

Irmgard BLINDOW* & Jutta MEYER

*Biologische Station Hiddensee, Universität Greifswald, Biologenweg 15, 18565 Kloster
blindi@uni-greifswald.de

Submerse Makrophyten während Eutrophierung und Re-Mesotrophierung – ein Vergleich von inneren und äußeren Boddengewässern

Abstract

Coastal lagoons along the southern coast of the Baltic Sea differ in their connectivity to the open sea. The Darss-Zingster bodden chain has only a small opening to the open sea and a relatively high contribution of nutrient-rich freshwater to its total water regime. Here, eutrophication during 1960 to 1990 caused an increase in nutrient and chlorophyll concentrations and a decrease in Secchi depth as well as a severe decline of submerged macrophytes. Today, nutrient concentrations have declined, but the lagoon system is still turbid with high concentrations of chlorophyll and low cover of submerged macrophytes. The same development was observed in the Greifswalder Bodden in spite of the wide connection of this lagoon towards the open sea. Turbid conditions combined with a relatively high mean depth probably prevent a recovery of submerged vegetation after the re-mesotrophication. The Westrügensche Bodden area has only negligible direct freshwater influents and is highly connected towards the open sea. Though nutrient concentrations increased during eutrophication also in this lagoon system, the water remained clear, and densities of submerged vegetation were not affected. A shift in species composition from small, sensitive species such as charophytes to larger and more tolerant species such as *Potamogeton pectinatus* indicates some influence by eutrophication, which has not been reversed during the following period of re-mesotrophication.

Keywords: submerged macrophytes, eutrophication, re-mesotrophication, coastal lagoons

1 Einleitung

Bei zunehmender Eutrophierung verschiebt sich das Konkurrenzgleichgewicht zwischen aquatischen Primärproduzenten zum Phytoplankton hin auf Kosten der Submersvegetation, die bei einer kritischen Nährstoffbelastung kollabiert und daher ein wichtiger Umweltindikator für gute Gewässerqualität ist. Diese Zusammenhänge sind im Süßwasser schon früh und umfassend untersucht (z. B. PHILLIPS et al. 1978). Insbesondere in flachen Seen kann die Submersvegetation dichte Bestände mit hoher Biomasse ausbilden, die großen Einfluss auf ihre abiotische und biotische Umwelt ausüben. Durch eine Reihe von Rückkopplungsmechanismen verbessert die

Submersvegetation die Lichtverfügbarkeit und schafft so Bedingungen, durch die sie selbst begünstigt wird. Dieser stabilisierende Effekt führt dazu, dass Flachseen in zwei verschiedenen alternativen Gleichgewichtszuständen vorkommen können, einem Klarwasserstadium mit Dominanz von Submersvegetation und einem trüben Stadium mit Phytoplanktondominanz (BLINDOW et al. 1993, SCHEFFER et al. 1993).

Hohe Bestandsdichten erreichen auch Seegraswiesen im marinen Bereich. Der Einfluss dieser Makrophyten auf ihre Umgebung und ihre Bedeutung für Wasserbewegungen, Stofftransport und Nährstoffdynamik ist ebenfalls eingehend untersucht worden (FONSECA et al. 1982; EVRARD et al. 2005).

Als Brackwasserlebensraum ist die Ostsee im Übergangsbereich zwischen Süßwasser und dem marinen Bereich anzusiedeln. Im Küstenbereich gehen Süßwasserhabitate allmählich in die offene Ostsee über. Im nördlichen Bereich der Ostsee findet dieser Übergang nicht nur räumlich, sondern bedingt durch die Landhebung auch in einer zeitlichen Abfolge statt. Umfassende Untersuchungen aus Finnland und Schweden (MUNSTERHJELM 1997, 2005; ROSQVIST 2010; HANSEN 2010) belegen eine stark wechselnde Zusammensetzung der Submersvegetation in diesem Gradienten ebenso wie einen starken Einfluss dieser Vegetation auf ihre Umgebung. Es wird vermutet, dass Brackwasserlagunen der Ostsee alternative Gleichgewichtszustände ähnlich denen in Flachseen ausbilden können (ROSQVIST et al. 2001; DAHLGREN & KAUTSKY 2004). Im deutschen Küstenbereich ist die Submersvegetation in einzelnen Bereichen zwar gut untersucht worden, vor allem in der Darß-Zingster Boddenkette (DZBK). Obwohl auch hier ein allmählicher Übergang von inneren zu äußeren Küstengewässern besteht (z. B. SCHLUNGBAUM & BAUDLER 2001), sind die Zusammensetzung der Submersvegetation und der Einfluss dieser Vegetation auf ihre Umgebung in diesem Gradienten aber bisher nicht zusammenhängend beleuchtet worden.

Ebenso wie in der offenen Ostsee (KAUTSKY et al. 1986) hat zunehmende Eutrophierung im Küstenbereich zu einem starken Rückgang submerser Makrophyten geführt (PANKOW & WASMUND 1994; SCHIEWER 1998; SCHUBERT et al. 2003; MUNKES 2005; SELIG et al. 2007). Untersuchungen zum Stofftransport in den Küstengewässern (z. B. FEUERPFIL et al. 2004) berücksichtigen folglich nicht die Submersvegetation. Mit Rückgang der Nährstoffbelastung im deutschen Küstenbereich nach 1990 (LANDESAMT FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND GEOLOGIE MECKLENBURG-VORPOMMERN 2013) ist eine Erholung der Submersvegetation und daher ein quantitativer Einfluss dieser Vegetation auf die Stoffkreisläufe zu erwarten.

Unser Ziel ist es, die Verbreitung und Veränderung der Submersvegetation im Bereich zwischen Festland (Süßwasser) und der offenen Ostsee während der Eutrophierungsphase vor 1990 und nach der darauf folgenden Reduzierung der Nährstoffbelastung („Re-Mesotrophierung“) zu beschreiben, Faktoren aufzuzeigen, die diese Vegetation möglicherweise begrenzen sowie den Einfluss dieser Vegetation auf ihre Umgebung zu diskutieren. Wir vergleichen hier innere Küstengewässer mit mehr bzw. weniger starker Verbindung zur offenen Ostsee. Dabei bezeichnen wir als innere Bodden Gewässer, die durch eine einzige Öffnung mit Schwelle mit der offenen Ostsee verbunden sind und als äußere Bodden Gewässer mit zwei Öffnungen zur offenen Ostsee (Küstengewässer Typ Ib bzw. Typ II nach SCHLUNGBAUM & BAUDLER 2001).

In erster Linie werden hier die zwei Haupt-Untersuchungsgebiete des BACOSA-Projektes behandelt, nämlich die DZBK als Beispiel für ein inneres Boddengewässer und die Bodden östlich der Insel Hiddensee (Westrügensche Bodden) als Beispiel für

ein äußeres Boddengewässer. Der Greifswalder Bodden, ebenfalls ein äußeres Boddengewässer (SCHLUNGBAUM & BAUDLER 2001), wird zum Vergleich herangezogen (Abb. 1).



