 24 auf 5 PSU) von durchschnittlich 1,5 m (Kattegat, Dänische Belte, Öresund) auf durchschnittlich 4-5,5 m (Bottnischer Meerbusen) verschiebt (TORN et al. 2006), könnte hier als Beleg für die Freilandübertragbarkeit dieser Befunde herangezogen werden. Maximale Vorkommestiefen einzelner Individuen vor allem in der zentralen und nördlichen Ostsee wurden sogar bis 12 m beobachtet (TORN et al. 2006, KAUTSKY 2007). Diese großen Verbreitungstiefen bei niedrigeren Salinitäten sind jedoch nicht zuletzt auch durch den fehlenden Konkurrenzdruck anderer mehrjähriger Makroalgen bei abnehmenden Salinitäten zu erklären (PEDERSÉN & SNOEIJIS 2001, TORN et al. 2006).

4.2 Lichtverfügbarkeit

Eine „klassische“ Lichtakklimatisation basiert auf einer gleichartigen Veränderung von Lichtsättigungspunkt (E_k) und Lichtangebot, wobei die Veränderung von E_k entweder durch eine Veränderung der maximalen Netto-Photosyntheserate (FALKOWSKI 1980, RICHARDSON et al. 1983), einer Veränderung der Lichtabhängigkeit der Photosynthese bei Lichtlimitation (α) oder einer Kombination aus beidem hervorgerufen wird (HAMMER et al. 2002). In den eigenen Untersuchungen wurde eine derartige Lichtakklimatisation nur in den Freilandexperimenten (Tab. 3, Abb. 3D), nicht jedoch bei den Laboruntersuchungen festgestellt.

Interessanterweise gibt es bereits einen gleichartigen Befund von Untersuchungen an Brackwasserpopulationen einer Grünalgengruppe. So wiesen z. B. STEINMAN et al. (1997) eine deutliche Lichtakklimatisation von Charophyten in Freilanduntersuchungen nach, während in Laborexperimenten dieser Effekt, wie z. B. auch bei SCHWARZ et al. (1999), HAMMER et al. (2002) und KÜSTER et al. (2004) nicht gemessen werden konnte. Inwieweit hier die Unterschiede in der Variabilität des Lichtangebotes zwischen Labor- und Freilandinkubationen eine Rolle spielen verdient sicher eine nähere Untersuchung.

Neben Anpassungen des Photosyntheseapparates spielen morphologische Anpassungen, vor allem Veränderungen im Pigmentgehalt, eine wesentliche Rolle bei der Lichtakklimatisation von Algen. Bei Schwachlicht ist eine Erhöhung des Pigmentgehaltes erforderlich, um die Chance zu vergrößern, dass ein Antennen-Pigmentmolekül von einem Photon getroffen wird (z. B. HARRIS 1978, BJÖRKMAN 1981). Diese Form der morphologischen Anpassung trat auch bei den hier vorgestellten Untersuchungen auf: Der Chl a- sowie der Gesamt-Carotenoid-Gehalt stiegen im abnehmenden Lichtgradienten der Laborexperimente sowie auch der Freilanduntersuchungen signifikant an (Abb. 3C und F, Tab. 2, 3) und erreichten Werte von bis zu 0,5 mg Chl a g FM⁻¹ im Labor bzw. 1,3 mg Chl a g FM⁻¹ im Freiland. Ähnliche Werte für *Fucus vesiculosus* aus der Ostsee wurden auch durch NYGÅRD & EKELUND (2006) und ROHDE et al. (2008) gemessen.

Zahlreiche photophysiologicalische Untersuchungen sind seit den 1960er Jahren an *Fucus vesiculosus* unternommen worden. Dabei wurden sowohl Individuen aus

dem marinen (Atlantik, Nordsee) wie auch aus dem Brackwasser-Bereich (Skagerrak, Kieler Bucht, zentrale Ostsee, Bottnischer Meerbusen) untersucht. Tab. 5 stellt diese Ergebnisse zusammenfassend dar. Angegeben sind der Lichtkompensationspunkt E_c , der Photosynthese-Lichtsättigungspunkt E_k sowie die maximale Nettophotosynthese P_{max} .

