

Maximilian Berthold¹ & Rhena Schumann¹

¹ Universität Rostock, Institut für Biowissenschaften, Biologische Station Zingst, Mühlenstraße 27, 18374 Zingst

maximilian.berthold@uni-rostock.de

Die Produktionssteuerung innerer Küstengewässer durch Nährstoff- und Fraßmanipulation



Mesokosmosexperimente zur Auswirkung der Makrophytenbesiedlung auf die Phosphorflüsse vom Sediment in die Wassersäule (Kirrbucht, 2011).

Innere Küstengewässer sind komplexe Ökosysteme, welche durch dynamisch wechselnde Umweltfaktoren wie z. B. Süß- und Salzwasser, Licht und Nährstoffe beeinflusst werden. Damit lassen sich Ursachen und Wirkungen innerhalb des vorhandenen ökologischen Zustands nicht immer auf einen Faktor zurückführen. Ein verbessertes Systemverständnis ist daher notwendig, um mögliche Restaurationsbemühungen und Ökosystemleistungen bestimmen zu können. Dafür wurden zwei Ansätze verfolgt: Langzeitdatenauswertung sowie experimentelle Ansätze. Die Langzeitdatenauswertung zeigte, dass Nährelemente wie Phosphor, immer noch in hohem Maße in die Küstengewässer gelangen, was die Stabilität des jetzigen Ökosystemstatus erklären kann. Die Manipulation der Nahrungsnetze in den Zingster Mesokosmen zeigte hingegen, dass Fische und kleine Krebse bei gleichbleibend hohen Nährelementfrachten das Algenwachstum doch limitieren konnten. Welche Regulationsmechanismen diese Fraßkontrolle im eigentlichen Ökosystem verhindern, kann jedoch nicht abschließend beantwortet werden.

1 Einleitung

Die starke Nutzung innerer Küstengewässer führte zu Änderungen der Ökosystemstruktur und -funktion. Die Trübung des Wasserkörpers nahm durch vermehrtes Wachsen des Phytoplanktons stark zu [10]. Allerdings ist nicht bekannt, ob und wie die ursprünglichen Zustände, im Sinne der EU-Wasserrahmenrichtlinie, wiederhergestellt werden können.

Hier sollen zeitliche und räumliche Variabilitäten der Nährstoffverfügbarkeiten und -bedürfnisse des Phytoplanktons in den inneren Küstengewässern beschrieben werden. Besonders im Fokus standen neben der „Bottom-Up“-Regulierung, der Steuerung des Phytoplanktons durch Nährstoffe, auch die „Top-Down“-Kontrolle, also Fraßdruck durch kleine Krebse (z. B. Copepoden). Es geht darum, Anzeichen dafür zu finden, dass die geringeren Nährstofffrachten in das Ökosystem zu Veränderungen im Phytoplankton und der Primärproduktion geführt haben. Außerdem wird der Fraßdruck durch das Zooplankton experimentell überprüft, damit die Nahrungsnetzanalysen [13] unterstützt werden können. Zusätzlich wurden in Mesokosmosexperimenten (100 – 2000 l) weiteren Manipulationen im Nahrungsnetz unternommen, um auch komplexere Rückwirkungen weiterer biotischer Kompartimente, wie Makrophyten und größerer Konsumenten/Prädatoren, auf das Plankton aufzudecken.

Fraß auf das Phytoplankton wird innerhalb der Wassersäule hinsichtlich der Nährstoffe N und P fast komplett wiederverwendet und führt zu einem augenscheinlichen Gleichgewicht. Unterwasserpflanzen nehmen Nährstoffe aus dem Sediment auf und geben diese durch Fraß an die Wassersäule ab (Abb. 1), was ihre Rolle als Nährstoffbinder relativiert. Dieses hypothetische Konzept soll durch Experimente und Beobachtungen unterlegt werden.