Abb. 1: Boddengewässer der südlichen Ostsee. Darß-Zingster Boddenkette (DZBK) mit Saaler Bodden (SB), Bodstedter Bodden (BoB), Barther Bodden (BaB) und Grabow (G); Westrügischen Bodden (WRB) mit Vitter Bodden (Vi) und Schaproder Bodden (Sp) sowie Greifswalder Bodden (GB).

2 Entwicklung von Wasserqualität und Submersvegetation in den drei Boddengewässern

2.1 Darß-Zingster Boddenkette

Die kaskadenartig aneinandergereihten Bodden der DZBK (Abb. 1) erfahren durch ihre jeweiligen Süßwasserzuflüsse und die abgestuften Austauschmöglichkeiten mit der Ostsee eine unterschiedlich starke Belastung durch Nährstoffe. Der Anteil des mittleren Ostseeeinstroms ($2,76 \cdot 10^9 \text{ m}^3/\text{a}$) am gesamten Wasserhaushalt der DZBK ist zwar erheblich größer als die mittlere Flusswasserzufuhr ($0,29 \cdot 10^9 \text{ m}^3/\text{a}$), aber relativ gesehen sind die Süßwasserzuflüsse in der DZBK erheblich höher als im Greifswalder Bodden und den Westrügischen Bodden (Tab. 1).

Nährstoff- und Chlorophyllkonzentrationen sind seit der Eutrophierungsphase erheblich höher als in den beiden anderen Gebieten, die Sichttiefe ist deutlich geringer (Tab. 2). Im Barther Bodden hat eine signifikante Reduzierung der Nährstoffkonzentrationen nach 1990 nicht zu einer Reduzierung der Chlorophyllkonzentrationen geführt, die Sichttiefe hat sich signifikant sogar weiter verringert (Tab. 2).

Ein massiver Rückgang der submersen Makrophyten trat in den westlichen Bodden in den 1970ern ein und erfolgte 1981 auch in den östlichen Bodden (SCHIEWER 1998). Zudem wurde eine allgemeine Dominanzablösung der Characeen (LINDNER 1975) vor allem durch *Potamogeton pectinatus* beobachtet (SCHIEWER et al. 1994).

Tab. 1: Hydrologische Charakterisierung der drei Boddengebiete. DZBK = Darß-Zingster Boddenkette. WRB = Westrügische Bodden mit Libben, Vitter Bodden, Schaproder Bodden, Kubitzer Bodden. GB = Greifswalder Bodden. Quellen: SCHUBERT et al. (2003), SCHLUNGBAUM & BAUDLER (2001).

	DZBK	WRB	GB
Fläche [km ²]	197	171	510
Volumen [10 ⁶ m ³]	397	300	2960
Mittlere Tiefe [m]	2,0	1,8	5,8
Einzugsgebiet [km ²]	1594	238	665
Wasserfläche : Einzugsgebiet	1:8	1:1	1:1,3
Süßwasserzufluss [10 ⁶ m ³ a ⁻¹]	290	-	106
OstseeEinstrom [10 ⁶ m ³ a ⁻¹]	2750	-	34419
Ausstrom [10 ⁶ m ³ a ⁻¹]	3020	-	34525
Wasseraustauschrate [x mal a ⁻¹]	0,13	-	0,08

Tab. 2: Mittelwerte für Sichttiefen und Konzentrationen von Chlorophyll a (Chl a) während der Sommermonate (Mai-September) sowie Jahresdurchschnittswerte für Gesamt-N (TN) und Gesamt-P (TP) für die verschiedene Boddengewässer während und nach der starken Eutrophierung. BaB = Barther Bodden (DZBK); GB = Greifswalder Bodden. Vi = Vitter Bodden (Westrügische Bodden). Quellen: LANDESAMT FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND GEOLOGIE MECKLENBURG-VORPOMMERN (2013) für die Stationen DB6 (BaB) und GB19 (GB) bzw. Daten des Landesamtes für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern für die Station RB2 (Vi). Statistischer Vergleich zwischen den beiden Perioden mit Mann-Kendall (BaB und GB) bzw. zweiseitigem t-Test (Vi). * = p < 0,05; ** = p < 0,01; *** = p < 0,001; n.s. = nicht signifikant. Daten für Vi existieren erst ab 1990; für Sommerwerte des Chlorophylls stehen für 1990 nur 3 Messwerte zur Verfügung (Mittelwert in Klammern).

	Sichttiefe [m]		Chl a [µg L ⁻¹]		TP [µMol L ⁻¹]		TN [µMol L ⁻¹]	
	1980-1990	2000-2010	1980 - 1990	2000-2010	1980 - 1990	2000-2010	1980 - 1990	2000-2010
BaB	0,5	0,4**	62	53 n.s.	4,4	3,0*	159	116*
GB	1,7	1,5**	13	13 n.s.	2,9	1,6***	68	37**
Vi	1,8	1,6 n.s.	(3,1)	8,2	2,0	1,2**	62	34***

Die Gesamtdeckung der Vegetation nimmt heute in den inneren beiden Bodden der DZBK (Saaler Bodden und Bodstedter Bodden) mit zunehmender Tiefe kontinuierlich ab. Während im Flachwasser bis etwa 50 cm Tiefe Deckungswerte bis etwa 70 % erreicht werden, kommen unterhalb von 1 m Wassertiefe nur noch sehr vereinzelt Submerspflanzen vor. Im Barther Bodden ist die Gesamtdeckung zwischen 20 und 40 cm etwas geringer als zwischen 50 und 80 cm, nimmt aber auch dort mit zunehmender Tiefe schnell ab. Lediglich im Grabow kommt bei 1,5 m Wassertiefe noch eine höhere Gesamtdeckung vor. Bei 2 m Wassertiefe sind jedoch auch hier nur noch vereinzelt Submerspflanzen anzutreffen (Abb. 2). Eine Auswertung von Herbarfunden belegt, dass vor 1900 hier der Bereich zwischen 2,3 und 2,9 m mit *Zostera marina* und *Tolypella nidifica* besiedelt war (BLÜMEL et al. 2002).

Chara spp. haben in allen vier Bodden ihre höchste Deckung im Flachwasser bis etwa 60 cm, wo sie in den inneren Bodden auch dominieren. Auch *Ruppia* sp. ist eher im Flachwasser anzutreffen, kommt im Saaler Bodden allerdings nur selten vor. *Potamogeton pectinatus* ist in allen vier Bodden häufig mit einem Schwerpunkt bei etwa 80-100 cm Wassertiefe. Nur in den inneren Bodden erreicht *Najas marina* größere Deckungen (Abb. 3).

