

Einfluss landseitiger Stoffeinträge und Salinitätsschwankungen auf das Makrophytobenthos im Flachwasser der Ostsee

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Rostock



vorgelegt von
Katharina Romoth

Rostock, 2019

Gutachter:

1. Prof. Dr. Hendrik Schubert, Universität Rostock
2. Prof. Dr. Maren Voß, Leibniz-Institut für Ostseeforschung Warnemünde
3. Prof. Dr. Hartmut Arndt, Universität zu Köln

Datum der Einreichung: 17.09.2019

Datum der Verteidigung: 31.01.2020

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	1
1 Einleitung.....	2
2 Zusammensetzung von Makroalpengemeinschaften auf Torf- und Steinsubstrat in der Mecklenburger Bucht.....	13
2.1 Motivation	13
2.2 Material und Methoden.....	16
2.2.1 Untersuchungsgebiet.....	16
2.2.2 Probenahme und Transektkartierung	18
2.2.3 Salinitäts- und Lichtmessungen	19
2.2.4 Statistische Analyse.....	20
2.3 Ergebnisse der Feldstudie.....	21
2.3.1 Gefundene Arten und Biomasseverteilung über den Tiefengradienten	21
2.3.2 Salinitätsregime und Lichtklima	26
2.3.3 Rot-, Grün-, und Braunalgen-Biomasse auf Torf-und Steinsubstrat.....	27
2.4 Diskussion	39
3 Toleranz von Ostseealgen gegenüber osmotischem Stress	45
3.1 Motivation	45
3.1.1 Akklimationsgrenzen von <i>Fucus evanescens</i> entlang des Salinitätsgradienten der südwestlichen Ostsee	45
3.1.2 Standortspezifische Salinitätstoleranz von <i>Ceramium virgatum</i> und <i>Monostroma grevillei</i>	48
3.2 Material und Methoden.....	49
3.2.1 Probenahme und Standorte	49
3.2.2 Photosynthesemessung	50

3.2.3	Akklimationsexperiment mit <i>Fucus spp.</i>	52
3.2.4	Salzstressexperimente mit <i>Ceramium virgatum</i> und <i>Monostroma grevillei</i>	52
3.2.5	Pigmente und Wassergehalt	53
3.2.6	Genetische Analyse	53
3.2.7	Statistische Analyse	55
3.3	Ergebnisse	55
3.3.1	Pigmentgehalt und Photosyntheseparameter von <i>Fucus evanescens</i> und <i>Fucus vesiculosus</i>	55
3.3.2	Kurzzeit-Toleranz gegenüber osmotischen Stress von <i>Ceramium virgatum</i> und <i>Monostroma grevillei</i>	63
3.4	Diskussion	65
4	Stabile Isotopensignaturen von Kohlenstoff- und Stickstoff in Rotalgen der Ostsee	73
4.1	Motivation	73
4.2	Material und Methoden.....	77
4.2.1	Makroalgen	77
4.2.2	Probenaufbereitung und Bestimmung der Isotopenzusammensetzung	78
4.2.3	Funktionsweise des Massenspektrometers.....	78
4.2.4	Datenanalyse	80
4.3	Ergebnisse	80
4.4	Diskussion:	90
5	Zusammenfassende Diskussion.....	96
	Literatur	101
	Anhang.....	125
	Zusätzliche Tabellen und Abbildungen	125
	Abkürzungsverzeichnis	132