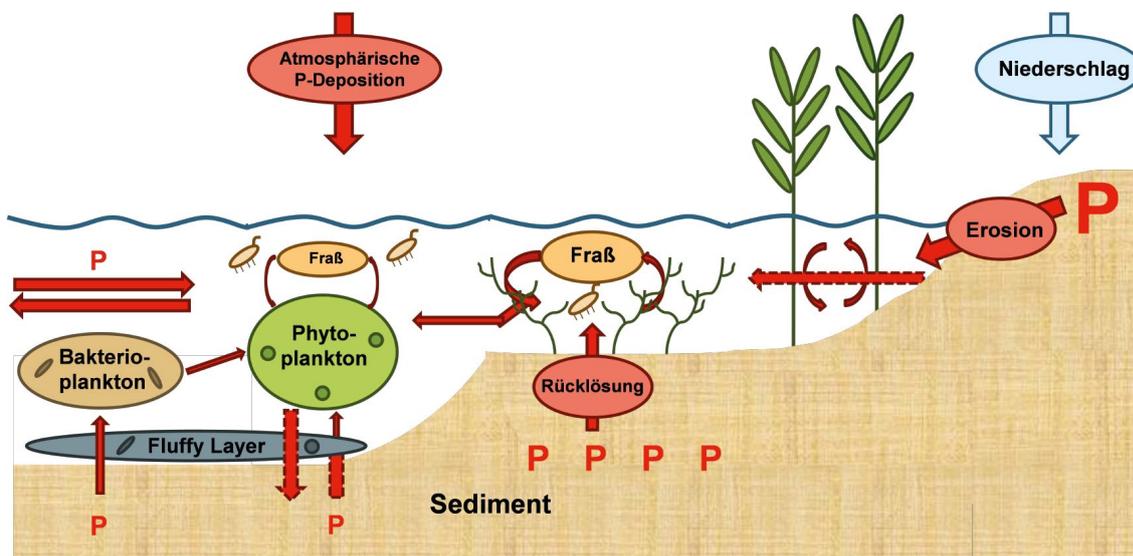


Abb. 1: Graphische Zusammenfassung der untersuchten Stoffflüsse innerhalb und außerhalb der Wassersäule. Niederschlag (Trocken- und Feuchtdeposition) wirkt direkt auf den Wasserkörper und indirekt durch Erosion im Einzugsgebiet. Schilfgürtel am Rand wirken zeitweise als Puffer oder Quelle für Nährelemente. Punktquellen für Nährelemente sind über die letzten Jahrzehnte stabil. Rücklösungen von Phosphor aus dem Sediment ist durch eine hochmobile Schicht (Fluffy Layer) und hohe Sauerstoffkonzentrationen im Wasser reduziert. Fraß auf das Phytoplankton wird innerhalb der Wassersäule fast komplett recycelt und führt zu einem augenscheinlichen Gleichgewicht. Unterwasserpflanzen nehmen Nährelementen aus dem Sediment auf und geben diese durch Fraß an die Wassersäule ab.

Aus diesen Ergebnissen können sich Handlungsempfehlungen für z. B. Düngungszeiträume im Umland, Manipulationen der Nahrungsnetze durch gezielte Entnahme oder Besatz von Fischen, ableiten lassen. In diesem Zusammenhang muss diskutiert werden, ob einige innere Küstengewässer einen „alternativen stabilen Zustand“ erreicht haben, der nur schwer änderbar ist und ebenso wie ein durch Unterwasservegetation dominiertes System einen guten ökologischen Zustand darstellt bzw. hohe Ökosystemleistungen erbringt.

2 Ergebnisse

2.1 Bottom-Up-Steuerung – Eutrophierung

Die Darß-Zingster Boddenkette (DZBK) ist ein seit über 700 Jahren menschlich stark genutztes System. Daher lassen sich nicht ohne weiteres Referenzzustände für einen „guten ökologischen Zustand“ ableiten. Lampe et al. [11] beschrieben die menschlich beeinflusste Sedimentdicke in Teilen des Saaler Boddens auf bis zu 1 m. Diese Sedimentschicht wäre unter normalen Umständen erst innerhalb von bis zu 1000 Jahren oder länger entstanden. Die frühesten Beschreibungen eines „Umkippen“ des Saaler Boddens wurde aus dem Jahr 1932 von Rumphorst berichtet [16]. Damals starb innerhalb eines Sommers die komplette Unterwasservegetation ab und das Phytoplankton begann zu dominieren. Die Unterwasservegetation konnte sich nicht wieder etablieren, da die erhöhte Trübung und die anschließend regnerischen Jahre mit wahrscheinlich hohen Nährstofffrachten das Phytoplankton begünstigten. In den darauffolgenden Jahren wurden bis zu $130 \mu\text{g Phosphor pro Liter}$ ($130 \mu\text{g TP l}^{-1} = 4,2 \mu\text{mol l}^{-1}$) gemessen [9]. Noch höhere Konzentrationen wurden punktuell nur in den 1970er bis 1980er Jahren gefunden. Maxima von $10 - 20 \mu\text{mol l}^{-1}$ ($310 - 620 \mu\text{g TP l}^{-1}$) traten nur in den frühen 1970er Jahren auf [18] (Abb. 3). Mittlerweile liegt der Langzeitmittelwert im Saaler Bodden wieder bei rund $130 \mu\text{g Phosphor pro Liter}$ [4]. Das bedeutet, dass die wahrscheinlich nötige Grenze zur Wiederherstellung des Zustands vor 80 Jahren noch nicht erreicht ist und noch deutlich unterschritten werden muss, um das Phytoplankton zu verändern.

Dennoch lassen sich Anzeichen einer gewissen Verbesserung im „ökologischen Zustand“ feststellen. Potentiell giftiges Phytoplankton oder etwa stickstofffixierende Cyanobakterien kommen seit der starken Nährstoffreduktion zu Beginn der 1990er Jahre nur noch selten vor [15]. Stattdessen kam es zu einer Verschiebung der Artenzusammensetzung im Phytoplankton spätestens zu Beginn der 1990er Jahre mit einer Dominanz sehr kleiner Phytoplanktonarten (Zellen $<2 \mu\text{m}$, [17],[18] (Abb. 6)), wobei die dominierenden Arten als *Cyanobium* (Abb. 2 & 3) beschrieben wurden [1]. Diese sehr kleinen Arten sind besonders an ständig wechselnde Licht- und Nährstoffbedingungen angepasst. Durch diese spezielle Artenzusammensetzung und die immer noch hohen Nährstoffkonzentrationen scheint jedoch eine plötzliche Verbesserung in Richtung höherer Unterwasservegetation unwahrscheinlich. Der "Tipping Point" in Richtung Klarwasser scheint durch die starken Rückkopplungsmechanismen immer noch nicht erreicht. Allerdings ist mehr Forschung in diese Richtung nötig, um den möglichen Verbesserungspunkt charakterisieren zu können.