Tab. 5 Photosyntheseparameter von *F. vesiculosus* aus verschiedenen Habitaten (sortiert nach abnehmender Salinität). - keine Angaben, * aus Originalwerten auf gleiche Einheiten umgerechnet (Trockenmasse = 20-25% der Frischmasse nach MOSS 1950, HAAHTELA 1981)

Autor(en)	Milieu (Gebiet)	Salinität [PSU]	Material (Inkubationszeit)	E_c [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	E_k [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$]	P_{max} [$\text{mg O}_2 \text{ g TM}^{-1} \text{ h}^{-1}$]
KANWISHER 1966	marin (Atlantik)	-	Freilandmaterial	-	540 *	-
NYGÅRD & EKELUND 2006	marin (Nordsee)	35	Freilandmaterial (1 Woche Inkubation)	-	-	4,7-5,9 *
JOHANSSON & SNOEIJIS 2002	brackig (Skagerrak)	25	Freilandmaterial (aus Maximaltiefe 0,5 m)	60	317	7,2 *
KING & SCHRAMM 1976	brackig (Kieler Bucht)	15	Freilandmaterial (< 6 Tage Inkubation)	17,5	-	1,2-9,3
DÄBLER 1992	brackig (Kieler Bucht)	14-16	Freilandmaterial	-	-	3,3-3,6
ROHDE et al. 2008	brackig (Kieler Bucht)	-	Freilandmaterial (2 Monate Inkubation)	-	135 \pm 20,7	-
JOHANSSON & SNOEIJIS 2002	brackig (zentrale Ostsee)	6,5	Freilandmaterial (aus Maximaltiefe 2,5 m)	34	195	6,2 *
NYGÅRD & EKELUND 2006	brackig (Bottnischer Meerbusen)	5	Freilandmaterial (1 Woche Inkubation)	-	-	1,8-2,3 *

Die Analyse der Literatur belegte, dass die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen weitgehend denen anderer Studien entsprachen.

Der Lichtkompensationspunkt E_c lag gemittelt mit $22,4 (\pm 11,5) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aus den Laborexperimenten und $21,5 (\pm 12,0) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aus den Freilanduntersuchungen im Bereich dessen, was für *Fucus vesiculosus* aus der Kieler Bucht ($17,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; KING & SCHRAMM 1976) und von der schwedischen Ostküste ($34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; JOHANSSON & SNOEIJIS 2002) berichtet wurde.

Der Lichtsättigungspunkt der Photosynthese E_k wies mit durchschnittlich $117,3 \pm 18,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ zu Beginn der Freilanduntersuchungen einen ähnlichen Wert auf, wie der für die Kieler Bucht von ROHDE et al. (2008) bestimmte. Er lag jedoch deutlich unter den für die zentrale Ostsee als auch für den Skagerrak von JOHANSSON & SNOEIJIS (2002; 195 und $317 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ermittelten Wert und ebenfalls unter den von KANWISHER (1966; $540 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) für den Atlantik bestimmten Wert. Wobei zu berücksichtigen ist, dass *F. vesiculosus* außerhalb der Ostsee nur im Gezeitenbereich wächst und völlig anderen abiotischen und biotischen Faktoren

ausgesetzt ist als im Sublitoral der Ostsee. Auch ist im Vergleich der in Tab. 5 aufgezeigten Arbeiten untereinander eine allgemeine Abnahme des E_k mit abnehmender Salinität vom Atlantik zur Ostsee hin zu verzeichnen, die mit den Ergebnissen aus den eigenen Laborexperimenten übereinstimmt.