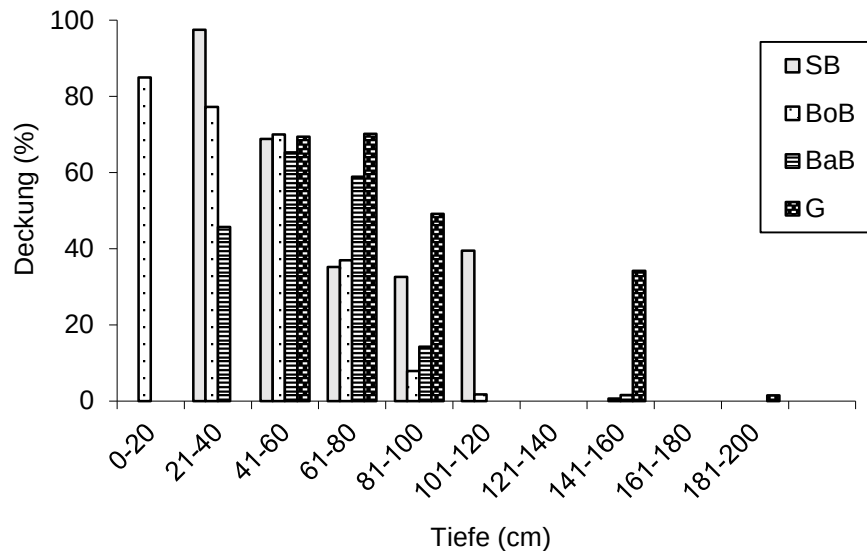


Abb. 2: Gesamtdeckung der submersen Vegetation in der DZBK 2001-2007. SB: Saaler Bodden, BoB: Bodstedter Bodden, BaB: Barther Bodden, G: Grabow. Quellen: Rohdaten aus SCHUBERT et al. (2003), RIELING et al. (2004).

2.2 Greifswalder Bodden

Nach der Eutrophierungsphase zwischen den 1950er und 1980er Jahren nahm die Sichttiefe im Greifswalder Bodden von vorher etwa 2 m (MUNKES 2005) stark ab. Die Nährstoffkonzentrationen (P und N) sanken zwar (TP von etwa $5 \mu\text{mol L}^{-1}$ 1985 auf etwa $3 \mu\text{mol L}^{-1}$ 1985 und danach weiter auf etwa $1,5 \mu\text{mol L}^{-1}$), nicht aber die starke Trübung (MUNKES 2005). Im Vergleich zu 1980-1990 wurde 2000-2010 sogar ein weiterer Rückgang der Sichttiefe verzeichnet (LANDESAMT FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND GEOLOGIE MECKLENBURG-VORPOMMERN 2013, Tab. 2). Das Phytoplankton ist im Sommer durch Cyanobakterien dominiert (MUNKES 2005).

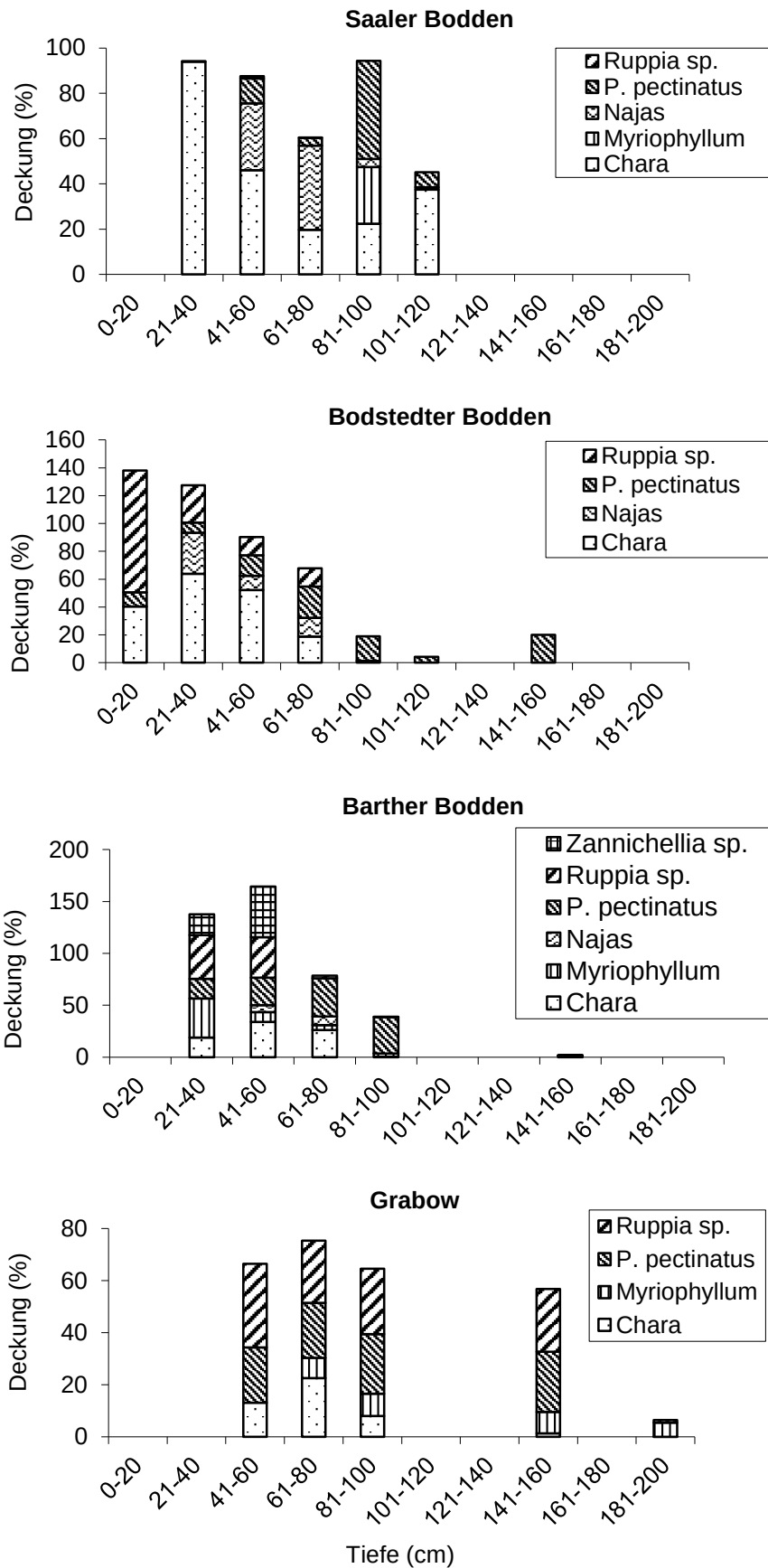


Abb.3: Artenverteilung der submersen Makrophyten in Abhängigkeit von der Wassertiefe in den einzelnen Bodden der DZBK 2001-2007. Quellen: Rohdaten aus SCHUBERT et al. (2003), RIELING et al. (2004).