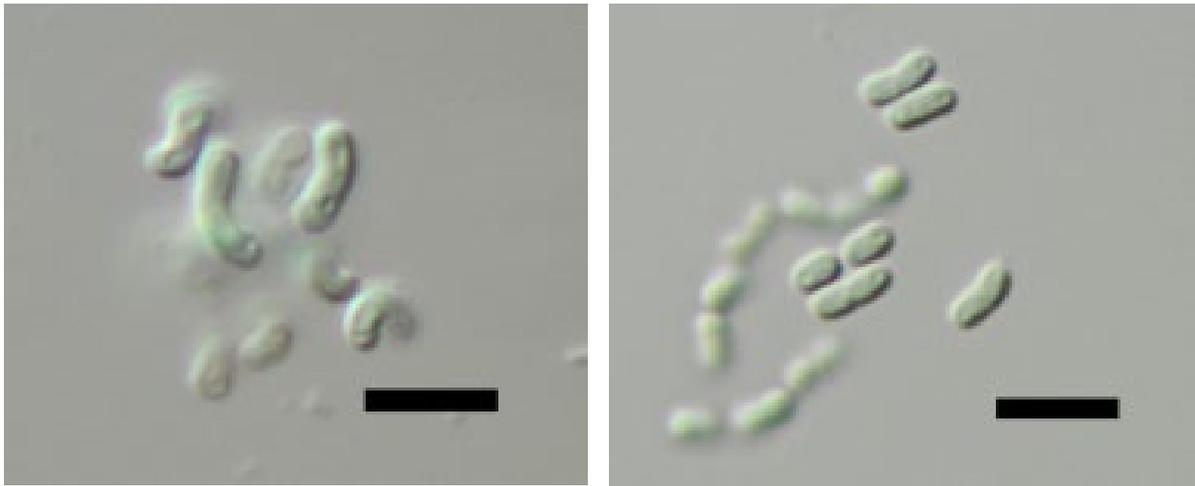


Abb. 2: Isolierte *Cyanobium*-Stämme aus der Darß-Zingster Boddenkette (links CZS 48 M, rechts CZS 48 K). *Cyanobium* kann bis zu 90% der Zellzahlen und des Biovolumens des gesamten Phytoplanktons ausmachen. (Fotos: Martin Albrecht. Skala: 5 µm)

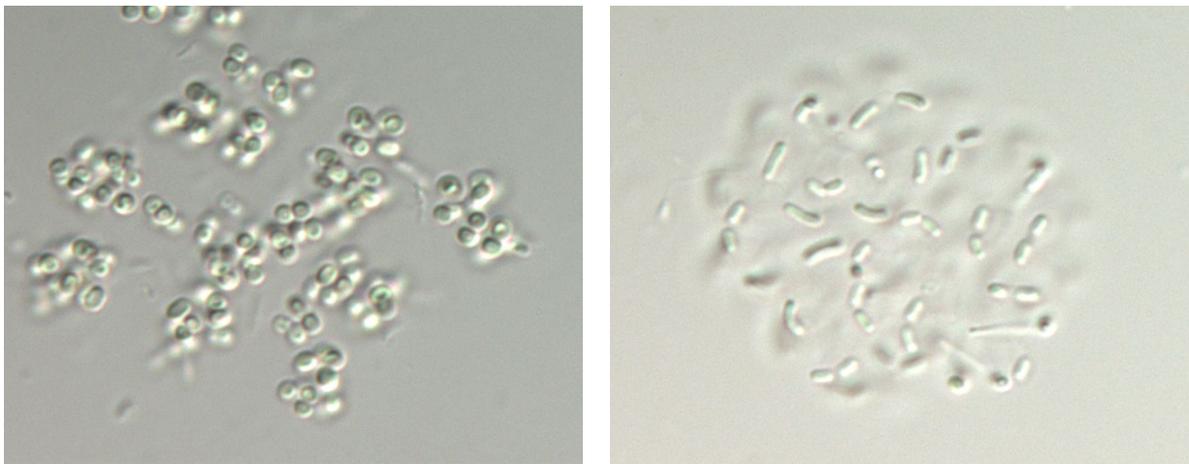


Abb. 3: Kolonien von Cyanobakterien aus der Darß-Zingster Boddenkette (ca. 20-30 µm Durchmesser), die sehr wahrscheinlich auch zur Gruppe der basalen und „einfachen“ α -Pico-cyanobakterien gehören.

Auch das Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor in der Biomasse bzw. dem Seston aber auch in den frei verfügbaren Nährstoffen indiziert eine potentielle Phosphorlimitation. Als optimales Verhältnis für marines Phytoplankton werden 16 Stickstoffatome zu einem Phosphoratom beschrieben (Redfield-Ratio). In der Boddenkette liegt das Langzeitmittel bei ca. 36:1. Freies Phosphat wird nur in sehr geringen Konzentrationen von ca. 3 – 10 µg P l⁻¹ gemessen. Gleichzeitig zeigt das Phytoplankton durch hohe Phosphataseaktivitäten und eine schnelle Aufnahme von Phosphat einen hohen Bedarf an (Abb. 4). Berthold [2] konnte zeigen, dass die Phosphorversorgung im Saaler Bodden durch die Recknitz die meiste Zeit im Jahr ausreichend ist, während das Phytoplankton im Mittelteil der Bodden auf Phosphorpulse angewiesen ist. Diese Pulse können aus abiotischen Quellen entweder aus dem Umland [5], der Atmosphäre [6] und zum kleinen Teil aus dem Sediment kommen [8].