Die maximale Netto-Photosyntheseleistung der untersuchten Individuen lag ebenfalls größtenteils in dem Bereich der bei anderen Untersuchungen bestimmt wurde. Die Algen produzierten in den Laborexperimenten zwischen 3,0 und 3,75 mg O₂ TM⁻¹ h⁻¹ sowie, zu Ende der Freilanduntersuchungen, zwischen 4,6 und 9,0 mg O₂ TM⁻¹ h⁻¹; Werte, die mit den Angaben von KING & SCHRAMM (1976), DÄBLER (1992), JOHANSSON & SNOEIJIS (2002) und NYGÅRD & EKELUND (2006) übereinstimmen.

Ein wesentlicher Unterschied zwischen den in Tab. 5 aufgeführten Studien und den hier vorgestellten Ergebnissen sind jedoch zum einen die vergleichsweise hohe maximale Netto-Photosynthese zu Beginn der Freilanduntersuchungen, und zum anderen die niedrigen bzw. im Versuchsverlauf deutlich abnehmenden Werte des Lichtsättigungspunktes E_k bei den Tiefeninkubationen. Die hier bei Versuchsende erreichten $45 \pm 1,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ liegen deutlich niedriger als alle bislang publizierten Werte.

Auf der einen Seite belegen die hier ermittelten Werte klar die Fähigkeit zur Schwachlichtanpassung unter Freilandbedingungen, andererseits ist die starke Herabsetzung von P_{max} , die letztlich die Ursache für die Reduktion von E_k ist, mit einem starken Verlust an photosynthetischer Leistungsfähigkeit verbunden. Inwieweit hier eine Überkompensation vorliegt werden weitere Untersuchungen zeigen.

4.3 Hartsubstratverfügbarkeit

Von den vermuteten alternativen Ursachen für den Rückgang der Bestände konnte auch die Hartsubstratverfügbarkeit ausgeschlossen werden. KAREZ & SCHORIES (2005) diskutierten noch die Auswirkungen des durch die früher übliche Steinfischerei verursachten Hartsubstratmangels als möglichen Auslöser eines Makrophytenrückganges. Durch die Steinfischerei wurden im Zeitraum zwischen 1850 und 1970 mindestens 3,5 Mio. t Hartsubstrat entnommen (KAREZ & SCHORIES 2005) - zweifellos eine bedeutsame Reduktion der zur Verfügung stehenden Siedlungsfläche. Die im Zuge der Untersuchungen festgestellte Diskrepanz zwischen Substratverfügbarkeit und Substratbesiedelung mit *Fucus vesiculosus* macht jedoch deutlich, dass dieser Faktor als Ursache für den großflächigen Ausfall der Art keine Rolle spielt.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie belegen damit, dass weder Salinität, Licht oder Substrat als alleinige Faktoren die Tiefenverbreitung von *Fucus vesiculosus* an der deutschen Ostseeküste ausreichend erklären. Aus diesem Grund müssen neben bereits diskutierten Größen weitere Faktoren - die entweder alleine oder in Kombination wirken - für den Rückgang der *Fucus*-Bestände in Betracht gezogen werden.

4.4 Sedimentationsprozesse und Raumkonkurrenz

Innerhalb der Freilanduntersuchungen waren abiotische Faktoren wie die Sedimentation gerade in 3 m Tiefe von großer Bedeutung. Vor allem in den Monaten

Mai und Juni waren die Pflanzen durch Sand und Driftalgen so stark bedeckt, dass das Auffinden kaum, teilweise auch gar nicht möglich war. Dieser Zustand war jedoch nie von Dauer, so dass die Pflanzen in dieser Tiefenstufe über den Gesamtzeitraum gesehen genügend Licht zur Verfügung hatten; sowohl Photosynthese als auch Wachstum waren nachweisbar. Allerdings muss berücksichtigt werden, dass die Ablagerung von Driftalgen und Sediment auch den Ansiedlungserfolg von Keimlingen negativ beeinflusst. Zum einen wird der Raum zur Neuansiedlung begrenzt - letztlich ist nur die Hartsubstratoberfläche selbst geeignet, dem Keimling einen ausreichend stabilen Halt zu geben. Zum anderen haben Sedimenttyp sowie Sedimentchemie für sich selbst bereits Einfluss auf die Überlebensrate von bereits am Hartsubstrat angehafteten Zygoten (CHAPMAN & FLETCHER 2002).