1938 waren etwa 90 % der Bodenfläche des relativ tiefen (Tab. 1) Boddens mit Submersvegetation besiedelt, die eine UMG (Untere Makrophytengrenze) von 13 m erreichte. Eine Auswertung von Literatur und Herbarfunden belegt, dass *Zostera marina*, *Zannichellia* sp. sowie *Tolypella nidifica* und andere Characeen bis mindestens 5,4 m Tiefe dichte Bestände bildeten und nach unten von Rotalgen abgelöst wurden (BLÜMEL et al. 2002). Der Anstieg der Nährstoffkonzentrationen wurde von einem starken Rückgang der Submersvegetation vor allem aus den tieferen Bereichen des Boddens begleitet, 1988 waren noch etwa 10-23 % des Areals mit diesen Pflanzen besiedelt. Die Submersvegetation hatte sich bis 1998 nicht erholt und ist heute auf die Randzonen beschränkt (MUNKES 2005). Sie kann bis etwa 2 m Tiefe allerdings hohe Deckungswerte erreichen (SCHUBERT et al. 2003, RIELING et al. 2004, KERKOW 2014).

2.3 Westrügische Bodden

Verglichen mit der DZBK und vor allem mit dem Greifswalder Bodden sind die Westrügischen Bodden relativ flach (Tab. 1). Daten zur Wasserqualität aus dem Schaproder oder Vitter Bodden liegen uns für den Zeitraum vor 1990 nicht vor. Langzeitmessungen aus dem angrenzenden Libben, der Verbindung zwischen den Westrügischen Bodden und der offenen Ostsee, zeigen eine stetige Zunahme der DIN und SRP-Konzentrationen zwischen 1960 und 1989. Abgesehen von etwas geringeren Werten zwischen 1970 und 1980 war die Sichttiefe hier in diesem Zeitraum allerdings gleichbleibend hoch mit durchschnittlich etwa 6 m (HÜBEL et al. 1998). Im Vitter Bodden waren die Jahresdurchschnittswerte von TP und TN 1990 höher als 2000-2010. Keine Änderung erfolgte dagegen in den Sichttiefen (Tab. 2).

MÜLLER (1932) kartierte 1932 die Boddengewässer vor Hiddensee und beschrieb dabei die Submersvegetation semiquantitativ auf mehreren hundert Aufnahmeflächen. Ein Vergleich mit Vegetationsaufnahmen aus neuerer Zeit (FLÜGGE 2004; HENDRESCHKE 2009; DEWART 2010; KERKOW 2014, unveröffentlichte Daten) zeigt, dass sich die Gesamtdeckung der Vegetation in den letzten 80 Jahren kaum verändert hat. Im sehr flachen Wasser ist die Submersvegetation spärlich ausgebildet mit durchschnittlich etwa 30 % Gesamtdeckung und nimmt bis zu einer Tiefe von ca. 80-120 cm allmählich zu, hier erreicht sie durchschnittlich etwa 70 % Deckung. Diese hohe Gesamtdeckung wird mindestens bis zu einer Tiefe von 2,8 m (Maximaltiefe des Vitter Boddens) beibehalten (Abb. 4).

Im Gegensatz zur Gesamtdeckung änderte sich die Artzusammensetzung der Submersvegetation im Vitter und Schaproder Bodden seit den 1930er Jahren. *Chara* spp. kamen 1932 häufig vom sehr flachen Wasser bis etwa 2,2 m vor und dominierten zwischen etwa 80 und 160 cm Wassertiefe (MÜLLER 1932). Heute ist diese Gattung vor allem im Flachwasser anzutreffen mit Schwerpunkt um 50 cm Wassertiefe (Abb. 5). Sie ist zwar noch bis etwa 2 m Wassertiefe zu finden (DEWART 2010; S. DAHLKE pers. Mitt.), aber nur sehr vereinzelt. *Zostera marina* kam in größeren Mengen 1932 erst ab ca. 2,5 m Wassertiefe vor und reichte bis mindestens 6 m (MÜLLER 1932). Heute ist diese Art ab etwa 1,5 m Wassertiefe häufig und unterhalb von 2 m bis mindestens 3 m die dominierende Art (Abb. 5). MÜLLER (1932) hatte anscheinend schmalblättrige Phanerogamen wie *Ruppia* spp., *Potamogeton pectinatus* sowie *Zannichellia* spp. pauschal als „*Potamogeton filiformis*“ bestimmt. KÜNZENBACH (1955/56) und OVERBECK (1965) geben aber an, dass *Ruppia* spp. vor allem im Flachwasser vorkamen und dass *Potamogeton pectinatus* zwischen etwa 1,5 und 4 m die dominierende Art war. Auch

heute gehören *Ruppia* spp. im Flachwasser bis etwa 1 m Wassertiefe zu den dominierenden Arten. *Potamogeton pectinatus* ist allerdings heute mit einem Verbreitungsschwerpunkt zwischen etwa 100 und 150 cm Tiefe deutlich flacher anzutreffen. *Fucus vesiculosus* bildet in den Boddengewässern stellenweise dichte, niedrige Matten aus, die dem Sediment aufliegen (MÜLLER 1932; KERKOW 2014). Während solche Matten früher anscheinend häufig bis über 2 m Wassertiefe vorkamen (MÜLLER 1932; OVERBECK 1965), sind sie heute vor allem auf den Bereich bis etwa 1 m Wassertiefe begrenzt. 1932 kam auch *Fucus serratus* häufig vor (MÜLLER 1932), diese Art ist heute nur an der Außenküste Hiddensees anzutreffen (S. DAHLKE pers. Mitt.). Starke Bestandsschwankungen wies *Tolypella nidifica* in den Bodden vor Hiddensee auf. MÜLLER (1932) konnte sie auf seinen etwa 90 Aufnahmeflächen nicht nachweisen, sondern nur an drei Stellen im Rassower Strom und Breetzer Bodden (Nordrügensche Bodden) zwischen 3,8 und 4,6 m Tiefe. Laut KÜNZENBACH (1955/56) war sie in den Hiddenseer Bodden häufig und bildete stellenweise dichte Bestände, allerdings begrenzt auf Wassertiefen über 1,5 m. Nach OVERBECK (1965) kam sie nur vereinzelt vor zwischen 1,5 und 4 m Tiefe vor, bildete aber an diesen Stellen dichte Bestände. Heute werden nur einzelne Pflanzen in den Hiddenseer Bodden gefunden, meist im Flachwasser. Oosporen dieser Art sind heute im Diasporenreservoir der Bodden ausgesprochen häufig in tieferen Bereichen (FLÜGGE 2004; HENDRESCHKE 2009).