Das Umland, z. B. der Schilfgürtel können gleichzeitig als Quelle und als Senke für Phosphor dienen. Der Schilfgürtel kann saisonal sehr hohe Phosphormengen (bis zu 8 g TP m^{-2}) speichern [5]. In den kleinen Tümpeln im Schilfbereich kann aber auch Phosphat freigesetzt werden. Das Phytoplankton konnte über das Jahr verteilt nah am Schilfrand immer besser wachsen, als in der Mitte der Bodden (Abb. 4) [19].

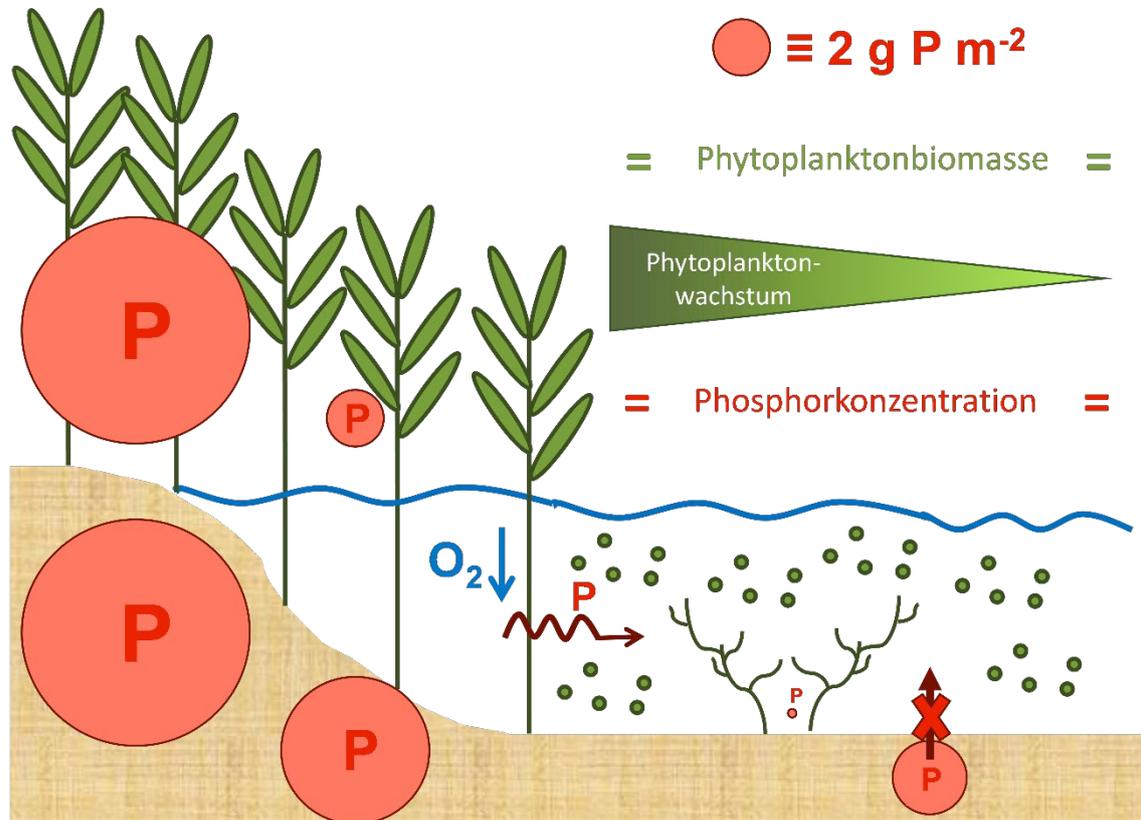


Abb. 4: Gespeicherte Phosphormengen entlang der Land-Wassergrenzfläche. Das Phytoplankton ist am Schilfrand das ganze Jahr über in der Lage zu wachsen.

Daraus leitet sich ab, dass sogenannte diffuse Quellen stärker berücksichtigt werden müssen. Zwar ist der Nordteil der Boddenkette Nationalpark, der Südteil wird jedoch intensiv landwirtschaftlich genutzt. Die angereicherten Nährstoffe, wie Stickstoff und Phosphor, können bei Starkregenereignissen durch Erosion direkt in die Küstengewässer gelangen. Diese Erhöhung der Nährstoffe wurde für alle Küstengewässer der deutschen, südlichen Ostseeküste beschrieben [4]. Gleichzeitig transportiert Niederschlag gelöste und partikelgebundene Nährstoffe direkt in die Wassersäule. Der Langzeitdatensatz der Biologischen Station Zingst (1995 – 2017) hat mittlere Phosphordepansionsraten von 3 t Phosphat und $10 \text{ t Gesamtphosphor}$ für die gesamte Boddenkette pro Jahr ergeben [6]. Damit ist der Eintrag von Gesamtphosphor über Niederschläge ungefähr die Hälfte der Flusseinträge, welche bis zu 20 t Phosphor pro Jahr in die Bodden transportieren [12]. Da in der Boddenkette zwischen 35 und 50 t Phosphor in der Wassersäule gebunden sind, machen diese beiden Größen schon $60 - 85 \%$ der gesamten Phosphormenge im System aus. Das Sediment ist zumindest im Ostteil der Bodden nur eine geringe Quelle für Phosphor. Die interne, flächenmäßige Belastung liegt wahrscheinlich bei nur $0,2 - 0,7 \text{ g Phosphor pro Quadratmeter}$ (ohne Saaler Bodden). Gleichzeitig zeigte das Sediment eine sehr hohe Bindungskapazität für Phosphor von bis zu $1,2 \text{ g Phosphor pro kg Sediment}$ (Schlick). Diese