Opportunistische Makroalgen können nicht nur als Epiphyten negativ auf *Fucus*-Bestände einwirken, sondern sind - wie auch die Miesmuschel *Mytilus edulis* - Raumkonkurrenten hinsichtlich des verfügbaren Hartsubstrates (BERGER et al. 2001, 2003, BERGSTRÖM et al. 2003, ERIKSSON & JOHANSSON 2003, ISÆUS et al. 2004). Wenn das vorhandene Substrat bereits durch schnellwüchsige Algen und Muscheln besiedelt ist, ist eine Ansiedelung der Zygoten von *Fucus vesiculosus* erschwert oder gar nicht mehr möglich.

4.5 Einfluss von Grazing

Aufgrund starken Grazings durch Isopoden der Gattung *Idotea* konnten im September 2007 nur noch Proben aus 9 m Tiefe entnommen werden, da die Versuchspflanzen in 6 m Tiefe bis auf die Mittelrippe abgefressen worden waren. Dieses Phänomen wurde z. B. auch in Finnland beobachtet: Dort gab es einen signifikanten Anstieg der *Idotea*-Population von weniger als 5 Individuen pro 100 g Trockenmasse *Fucus* im Jahr 1922 auf 504 (± 70) Individuen pro 100 g Trockenmasse *Fucus* im Jahr 1979 (HAAHELA 1981). *Idotea* ist in der Lage unter Sommerbedingungen bis zu maximal 30 mg Frischmasse *Fucus* pro Individuum und Tag zu fressen (KORHEINA 1981). Dies erklärt, dass die wenigen ausgesetzten Pflanzen innerhalb einer relativ kurzen Zeit „vernichtet“ wurden.

4.6 Reproduktion

Ein weiterer wichtiger Faktor für die Wiederbesiedlung ist die Gametenbildung bzw. -abgabe. Nur bei geringen Wasserbewegungen von $0,03 - 0,2 \text{ m s}^{-1}$ kommt es bei *F. vesiculosus* zur Gametenabgabe (SERRÃO et al. 1999; BERGER et al. 2003). Zusätzlich zeigen die Gameten nur eine geringe Lebensdauer von maximal zwei Stunden (SERRÃO et al. 1999) und einen maximalen Verbreitungsradius zwischen 2 m (SERRÃO et al. 1997) und 10 m (ERIKSSON & JOHANSSON 2003). Auch haben nach TORN et al. (2006) hohe Nährstoffkonzentrationen eine inhibitorische Wirkung auf die Sporenbesiedlung und deren Erstentwicklung. Zudem können Kontaminationen des Gewässers die Reproduktion beeinflussen. Schon kleinste Mengen ($2 \mu\text{g l}^{-1}$) organischer Verbindungen wie z. B. Erdöl können, wie STEELE (1977) und STEELE & HANISAK (1978) in Laborversuchen aufzeigten, sowohl die Abgabe der Gameten in das umgebende Wasser, als auch den Findungsprozess der Gameten erheblich behindern. Eine Kohlenwasserstoffkonzentration von $> 1 \mu\text{g l}^{-1}$ wird in der Ostsee als normal angesehen (RUDLING 1976). Es wurden jedoch bereits um vielfaches höhere

Werte gemessen (TERVO 1978, 1980). Daher kann ein schädigender Effekt auf die Reproduktion nicht ausgeschlossen werden. Adulte Pflanzen dagegen sind aufgrund ihrer äußeren Schleimschicht, die wahrscheinlich die Adhäsion des Öls verhindert, widerstandsfähiger gegen hohe Ölkonzentrationen (STEBBINGS 1970). Erstaunlich ist aber die Tatsache, dass momentan gerade in Hafenbecken und an Molen *Fucus*-Individuen gefunden werden und man sich fragen muss, wie es hier trotz hoher Ölbelastungen zu einer erfolgreichen Ansiedlung kommen kann.