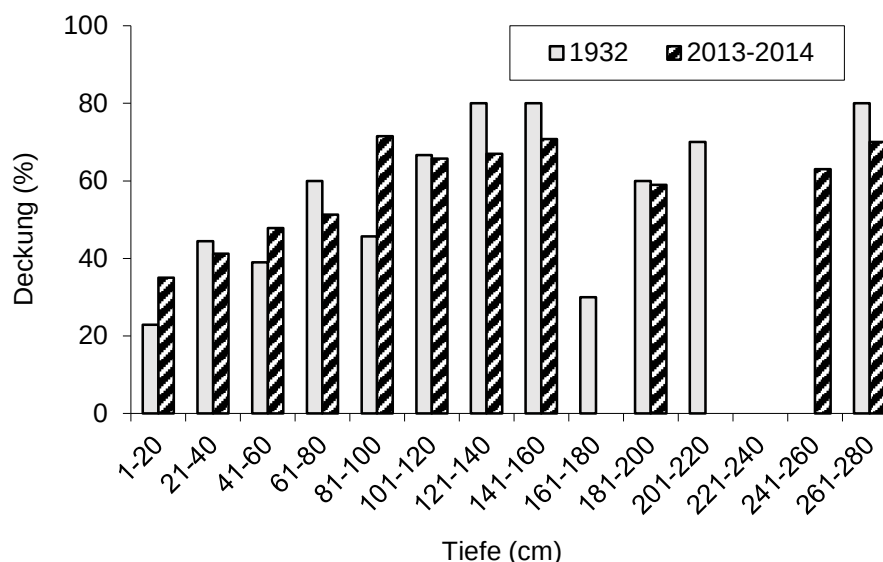


Abb. 4. Gesamtdeckung der submersen Vegetation in den Boddengewässern vor Hiddensee (Vitter und Schaproder Bodden). Die semiquantitativen Angaben von Müller (1932) wurden dabei in geschätzte quantitative Deckungsgrade umgewandelt. Dies erlaubt einen direkten Vergleich zwischen den Tiefenzonen, Abweichungen zur Einteilung von 2013-2014 sind denkbar. 2013-2014: Kombination aus quantitativen und semiquantitativen Daten zur Gesamtdeckung aus FLÜGGE (2004), HENDRESCHKE (2009), DEWART (2010), KERKOW (2014) und BLINDOW et al. (in prep.).

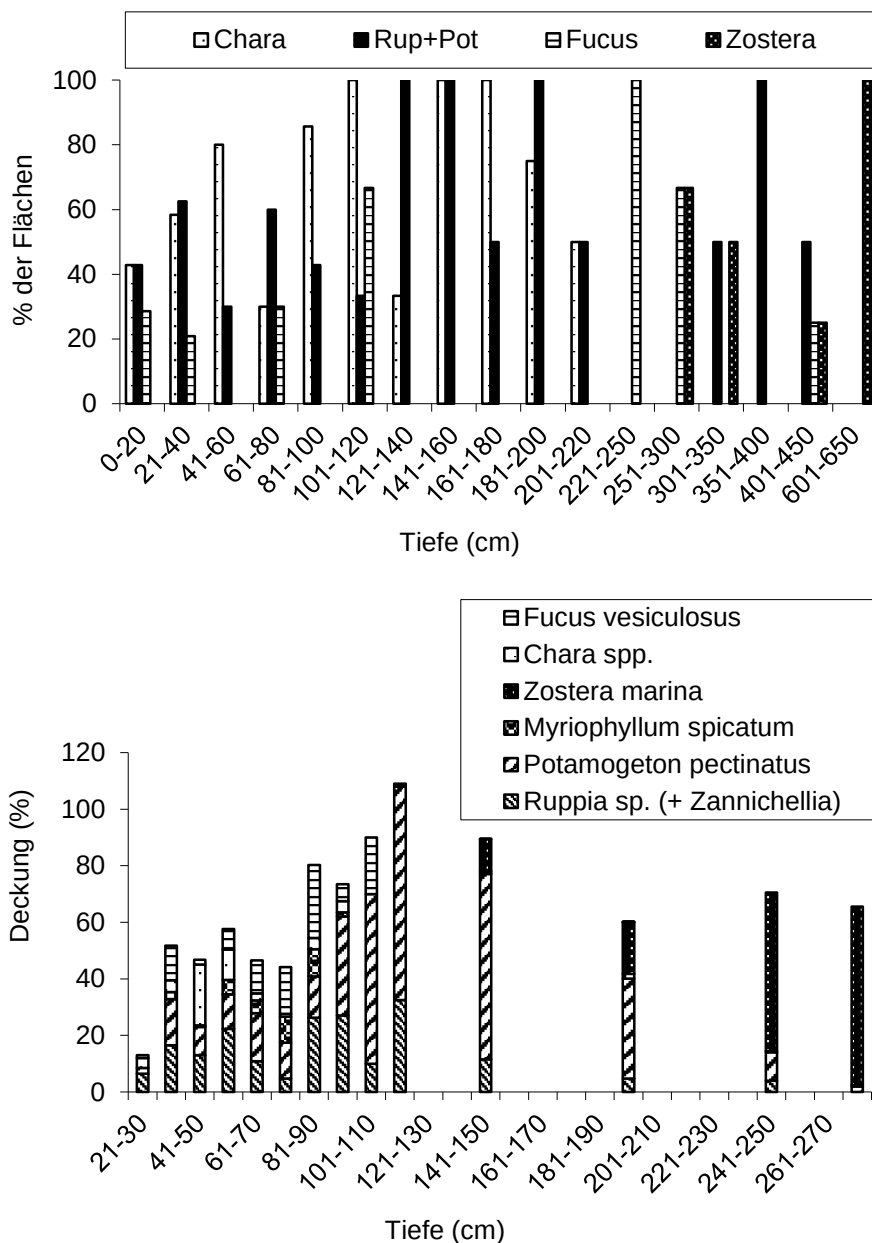


Abb. 5. Artenverteilung der Submersvegetation in Abhängigkeit von der Wassertiefe in den Westrügenschens Boddengewässern.
 Oben: Prozentzahl der Flächen mit Dominanz der betreffenden Art 1932. „Rup+Pot“: *Potamogeton pectinatus* und *Ruppia* spp. kombiniert. Daten aus MÜLLER (1932).
 Unten: Durchschnittliche Deckungsgrade der häufigsten submersen Makrophyten in der Griebener Bucht und angrenzendem Vitter Bodden, 2003-2013. Daten aus FLÜGGE (2004), HENDRESCHKE (2009), DEWART (2010), KERKOW (2014).