Bindungskapazität ist sehr viel höher, als die gemessenen Phosphat-Werte von 6 – 19 mg pro Quadratmeter (2 m Wassertiefe). Eine aktuelle Arbeit [7] konnte zeigen, dass sich die flächenmäßige Belastung der Sedimente mit Phosphor über 40 Jahre ebenfalls nicht geändert hat. Dieses Ergebnis ist überraschend, da die Phosphorfrachten seit mehr als 27 Jahren stark reduziert sind. Interessanterweise traten im gleichen Zeitraum invasive Würmer (*Marenzelleria* sp.) auf, welche hohe Besiedlungsdichten in den Sedimenten der Bodden erreichten (2000 – 8000 Individuen pro Quadratmeter) [20]. Diese scheinen das bis dahin wenig genutzte organische Material an der Sedimentoberfläche zu fressen. Diese Lebensweise konnte durch die Nahrungsnetzanalysen ebenfalls gezeigt werden [13]. Gleichzeitig erhöhen deren Gänge im Sediment die reaktive (oxische) Oberfläche auf das Zwei- bis Dreifache, wodurch wahrscheinlich mehr Phosphor bei niedrigeren Umgebungskonzentrationen gebunden werden konnte [14]. Einen starken Einfluss scheinen Erosionsereignisse von landwirtschaftlich genutzten Flächen zu haben, da die flächenmäßige Belastung mit Phosphor nicht in den Senken, sondern an den landwirtschaftlich genutzten Gewässerrändern der Bodden gefunden wurde.

Neben diesen theoretisch kontrollierbaren Stoffflüssen, gibt es noch biologische Kompartimente, welche die Freisetzung und Umsetzung von Phosphor in der Wassersäule begünstigen. Biologische Quelle für Phosphor wären die erwähnte enzymatische Aufspaltung, bei der Phosphat aus organischem Material durch Phosphatase freigesetzt wird, und ein saisonal unterschiedlicher Fraßdruck. Durch den Fraß von kleinen Krebsen und Rädertierchen kann es zu einer verstärkten Re-Mineralisierung kommen, was allerdings vom Phytoplankton sofort wieder in Wachstum umgesetzt wird. Vergleichende Experimente im Vitter Bodden und der Darß-Zingster Boddenkette haben gezeigt, dass das Phytoplankton jegliche Verluste durch Fraß mit einer ähnlichen hohen Wachstumsrate ausgleicht. Damit ist die Biomasse in der Wassersäule sehr stabil und die beschriebene Phosphor-Limitation scheint durch den hohen Umsatz ausgehebelt. Weiterhin gibt es starke Sukzessionen innerhalb der Krebs- und Rädertierchenpopulation über das Jahr (Abb. 5).

Das heißt, sie erreichen hohe Individuenzahlen, allerdings nur von kurzer Dauer. Um diesem Umstand zu untersuchen, wurden für drei Jahre die Zingster Outdoor Mesocosms (ZOOM) verwendet [3]. Dabei wurde der mittlere Teil der Bodden mit sehr stabilen Mesokosmen nachgebildet, welche mit Habitatwasser und -sediment gefüllt waren. Ziel war es, Ursachen für den fehlenden Fraßdruck zu finden. Dafür wurden die Nahrungsnetze manipuliert, um Schlüsselstellungen funktioneller Gruppen, z. B. der Rädertierchen, aufzudecken. Tatsächlich ließ sich mit einer geänderten Artenzusammensetzung eine starke Verringerung der Wassertrübung in allen drei Jahren erreichen. In allen manipulierten Mesokosmen nahm die Anzahl der Rädertierchen nicht ab, im Gegensatz zur Boddenkette (Abb. 6).

Gerade diese Rädertierchen sind aber von besonderer Bedeutung, da sie durch ihre Filtrierleistung sehr effizient Phytoplankton fressen. Insofern wäre ein Fraßdruck durch höhere trophische Ebenen u. U. nicht gut für einen höheren Fraßdruck auf das Phytoplankton. Das würde bedeuten, dass eine gezielte Fischentnahme, oder -besatz eine unterstützende Maßnahme zur Gewässersanierung der Darß-Zingster Bodden darstellt. Interessanterweise sind seit 1990 die Fangquoten für bestimmte Fischarten (Plötz, Blei) gesunken bei gleichzeitiger Einwanderung invasiver Arten (H. Winkler, persönliche Mitteilung). Es ist denkbar, dass diese Nahrungsnetzänderung einen Einfluss auf die anderen trophischen Ebenen hatte. Abschließende Ergebnisse werden aus der Berechnung der Netzwerkanalyse erwartet [13]. Damit kann dann überprüft

werden, ob zum Beispiel die Sand- und Strandgrundeln eine wichtige Stellung einnehmen, welche durch höhere trophische Ebenen abgeschwächt wird.