Die Kombination der genannten limitierenden Kriterien könnten Ursachen der geringen Ausbreitungen von *F. vesiculosus* sein und sollte deshalb in weiteren Untersuchungen genauer betrachtet werden.

Danksagung

Die Arbeiten wurden im Rahmen des durch das BMBF geförderte Forschungsvorhaben „Erarbeitung eines ökologischen Gesamtansatzes für die Bewertung der Küstengewässer an der deutschen Ostseeküste entsprechend der Vorgaben der EU-WRRL“ (FKZ: 0330678) durchgeführt. Die umfangreichen Felduntersuchungen und zahlreichen Messungen im Labor waren nur durch die Unterstützung von Ronny Marquardt und Christian Porsche sowie zahlreichen Forschungstauchern der Universität Rostock möglich.

Literatur

- Bachor, A., 2005. Nährstoffeinträge in die Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns – eine Belastungsanalyse. Rostocker Meeresbiologische Beiträge 14: 17-32.
- Bäck, S. & A. Ruuskanen, 2000. Distribution and maximum growth depth of *Fucus vesiculosus* along the Gulf of Finland. Marine Biology 136: 303-307.
- Bauch, R., 1954. Biologisch-ökologische Studien an der Gattung *Fucus*. 1. Populationsdynamik der *Fucus*-Formen von Hiddensee. (Aus der Biologischen Forschungsanstalt Hiddensee der Universität Greifswald). 24 pp.
- Berger, R., T. Malm & L. Kautsky, 2001. Two reproductive strategies in Baltic *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae). European Journal of Phycology 36: 265-273.
- Berger, R., E. Henriksson, L. Kautsky & T. Malm, 2003. Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea. Aquatic Ecology 37: 1-11.
- Bergström, L., R. Berger & L. Kautsky, 2003. Negative direct effects of nutrient enrichment on the establishment of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. European Journal of Phycology 38: 41-46.
- Björkman, O., 1981. Responses to different quantum flux densities. In Lange, O. L., P. S. Nobel, C. B. Osmond & H. Ziegler (eds) Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12A: 57-107
- Black, H. J., 1978. Vegetationsdynamische Untersuchungen an epilithischen Algengemeinschaften im Sublitoral der westlichen Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der produktionsbiologischen Bestandsabschätzungen. Report Sonderforschungsbereich 95: Wechselwirkungen Meer-Meeressboden 44: 1-144.
- Chapman, A. S. & R. L. Fletcher, 2002. Differential effects of sediments on survival and growth of *Fucus serratus* embryos (Fucales, Phaeophyceae). Journal of Phycology 38: 894-903.
- Daßler, M., 1992. Vergleichende Untersuchungen zur Photosyntheseleistung und Nährstoffaufnahme bestandsbildender Makroalgen der westlichen Ostsee unter *in situ*-Bedingungen. Diplomarbeit Christian-Albrechts-Universität Kiel. 41 pp.
- Domin, A., H. Schubert, J. C. Krause & U. Schiewer, 2004. Modelling of pristine depth limits for macrophyte growth in the southern Baltic Sea. Hydrobiologia 514: 29-39.
- Eriksson, B. K. & G. Johansson, 2003. Sedimentation reduces recruitment success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. European Journal of Phycology 38: 217-222.
- Falkowski, P. G., 1980. Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In Falkowski, P. G. (ed) Primary production in the sea. Plenum Press, New York, 99-119.