3 Diskussion

3.1 Darß-Zingster Boddenkette

Seit den 1990ern ist der P-Eintrag durch Zuflüsse gleichbleibend niedrig (LANDESAMT FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND GEOLOGIE MECKLENBURG-VORPOMMERN 1990-2006) und variiert nur durch Niederschläge. In der Wassersäule der Boddenkette ist heute die Konzentrationen von TP unterdurchschnittlich und von Phosphat sehr

gering und oft sogar an der Nachweisgrenze (LANDESAMT FÜR UMWELT, NATURSCHUTZ UND GEOLOGIE MECKLENBURG-VORPOMMERN 2013). Trotz dieser Reduzierung der Nährstoffbelastung hat sich die Trübung in der DZBK allerdings kaum verringert (SCHUMANN & KARSTEN 2006). Dafür sind vermutlich mehrere Faktoren verantwortlich. Nur etwa 7-70 % der Trübung wird durch Phytoplankton bzw. Chlorophyll verursacht (LUFT 2012, unveröffentlichte Daten), was auf einen starken Einfluss windinduzierter Resuspension für die Lichtverfügbarkeit in diesen flachen, windexponierten Boddengewässern schließen lässt. Darüber hinaus sind die Chlorophyllkonzentrationen im Verhältnis zum in der Wassersäule verfügbaren Phosphor ungewöhnlich hoch (BERTHOLD 2013) ebenso wie das C:P-Verhältnis des Sestons (SCHUMANN pers. Mitt.). Dies lässt auf eine starke Phosphorlimitierung des Phytoplanktons schließen (SCHUMANN & SCHIEWER 2008; SCHUMANN et al. 2009) und vermuten, dass Wachstumsraten und Mortalität (in erster Linie durch Beweidung) des Phytoplanktons gering sind. Seit Beginn der 1990er Jahre wird das Phytoplankton, was vorher zumindest im Frühjahr einen hohen Diatomeenanteil aufwies (WASMUND & BÖRNER 1992), immer stärker durch Cyanobakterien dominiert (SCHIEWER et al. 1994; SCHUMANN & KARSTEN 2006; SCHUMANN & SCHIEWER 2008), welche ein verhältnismäßig geringes N:P-Verhältnis haben (HILLEBRAND et al. 2013) und aufgrund ihrer stark ausgebildeten Schleimhüllen möglicherweise kaum von Flagellaten, Ciliaten und Makrozooplankton gefressen werden (SCHUMANN pers. Mitt.).

Starke Trübung in Kombination mit im Tiefengradienten schnell abnehmenden Biomassen und Deckungswerten der submersen Makrophyten deuten darauf hin, dass diese Vegetation in erster Linie durch Licht begrenzt wird (PORSCHKE et al. 2008). Umgekehrt ist die Vegetation aufgrund ihrer geringen Biomasse und Ausdehnung nicht in der Lage, die Wasserbewegungen zu reduzieren oder dem Zooplankton ein wirksames Refugium vor Prädation durch Fische zu bieten. Eine positive Rückkopplung zwischen submersen Makrophyten und Lichtverfügbarkeit kommt daher nicht zustande.

3.2 Greifswalder Bodden

Der Greifswalder Bodden hat ebenso wie die Westrügensch Boddengewässer einen hohen Wasseraustausch mit der offenen Ostsee, aber auch reichlich Zuflüsse vom Festland her. Die Entwicklung und die heutigen Zustände in diesem Gewässer gleichen stark denen in der DZBK. Auch hier hat nach Reduzierung der Nährstoffbelastung bisher keine Verbesserung der Sichttiefe stattgefunden. Dies in Kombination mit der relativ großen Tiefe des Gewässers erklärt, warum die Submersvegetation auch heute noch auf die Randzonen begrenzt ist. Ein hoher Cyanobakterienanteil im Phytoplankton deutet darauf hin, dass auch hier beweidungsresistente Formen dominieren und dass eine wirksame top-down-Kontrolle des Phytoplanktons nicht gegeben ist.

3.3 Westrügensch Bodden

Während der starken Eutrophierung stiegen auch in den Westrügensch Bodden die Nährstoffkonzentrationen in der Wassersäule an (HÜBEL et al. 1998). Die absoluten Konzentrationen an Stickstoff und Phosphor waren und sind in diesem Küstengewässer, was nur geringe Wasserzufuhr von der Küste her hat (SCHLUNGBAUM

& BAUDLER 2001), aber weit geringer als in der DZBK und die Sichttiefen sind verhältnismäßig hoch. Da dieser Boddenbereich zudem relativ flach ist, ist hier während der Eutrophierungsphase vermutlich kein Rückgang der Submersvegetation erfolgt. Die Gesamtdeckung dieser Vegetation im Tiefengradienten ist heute erstaunlich ähnlich der in den 1930er Jahren (MÜLLER 1932). In beiden Zeiträumen erreicht die Submersvegetation ihre maximale Deckung erst bei etwa 1 m Wassertiefe und behält diese bis mindestens 3 m. Allerdings hat eine Veränderung in der Artenzusammensetzung zugunsten großer und auf Kosten kleinerer Arten stattgefunden. So verdrängte *Zostera marina* in den tieferen Bereichen vermutlich *Tolypella nidifica*, die dort zeitweise häufig war und breitete sich zudem in flachere Bereiche hin aus, wo sie *Potamogeton pectinatus* verdrängte. Im Tiefenbereich zwischen 1 und 1,5 m Tiefe wurden *Chara* spp. sowohl durch *Potamogeton pectinatus* als auch *Ruppia* spp. verdrängt. Dieser Rückgang der Characeen kann auf Eutrophierung zurückgeführt werden. Sowohl in Flachseen (BLINDOW 1992; SAND-JENSEN et al. 2008) als auch in Flachwasserbereichen der Ostsee (BLINDOW 2000; HANSEN & SNICKARS 2014) werden diese Pflanzen schon bei mäßiger Eutrophierung durch Phanerogamen wie z.B. *Potamogeton pectinatus* verdrängt.

Die geringere Gesamtdeckung und starke Schwankungen in der Artenzusammensetzung zwischen einzelnen Jahren (DEWART 2010) lassen vermuten, dass die Vegetation im Flachwasserbereich durch Störungen wie mechanische Belastung durch Wellen, Eis sowie die gelegentlich auftretenden starken Wasserstandsschwankungen bei Ein- und Ausstromsituationen begrenzt ist. Die Zunahme der Submersvegetation mit zunehmender Tiefe deutet in Kombination mit der geringen Trübung darauf hin, dass Licht auch in den tieferen Bereichen der relativ flachen Westrügenschens Bodden kein begrenzender Faktor für die Submersvegetation ist. Auch wenn es auf den ersten Blick so erscheinen mag, dass hier „die Welt in Ordnung“ ist, hat die Eutrophierung im Küstenbereich ihre Spuren hinterlassen. Die Verschiebung in der Artenzusammensetzung von eutrophierungssensiblen zu eutrophierungstoleranten Arten ist ein Frühwarnsignal und deutet darauf hin, dass eine weitere Belastung auch hier zu einem Rückgang der Submersvegetation führen kann.