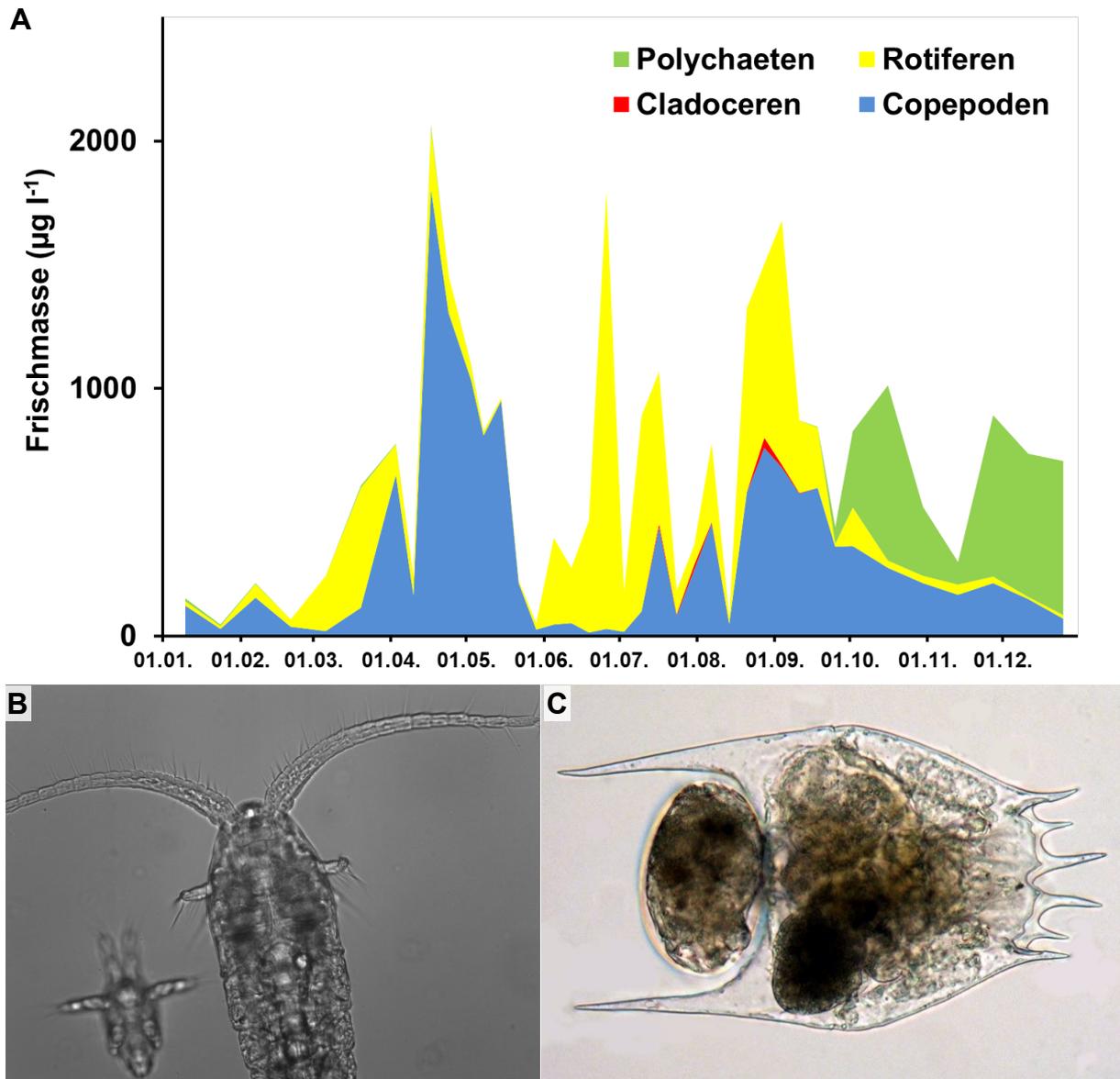


Abb. 5: **A:** Typischer Jahresgang des Zooplanktons 2012 mit einer Blüte der Copepoden im Frühjahr und im Herbst (Ruderfußkrebse, z. B. *Eurytemora* spp.), viele Rädertiere im Sommer (zunächst kleine Arten wie *Keratella tecta* und *Filinia longiseta*, später größere Arten, wie *Brachionus* spp.). **B:** *Eurytemora affinis* (Foto: Martin Feike). **C:** *Brachionus quadridentatus*. (Foto: Martin Feike)