- Fraude, H., 1906. Grund- und Plankton-Algen der Ostsee. Greifswald. 125 pp.
- Fürhaupter, K., H. Wilken, T. Berg & T. Meyer, 2006. Makrophytenmonitoring der inneren und äußeren Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns. 3. Praxistest einer Monitoringstrategie für die EU-Wasserrahmenrichtlinie. 141 pp.
- Fürhaupter, K., H. Wilken & T. Meyer, 2004-2005. Makrophytenmonitoring der inneren Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns. 1. und 2. Praxistest einer Monitoringstrategie für die EU-Wasserrahmenrichtlinie. MariLim, Abschlussberichte für das LUNG-MV, Güstrow.
- Gewässergütebericht, 2008. Gewässergütebericht Mecklenburg-Vorpommern 2003/2004/2005/2006: Ergebnisse der Güteüberwachung der Fließ-, Stand- und Küstengewässer und des Grundwassers in Mecklenburg-Vorpommern. Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern (ed). 204 pp.
- Haahtela, I., 1981. Probable reasons for the decline of the bladder wrack *Fucus vesiculosus* L. in SW Finland. Reports from the Department of Biology, University of Turku 2: 18-21.
- Hammer, A., R. Schumann & H. Schubert, 2002. Light and temperature acclimation of *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae): photosynthetic performance. Aquatic Microbiol Ecology 29: 287-296.
- Hoffmann, C., 1952. Über das Vorkommen und die Menge industriell verwertbarer Algen an der Ostseeküste Schleswig-Holsteins. Kieler Meeresforschungen 9: 5-14.
- Isæus, M., T. Malm, S. Persson & A. Svensson, 2004. Effects of filamentous algae and sediment on recruitment and survival of *Fucus serratus* (Phaeophyceae) juveniles in the eutrophic Baltic Sea. European Journal of Phycology 39: 301-307.
- Johansson, G. & P. Snoeijis, 2002. Macroalgal photosynthetic responses to light in relation to thallus morphology and depth zonation. Marine Ecology Progress Series 244: 63-72.
- Kanwisher, J. W., 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds. Some Contemporary Studies in Marine Sciences 1601: 407-420.
- Karez, R. & D. Schories, 2005. Stone extraction and its importance for the re-establishment of *Fucus vesiculosus* along its historical reported depths. Rostocker Meeresbiologische Beiträge 14: 95-107.
- Kautsky, H., 2007. Recovery of the Baltic Sea phytobenthic system - indications of long term change of environmental conditions. 6th Baltic Sea Science Congress, Rostock, Germany.
- King, R. J. & W. Schramm, 1976. Determination of photosynthetic rates for the marine algae *Fucus vesiculosus* and *Laminaria digitata*. Marine Biology 37: 209-213.
- Korheina, A. K., 1981. Environments and co-existence of *Idotea* species in the southern Baltic. Dissertation, Universität Lund, 101 pp.
- Kornas, J., E. Pancer & B. Brzyski, 1960. Studies of sea-bottom vegetation in the Bay of Gdansk of Rewa. Fragmenta Floristica et Geobotanica 6: 1-91.
- Krause-Jensen, D., T. M. Greve & K. Nielsen, 2005. Eelgrass as a bioindicator under the Water Framework Directive. Water Resources Management 19: 63-75.
- Krause-Jensen, D., S. Sagert, H. Schubert & C. Boström, 2008. Empirical relationships linking distribution and abundance of marine vegetation to eutrophication. Ecological Indicators 8: 515-529.
- Küster, A., R. Schaible & H. Schubert, 2004. Light acclimation of photosynthesis in three charophyte species. Aquatic Botany 79: 111-124.
- Lakowitz, K., 1929. Die Algenflora der gesamten Ostsee (ausschl. Diatomeen). Danzig. Herausgegeben vom West-preußischen Botanisch-Zoologischen Verein mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft. 474 pp.
- Magnus, P., 1873. Bericht an das Königliche Preussische Ministerium für die landwirtschaftlichen Angelegenheiten von der Kommission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere in Kiel. Berlin.
- Meyer, T., 1997. Der Makrophytenbestand der Ostseeküste Mecklenburg-Vorpommerns. Report 10204259 im Auftrag des Umweltbundesamtes und des Ministeriums für Bau, Landesentwicklung und Umwelt des Landes Mecklenburg-Vorpommern. 84 pp.
- Meyer, T. & K. Fürhaupter, 1997-2003. Bestandsaufnahme und Monitoring benthischer Lebensgemeinschaften des Sublitorals vor der Außenküste Mecklenburg-Vorpommerns. Teilvorhaben: Monitoring Makrophytobenthos. MariLim, Abschlussberichte für das LUNG-MV, Güstrow.