4 Schlussfolgerungen

Bedingt durch starke Rückkopplungsmechanismen ist der Zusammenhang zwischen Submersvegetation und Nährstoffen bzw. Licht nicht linear. Daher ist es schwierig, den Effekt von Umweltveränderungen wie Eutrophierung und Re-Mesotrophierung auf diese Vegetation vorauszusagen. Bei Erreichen einer kritischen Trübung verschwindet die submerse Vegetation oft vollständig in sehr kurzem Zeitraum, wie es auch für die DZBK beobachtet wurde (SCHIEWER 1998). In der Nähe dieses „tipping points“ (SCHEFFER et al. 1993) können also bereits kleine Umweltveränderungen einen großen Effekt auf die Submersvegetation ausüben. Umgekehrt kann Submersvegetation bei ausreichend hoher Biomasse negative externe Einflüsse lange „abpuffern“ und einen hohen Einfluss auf ihre Umgebung nehmen. In keinem der untersuchten Boddengewässer ist allerdings die Voraussetzung für eine solche „Schlüsselrolle“ der Submersvegetation heute gegeben. In der DZBK und im Greifswalder Bodden besiedelt die Submersvegetation einen viel zu geringen Anteil der Gewässerfläche. In den Boddengewässern vor Hiddensee erreicht die Submersvegetation zwar eine hohe flächige Ausbreitung, ihre

Biomasse ist aber nahe der Sedimentoberfläche konzentriert. Die PVI-Werte, also der Volumenanteil der Wassersäule, der durch die Vegetation besiedelt wird, sind daher durchschnittlich weit geringer als 15-20 % (KERKOW 2014), was für Flachseen als Schwellenwert für starke Rückkopplungen durch Submersvegetation angesehen wird (SCHRIVER et al. 1995). Ein signifikanter Zusammenhang zwischen Dichte der Submersvegetation auf der einen und Lichtattenuation bzw. Konzentrationen von suspendiertem Material, Chlorophyll und Nährstoffen auf der anderen Seite konnte daher nicht nachgewiesen werden (KAFKA 2014; LINDNER 2014). Zeitweise sind aber die Biomasse des Zooplanktons und damit der Beweidungsdruck auf das Phytoplankton auf Flächen mit dichter Vegetation größer als auf Flächen mit spärlicher Vegetation (NAWKA 2014), was potentiell zu einer Stabilisierung der Klarwasserbedingungen dieser Boddenregion führen kann.

Die DZBK und der Greifswalder Bodden hatten früher eine gut entwickelte Submersvegetation, die allerdings während der Eutrophierungsphase stark zurückgegangen ist und sich bis heute trotz Reduzierung der Nährstoffbelastung nicht erholt hat. MUNKE (2005) nimmt an, dass im Greifswalder Bodden ein Rückgang zum Klarwasserstadium nicht erfolgt, weil die Trübung noch weit über dem kritischen Wert liegt, der eine erneute Ausbreitung von Submersvegetation zulässt (vgl. Hysteresis-Diagramm, SCHEFFER et al. 1993, Fig. 4). Dies kann auch auf die DZBK zutreffen. Hier ist entweder eine weitere starke Reduzierung der Nährstoffbelastung oder aber die Einwirkung eines ausreichend starken „triggering factors“ nötig, um das Ökosystem wieder in Bedingungen mit klarem Wasser und reichlicher Submersvegetation zurückzuführen. Ein solches Klarwasserstadium in den Flachgewässern entlang der deutschen Ostseeküste könnte durch effiziente Rückkopplungsmechanismen für die Wasserqualität negative Einflüsse wie vorübergehende Nährstoffbelastungen oder Sedimentfrachten abpuffern und so zu einer Verbesserung der Umweltbedingungen in der offenen Ostsee beitragen.

Danksagung

Wir danken Rhena Schumann für gute Kommentare zum Manuskript.

Literatur

- Berthold, M., 2013. Phosphorverfügbarkeit für Phytoplankton in der Darß-Zingster Boddenkette. Masterarbeit. Universität Rostock
- Blindow, I., 1992. Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwater Biology*, 28: 9-14.
- Blindow, I., 2000. Distribution of charophytes along the Swedish coast in relation to salinity and eutrophication. *International Review of Hydrobiology*, 85: 707-717.
- Blindow, I., G. Andersson, A. Hargeby & S. Johansson, 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology*, 30, 159–167.
- Blümel, C. A. Domin, J.C. Krause, M. Schubert, U. Schiewer & H. Schubert, 2002. Der historische Makrophytenbewuchs der inneren Gewässer der deutschen Ostseeküste. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 10: 5-111.
- Dahlgren, S. & L. Kautsky, 2004. Can different vegetative states in shallow coastal bays of the Baltic Sea be linked to internal nutrient levels and external nutrient load? *Hydrobiologia*, 514: 249–258.
- Dewart, A., 2010. Interannuelle Variation des Diasporenreservoirs und der submersen Makrophyten in den Boddengewässern Hiddensees. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.