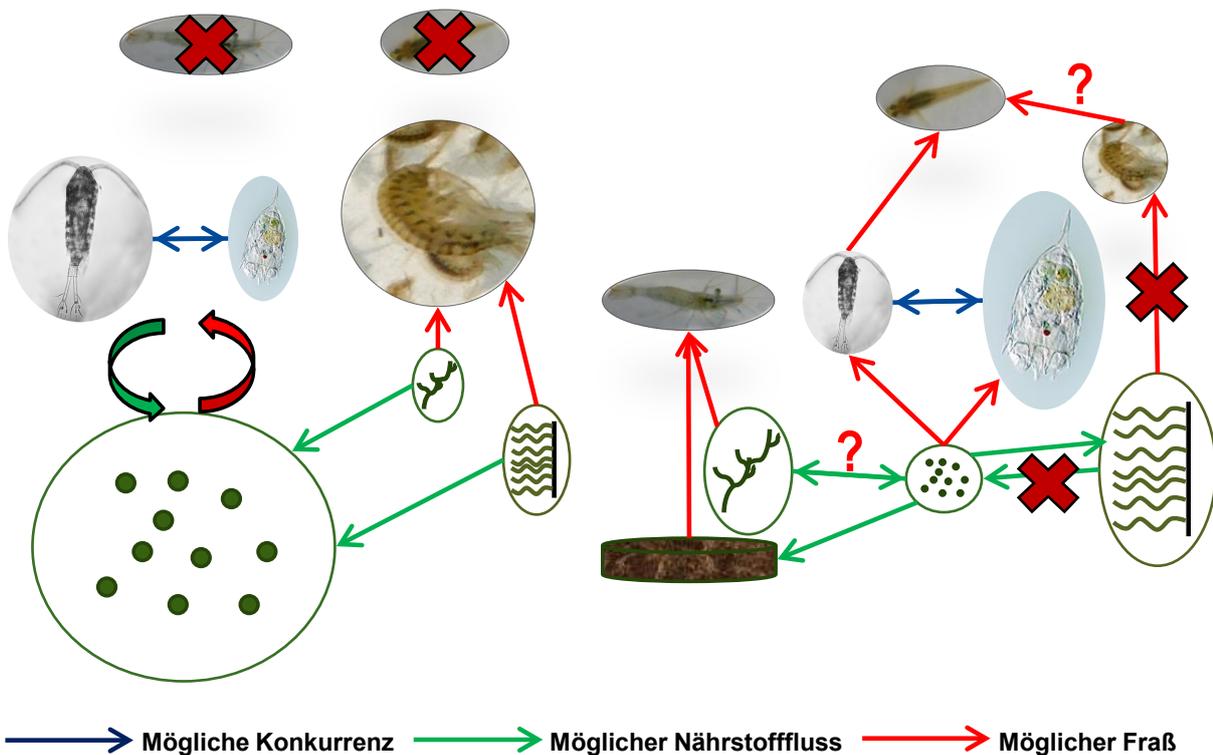


Abb. 6: Vereinfachtes Nahrungsnetz innerhalb der Zingster Outdoor Mesocosm (ZOOM) die zwischen 2015 und 2017 liefen. Mesocosmen ohne Fisch- und Krebspopulation wurden vom invasiven getigerten Bachflohkrebse kontrolliert. Rädertierchen waren unterrepräsentiert. Mesocosmen mit Fisch und Krebspopulation zeigten eine sehr hohe Rädertierchenpopulation und immer eine sehr geringe Phytoplanktonbiomasse.

3 Zusammenfassung

Die Darß-Zingster Boddenkette stellt trotz starker Phytoplanktondominanz ein sehr stabiles System dar. Die jetzige Artzusammensetzung hat sich wahrscheinlich erst aus den Restaurierungsbemühungen des Einzugsgebiets ergeben. Dass diese Dominanz bis heute nicht gebrochen ist, liegt auch an den stabilen äußeren Stoffflüssen. Zwar ist die Phosphorfracht auf nahezu den natürlichen Hintergrund gesunken, der Einfluss wird allerdings durch Puffermechanismen des Phytoplanktons gemindert. Eine Verbesserung ist in naher Zukunft nicht zu erwarten. Jedoch sollte erwähnt werden, dass die gegenwärtige Phytoplanktondominanz durch ihre internen Ökosystemfunktionen einige Ökosystemdienstleistungen zur Verfügung stellen, welche in einem anderen System u. U. nicht vorhanden wären:

1. Es gibt kaum freies Phosphat.

Durch die hohe Aufnahmekapazität des Phytoplanktons wird praktisch nur sehr selten freies Phosphat gemessen. Das bedeutet, dass auch nur wenig bioverfügbares Phosphat in die Ostsee gelangt.

2. Die Wassersäule ist stabil und mit Sauerstoff gesättigt.

Das liegt zum einen am flachen Wasserkörper und den Schwachlicht angepasstem Phytoplankton, das heißt sie produzieren selbst bei wenig Licht ausreichend Sauerstoff. Zusätzlich sinkt das Phytoplankton nur schwer ab und kann dadurch zusätzlich Nährstoffe aus allen Wassertiefen aufnehmen. Dieser stabile Zustand erlaubt es, dass

die Bodden eine sehr große Anzahl an Fischen beherbergen können. Diese kommen wiederum der örtlichen Fischerei zugute.

3. Das Nahrungsnetz hat sich darauf eingestellt.

Wie schon beschrieben, funktioniert das Nahrungsnetz der Darß-Zingster Bodden auf Grundlage des hohen Anteils an organischem Material, welches durch das Phytoplankton produziert wird. Gleichzeitig ermöglichen die Nutznießer, also bodenlebende Würmer, wahrscheinlich die gleichbleibend hohe Phosphorfilterfunktion des Sediments. Daher gilt:

4. Die Bodden sind ein Filter.

Die Bodden haben sich zu einem effizienten Nährstofffilter entwickelt, der im jetzigen Rahmen der Phytoplanktondominanz funktioniert. Das bedeutet allerdings nicht, dass eine Phytoplanktondominanz *per se* „besser“ oder „schlechter“ ist, als ein durch Unterwasservegetation dominiertes System. Zwar hat die Darß-Zingster Boddenkette keine hohe Sichttiefe, was vielleicht die touristische Nutzung mindert, dafür übernimmt sie als Filter in Zeiten der unter Druck stehenden Ostsee eine wichtige Funktion. Zukünftige Restaurierungs- und Sanierungsbemühungen stehen zusätzlich vor der Aufgabe, Nährstoffreduktionen in geeigneten Verhältnissen durchzuführen. Das heißt, dass bei zu starker Stickstoffreduzierung eine Blüte giftiger Algen denkbar ist, wie es in der Ostsee jedes Jahr beobachtet werden kann. Insgesamt stellt die Darß-Zingster Boddenkette ein sehr stabiles Küstenökosystem dar, auch wenn Element- und Energieumsätze schneller ablaufen, als in anderen ebenfalls stabilen Systemen wie z. B. die Westrügensch Bodden vor Hiddensee.