- Moss, B. L., 1950. Studies in the genus *Fucus*. II. The anatomical structure and chemical composition of receptacles of *Fucus vesiculosus* from three contrasting habitats. *Annals of Botany* 14: 395-410.
- Nielsen, R. & K. Dahl, 1992. Marine algae south of the island Verjo, the Samsø area, Denmark. *Acta Phytogeographica Suecica* 78: 111-116.
- Nygård, C. A. & N. G. A. Ekelund, 2006. Photosynthesis and UV-B tolerance of the marine alga *Fucus vesiculosus* at different sea water salinities. *Journal of Applied Phycology* 18: 461-467.
- Oertzen von, J. A., 1968. Untersuchungen über die Besiedlung der *Fucus*-vegetation der Gewässer um Hiddensee. *Z. Fischerei NF* 16: 253-277.
- Olesen, B., 1996. Regulation of light attenuation and eelgrass *Zostera marina* depth distribution in a Danish embayment. *Marine Ecology Progress Series* 134: 187-194.
- Olesen, B. & K. Sand-Jensen, 1993. Seasonal acclimatization of eelgrass *Zostera marina* growth to light. *Marine Ecology Progress Series* 94: 91-99.
- Overbeck, J., 1965. Die Meeresalgen und ihre Gesellschaften an den Küsten der Insel Hiddensee (Ostsee). *Botanica Marina* 8: 218-233.
- Pedersén, M. & P. Snoeijs, 2001. Patterns of macroalgal diversity, community composition and long-term changes along the Swedish west coast. *Hydrobiologia* 459: 83-102.
- Plötz, J., 1991. Effects of salinity and toxic heavy metals on oxygen release by *Fucus vesiculosus* L. *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 21 (Supplement): 283-290.
- Porra, R. J., W. A. Thompson & P. E. Kriedemann, 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta* 975: 384-394.
- Reinke, J., 1889. Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Antheils. Eine systematisch-pflanzengeographische Studie. Schmidt & Klaunig, Kiel. 101 pp.
- Reinke, J., 1897. Untersuchungen über den Pflanzenwuchs in der östlichen Ostsee. I. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (Kiel) NF II: 98-101.
- Reinke, J., 1899. Untersuchungen über den Pflanzenwuchs in der östlichen Ostsee. III. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (Kiel) NF 4: 208-212.
- Reinke, J., 1901. Untersuchungen über den Pflanzenbewuchs in der östlichen Ostsee. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Preußen. 5, 1-6.
- Richardson, K., J. Beardall & J. A. Raven, 1983. Adaptation of uni-cellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytologist* 93: 157-191
- Rohde, S., C. Hiebenthal, M. Wahl, R. Karez & K. Bischof, 2008. Decreased depth distribution of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Western Baltic: effects of light deficiency and epibionts on growth and photosynthesis. *European Journal of Phycology* 43: 143-150.
- Rudling, L., 1976. Oil pollution in the Baltic Sea: A chemical analytical search for monitoring methods National Swedish Environment Protection Board. SNV-PM 783. Stockholm, 80 pp.
- Sarnighausen, G., 1955. Die Besiedlung der *Fucus*-Zone der Kieler Bucht und westlichen Ostsee. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität Kiel, 247 pp.
- Schories, D., C. Pehlke & U. Selig, 2008. Depth distributions of *Fucus vesiculosus* L. and *Zostera marina* L. as classification parameters for implementing the European Water Framework Directive on the German Baltic coast. *Ecological Indicators*, doi 10.1016/j.ecolind.2008.08.010.
- Schories, D., U. Selig & H. Schubert, 2006. Küstengewässer-Klassifizierung deutsche Ostsee nach EU-WRRL. Teil A: Äußere Küstengewässer. Forschungsbericht. 187 pp.
- Schubert, H., S. Fulda & M. Hagemann, 1993. Effects of adaptation to different salt concentrations on photosynthesis and pigmentation of the cyanobacterium *Synechocystis* sp. PCC 6803. *Journal of Plant Physiology* 142: 291-295.
- Schubert, H. & D. Schories, 2008. Chapter 17: Macrophytobenthos. In Feistel, R., G. Nausch & N. Wasmund (eds) *State and Evolution of the Baltic Sea, 1952-2005. A detailed 50-Year survey of meteorology and climate, physics, chemistry, biology, and marine environment*. John Wiley & Sons. Inc.
- Schwarz, A. M., I. Hawes & C. Howard-Williams, 1999. Mechanisms underlying the decline and recovery of a characean community in fluctuating light in a large oligotrophic lake. *Australian Journal of Botany* 47: 325-336.