- Evrard, V., W. Kiswara, T.J. Bouma & J.J. Middelburg, 2005. Nutrient dynamics of seagrass ecosystems: N-15 evidence for the importance of particulate organic matter and root systems. *Marine Ecology Progress Series*, 295: 49-55.
- Feuerpfeil, P. T. Rieling, S. Estrum-Yousef, J. Dehmlow, T. Papenfuß, A. Schoor, U. Schiewer & H. Schubert, 2004. Carbon budget and pelagic community composition at two coastal areas different in their degree of eutrophication in the southern Baltic Sea. *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*, 61:89-100
- Fonseca, M.S., J.S. Fisher, J.C. Zieman & G.W. Thayer, 1982. Influence of the seagrass, *Zostera marina* (L.), on current flow. *Estuarine Coastal and Shelf Sciences*, 15: 351-358.
- Flügge, S., 2004. Aktuelle Situation und Besiedlungspotential der submersen Vegetation in den Boddengewässern bei Hiddensee. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.
- Hansen, J. P., 2010. Effects of morphometric isolation and vegetation on the macroinvertebrate community in shallow Baltic Sea land-uplift bays. Doctoral thesis. Department of Botany, Stockholm University.
- Hansen, J.P. & M. Snickars, 2014. Applying macrophyte community indicators to assess anthropogenic pressures on shallow soft bottoms. *Hydrobiologia*, 738: 171-189.
- Hendreschke, M., 2009. Aktuelle Situation und Diasporenreservoir submerser Makrophyten in der Griebener Bucht bei Hiddensee. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.
- Hillebrand, H., G. Steinert, M. Moersma, A. Malzahn, C.L. Meunier, C. Plum & R. Ptacnik, 2013. Goldman revisited: Faster-growing phytoplankton has lower N : P and lower stoichiometric flexibility. *Limnology & Oceanography*, 58: 2076-2088.
- Hübel, H., C. Wolff & L.-A. Meyer-Reil, 1998. Salinity, inorganic nutrients and primary production in a shallow coastal inlet in the southern Baltic Sea (Nordreugensche Bodden). Results from long-term observations (1960-1989). *International Review of Hydrobiology*, 83: 479-499.
- Kautsky, N., H. Kautsky, U. Kautsky & M. Waern, 1986. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940s indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 28: 1–8.
- Kafka, M., 2014. Interaktionen zwischen suspendiertem Material und submersen Makrophyten in flachen Küstengewässern der südlichen und westlichen Ostsee. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.
- Kerkow, A., 2014. Zusammenhang zwischen Makrophytobenthos und Sedimentstruktur in flachen Küstengewässern der deutschen Ostsee. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.
- Künzenbach, R., 1955/56. Über die Algenvegetation der Ostsee und der Boddengewässer um Hiddensee (Ostsee). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Greifswald, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, 5/6: 373-388.
- Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern, 1990-2006. Gewässergüteberichte Mecklenburg-Vorpommern. Güstrow
- Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern, 2013. Zur Entwicklung und zum Stand der Nährstoffbelastung der Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns. Güstrow.
- Lindner, A., 1975. Katalog der submersen Makrophyten in der Boddenkette südlich des Darß und des Zingst unter besonderer Berücksichtigung der Autökologie produktionsbiologisch wichtiger Spezies. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Rostock, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe*, 24: 735-742.
- Lindner, C., 2014. Wechselwirkungen zwischen Phytoplankton, Nährstoffen und Submersvegetation an der deutschen Ostseeküste. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.
- Luft, P., 2012. Attenuation und spektrales Unterwasserlichtklima im Gradienten der Darß-Zingster Boddenkette. B.Sc.-Arbeit, Universität Rostock.
- Müller, C., 1932. Die Großalgenflora an den Küsten von Hiddensee in ihrer Beziehung zu Boden, Wassertiefe und Salzgehalt. Universität Greifswald.
- Munkes, B., 2005. Eutrophication, phase shift, the delay and the potential return in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea. *Aquatic Sciences*, 67: 372-381.
- Munsterhjelm, R., 1997. The aquatic macrophyte vegetation of flads and gloes, S coast of Finland. *Acta Botanica Fennica*, 157: 1–68.

- Munsterhjelm, R., 2005. Natural succession and human-induced changes in the soft-bottom macrovegetation of shallow brackish bays on the southern coast of Finland. Doctoral Thesis, University of Helsinki, Finland.
- Nawka, B., 2014. Interaktionen zwischen Zooplankton und submersen Makrophyten in den Boddengewässern vor Hiddensee. Diplomarbeit, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald.
- Overbeck, J., 1965. Die Meeresalgen und ihre Gesellschaften an den Küsten der Insel Hiddensee (Ostsee). *Botanica Marina*, 8: 218-233.
- Pankow, H & N. Wasmund, 1994. Produktionsbiologie und Soziologie des Makro- und Mikrophytobenthos der Darß-Zingster Boddenkette. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 2: 61-68.
- Phillips, G.L, D. Eminson & B. Moss, 1978. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany*, 4: 103–126.
- Porsche, C., H. Schubert & U. Selig, 2008. Rezente Verbreitung submerser Makrophyten in den inneren Küstengewässern der deutschen Ostseeküste. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*. 20. 109–122.
- Rieling, T., M. Schubert & H. Schubert, 2004. Entwicklung eines Monitoringschemas für die Außenbereiche der deutschen Ostseeküste – Makrophytobenthos. Forschungsbericht im Auftrag des LANU-SH und LUNG-MV. Rostock. 54 pp.
- Rosqvist, K., 2010. Distribution and role of macrophytes in coastal lagoons: Implications of critical shifts. Doctoral Thesis, University of Åbo, Finland.
- Rosqvist, K., J. Mattila, A. Sandstrom, M. Snickars & M. Westerborn, 2010. Regime shifts in vegetation composition of Baltic Sea coastal lagoons. *Aquatic Botany*, 93: 39-46.
- Sand-Jensen, K., N.L. Petersen, I. Thorsgaard, B. Moeslund, J. Borum & K.P. Brodersen, 2008. 100 years of vegetation decline and recovery in Lake Fure, Denmark. *Journal of Ecology*, 96: 260-271.
- Scheffer, M., S.H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 275-279.
- Schiewer, U., R. Schumann, R. Heerkloss & G. Klinkenberg, 1994. Hypertrophierung der Darß-Zingster Boddenkette - Struktur- und Funktionsveränderungen im Plankton. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 2: 149–177.
- Schiewer, U., 1998. 30 years eutrophication in shallow brackish waters - lessons to be learned. *Hydrobiologia*, 363: 73-79.
- Schriver, P., P. Bøgestrand, E. Jeppesen & M. Søndergaard, 1995. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton-phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology*, 33: 255-270.
- Schubert, H. C. Blümel, A. Eggert, T. Rieling, M. Schubert & U. Selig, 2003. Entwicklung von leitbildorientierten Bewertungsgrundlagen für innere Küstengewässer der deutschen Ostseeküste nach der EU-WRRL. BMBF Forschungsbericht FKZ 0330014, Rostock. (www.biologie.uni-rostock.de/oekologie/archives/Endbericht_ELBO.pdf).
- Schlungbaum, G. & H. Baudler, 2001. Die Vielfalt innerer Küstengewässer an der südlichen Ostsee – eine Übersicht von der Flensburger Förde bis zum Kurischen Haff. Teil 1: Entwicklungsgeschichte, Morphologie, Hydrologie und Hydrographie. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 8: 5-61.
- Schumann, R. & U. Karsten, 2006. Phytoplankton im Zingster Strom der Darß-Zingster Boddenkette - 13 Jahre Remesotrophierung. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 16: 47–59.
- Schumann, R. & U. Schiewer, 2008. Potentielle Nährstofflimitation des Pico- und Nanophytoplanktons im Zingster Strom der Darß-Zingster Boddenkette - Minikosmen. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 19: 149–167.
- Schumann, R., A. Schoor & H. Schubert, 2009. Fine resolution of primary production and its limitation in phytoplankton in phytoplankton communities of the Darss-Zingst bodden chain, a coastal lagoon of the Southern Baltic Sea. *Baltic Coastal Zone*, 13:97-125.
- Selig, U., D. Schories, A. Eggert, M. Schubert, C. Blümel & H. Schubert, 2007. Ecological classification of macroalgae and angiosperm communities of inner coastal waters in the southern Baltic Sea. *Ecological Indicators*, 7: 665-678.
- Wasmund, N. & R. Börner, 1992. Phytoplanktonentwicklung in der Darß-Zingster Boddenkette. *Wasser und Boden*, 44: 643-647.