Literatur

- [1] Albrecht, M., Pröschold, T. & Schumann, R., 2017. Identification of Cyanobacteria in a Eutrophic Coastal Lagoon on the Southern Baltic Coast. *Frontiers in Microbiology* 8: 1–16. DOI: [10.3389/fmicb.2017.00923](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00923).
- [2] Berthold, M., 2016. The influence of phosphorus on the eutrophication process in the Darß-Zingst Bodden chain. DOI: [10.18453/rosdok_id00002106](https://doi.org/10.18453/rosdok_id00002106).
- [3] Berthold, M., 2018. Take a ZOOM into eutrophication of coastal water bodies – The Zingst Outdoor Benthocosms. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 28: 29-43.
- [4] Berthold, M., Karsten, U., von Weber, M., Bachor, A. & Schumann, R., 2018. Phytoplankton can bypass nutrient reductions in eutrophic coastal water bodies. *Ambio* 47 (1): 146–158. DOI: [10.1007/s13280-017-0980-0](https://doi.org/10.1007/s13280-017-0980-0).
- [5] Berthold, M., Karstens, S., Buczko, U. & Schumann, R., 2018. Potential export of soluble reactive phosphorus from a coastal wetland in a cold-temperate lagoon system: Buffer capacities of macrophytes and impact on phytoplankton. *Science of The Total Environment* 616–617: 46–54. DOI: [10.1016/j.scitotenv.2017.10.244](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.244).
- [6] Berthold, M., Wulff, R., Reiff, V., Karsten, U., Nausch, G. & Schumann, R., 2019. Magnitude and influence of atmospheric phosphorus deposition on the southern Baltic Sea coast over 23 years: implications for coastal waters. *Environmental Sciences Europe* 31:27. DOI: [10.1186/s12302-019-0208-y](https://doi.org/10.1186/s12302-019-0208-y).
- [7] Berthold, M., Zimmer, D., Reiff, V. & Schumann, R., 2018. Phosphorus Contents Re-visited After 40 Years in Muddy and Sandy Sediments of a Temperate Lagoon System. *Frontiers in Marine Science* 5: 1–14. DOI: [10.3389/fmars.2018.00305](https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00305).
- [8] Bitschofsky, F., 2016. Phosphorus dynamics in sediments of Darß-Zingst Bodden Chain, a eutrophic estuary in the southern Baltic Sea. Available at: http://rosdok.uni-rostock.de/resolve/id/rosdok_disshab_0000001782.

- [9] Gessner, F. (Hrsg.), 1957. Meer und Strand (2. Aufl.). Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften.
- [10] Gunderson, L. H., 2000. Ecological Resilience – in Theory and Application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 425–439.
- [11] Lampe, R., Baudler, H., Schumann, R. & Buckmann, K., 2013. Restaurierung Darß-Zingster Boddenkette (DZBK) – Bilanzierung des Wasser- und Detritus-Austausches in der DZBK. Greifswald.
- [12] LUNG, 2013. Zur Entwicklung und zum Stand der Nährstoffbelastung der Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns. *Berichte zur Gewässergüte*. Güstrow.
- [13] Paar, M., Li, H.-T. & Blindow, I., 2019, Die Rolle der Unterwasservegetation im Nahrungsnetz der Küstengewässer. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 85–98.
- [14] Renz, J. R. & Forster, S., 2014. Effects of bioirrigation by the three sibling species of *Marenzelleria* spp. on solute fluxes and porewater nutrient profiles. *Marine Ecology Progress Series* 505: 145–159. DOI: [10.3354/meps10756](https://doi.org/10.3354/meps10756).
- [15] Schiewer, U., 2007. Darß-Zingst Boddens, Northern Rügener Boddens and Schlei. In: Schiewer, U. (Hrsg.), *Ecology of Baltic coastal waters*. Springer Berlin, Heidelberg, 35–86.
- [16] Schlungbaum, G., Baudler, H., Krech, M. & Kwiatkowski, B. (Hrsg.), 2000. Die Darß-Zingster Bodden - eine Studie (2. Aufl.). Güstrow: Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern.
- [17] Schumann, R., 1993. Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß - Zingster Boddenkette.
- [18] Schumann, R., Berthold, M., Blindow, I., Müller, F., Paar, M. & Schubert, H., 2019, Küstengewässer, deren Stoffkreisläufe, Energieflüsse und Nahrungsnetze – eine Einführung. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 55–74.
- [19] Tonn, C., Buczko, U. & Jurasinski, G., 2019, Schilfröhricht als Schnittstelle zwischen Land und Wasser. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 75–84.
- [20] Zettler, M. L., 1996. Successful establishment of the spionid polychaete, *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1873), in the Darss-Zingst estuary (southern Baltic) and its influence on the indigenous macrozoobenthos. *Archive of Fishery and Marine Research* 43: 273–284.