- Schwenke, H., 1964. Vegetation und Vegetationsbedingungen in der westlichen Ostsee (Kieler Bucht). *Kieler Meeresforschungen* 20: 157-168.
- Short, F. T., D. M. Burdick & J. E. Kaldy, 1995. Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography* 40: 740-749.
- Serrão, E. A., S. H. Brawley, J. Hedman, L. Kautsky & G. Samuelsson, 1999. Reproductive success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *Journal of Phycology* 35: 244-269.
- Serrão, E. A., L. Kautsky & S. H. Brawley, 1997. Distributional success of the marine seaweed *Fucus vesiculosus* L. in the brackish Baltic Sea correlates with osmotic capabilities of Baltic gametes. *Oecologia* 107: 1-12.
- Stebbing, N. E., 1970. Recovery of salt marsh in Brittany 16 months after heavy pollution by oil. *Environmental Pollution* 1: 163-167.
- Steele, R. L., 1977. Effects of certain petroleum products on reproduction and growth of zygotes and juvenile stages of the alga *Fucus edentatus* de la Pyl (Phaeophyceae: Fucales). In Hess, W. N. (ed) Fate and effects of petroleum hydrocarbons in marine ecosystems and organisms; Seattle, WA (USA); 10 Nov 1976.
- Steele, R. L. & M. D. Hanisak, 1978. Sensitivity of some brown algal reproductive stages to oil pollution. In Jensen, A. & J. R. Stein (eds) 9. Int. Seaweed Symposium; Santa Barbara, CA, USA; 20 Aug 1977
- Steinman, A. D., R. H. Meeker, A. J. Rodusky, W. P. Davis & S.-J. Wang, 1997. Ecological properties of charophytes in a large subtropical lake. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 781-793.
- Talling, J. F., 1957. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytologist* 56: 133-149.
- Tervo, V., 1978. Some preliminary results of the determination of oil by fluorescence spectroscopy in the Gulf of Bothnia and the Gulf of Finland. *Finnish Marine Research* 244: 215-218.
- Tervo, V., 1980. Petroleum hydrocarbon concentrations in the Baltic Sea water in 1978-1979 by fluorescence spectroscopy. In 12th Conference of Baltic Oceanography. Leningrad 14-17 Apr 1980. 8 pp. (Mimeograph)
- Torn, K., D. Krause-Jensen & G. Martin, 2006. Present and past depth distribution of bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Botany* 84: 53-62.
- Webb, W. L., M. Newton & D. Starr, 1974. Carbon Dioxide Exchange of *Alnus rubra*. A Mathematical Model. *Oecologia* 17: 281-291.