Abbildungsverzeichnis.....	134
Tabellenverzeichnis.....	136
Curriculum Vitae	137

Zusammenfassung

Anhand des Küstenmoor-Komplexes „Heiligensee und Hütelmoor“ wurde der Einfluss dieses Gebiets auf das Makrophytobenthos im Flachwasser der vorgelagerten Ostsee untersucht. Der Vergleich mit zwei unbeeinflussten Standorten sollte die Auswirkung von submarinen Grundwasseraustritten und den damit verbundenen möglichen Salinitätsschwankungen sowie Nährstoffeinträgen aufdecken. Die Ergebnisse einer einjährigen Feldstudie (2016-2017) zeigten, dass Torfsubstrat in der Ostsee gleichermaßen wie steiniges Hartsubstrat von Makrophyten kolonisiert wurde. Zudem zeigte sich insgesamt eine Dominanz von annuellen, filamentösen Arten und ein weitgehendes Fehlen von mehrjährigen Algen, insbesondere Vertretern der Gattung *Fucus*. Durch Akklimationsexperimente wurde geprüft, ob dieser Ausfall von Arten nicht durch Schwankungen der Salinität verursacht wurde. Alle getesteten Arten (*Ceramium virgatum* Roth, *Fucus vesiculosus* L., *Fucus evanescens* C. Agardh, *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock) bewiesen, dass sie gut an das vor dem Hütelmoor und den Vergleichsstandorten herrschende Salinitätsregime und dessen Schwankungen angepasst waren. Dabei konnten sogar Salinitäten toleriert werden, die den vor dem Hütelmoor erfassten Salinitätsbereich noch unterschritten. Folglich führten die großen natürlichen Schwankungen des Salzgehalts in der Mecklenburger Bucht vermutlich bereits zu einer an Salinitätsschwankungen angepasste Makrophyten-Gemeinschaft. Beim Vergleich der in dieser Arbeit untersuchten Standorte in der Mecklenburger Bucht, verursachte intersaisonale Variabilität die größten Unterschiede in der Artenzusammensetzung und der Biomasseproduktion. Große saisonale Unterschiede zeigten sich auch für die Nährstoffakquise. Hier wurden $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im Bereich von 0,3 bis 7,2 ‰ in den untersuchten Makroalgen- mit Höchstwerten im Frühling- vorgefunden. Dies könnte an den untersuchten Standorten auf landseitige Stickstoffeinträge im Frühling hindeuten sowie auf abnehmende ^{15}N -Gehalte des Stickstoff-Pools über den Jahresgang. Ferner konnten die Standorte Hütelmoor, Hohe Düne und Kühlungsborn nicht anhand von stabilen C- und N-Isotopen der untersuchten Makroalgen voneinander unterschieden werden.

Insgesamt verdeutlichten die Ergebnisse dieser Arbeit noch einmal die große Dynamik und Variabilität der Küstengewässer, denen das Makrophytobenthos in der Ostsee unterliegt.

1 Einleitung

Moore stellen durch ihre Wirkweise als langzeitige atmosphärische Kohlenstoffdioxidsenken und Methanquellen einen bedeutenden Bestandteil des globalen Kohlenstoffkreislaufs dar. Obgleich sie nur ca. 3 % der terrestrischen Landoberfläche bedecken, speichern sie etwa ein Drittel des globalen Kohlenstoff-Pools (Yu et al. 2011). Die zahlreich auftretenden Niedermoore entlang der Flachküste der südwestlichen Ostsee gelten als eine ökologische Besonderheit dieser Region. Während intakte Moore mit oberflächennahen Wasserständen als Kohlenstoffspeicher fungieren, kommt es bei entwässerten Mooren zu einer Freisetzung des im Torf festgelegten Kohlenstoffes in Form des klimarelevanten Gases Kohlenstoffdioxid (CO_2). In Mecklenburg-Vorpommern stellen trockengelegte Moore mit einem Beitrag von über 30 % die größte Einzelquelle für Treibhausgasemission dar (Joosten 2009; MLU MV 2009). Um die Klimabilanz der Region zu verbessern, gewann die Renaturierung bzw. die Herstellung naturnaher Bedingungen durch Wiedervernässung von Mooren in den letzten Jahrzehnten zunehmend an Bedeutung (Koebsch et al. 2013; Hahn et al. 2015; Koch et al. 2017). Dies betrifft auch den Küstenmoorkomplex „Heiligensee und Hütelmoor“, nordöstlich von Rostock (Abbildung 1). Im Jahr 1991 wurde dessen Renaturierung beschlossen und im Jahr darauf sämtliche aktiven Entwässerungsmaßnahmen eingestellt (Umweltministerium Mecklenburg-Vorpommern (Hrsg.) 2003). Eine im Jahr 2009 errichtete Bodenschwelle führte schließlich zu einer verstärkten Wiedervernässung des Gebiets. Zusätzlich wurde in dem zum Moor gehörenden Küstenabschnitt die Küstenschutzmaßnahmen aufgegeben, um diesen wieder der natürlichen Küstendynamik zu überlassen (Miegel et al. 2016). In Folge wurden Buhnen und die parallel zum Strand aufgeschüttete Schutzdüne nicht länger instandgehalten, sondern dem natürlichen Verfall preisgegeben. Der Küstenmoorkomplex „Heiligensee und Hütelmoor“ eignet sich somit besonders, um sowohl den Einfluss anthropogener Intervention zu untersuchen, als auch ein grundlegendes Verständnis der Wasser- und Stoffflüsse zwischen dem Küstenmoor und dem Flachwasserbereich der Ostsee zu gewinnen. Das Hütelmoor hat daher Pilotcharakter für die Erforschung von Renaturierungsprozessen, die wiederum von entscheidender Bedeutung für die Entwicklung nachhaltiger Managementstrategien in Renaturierungsgebieten sind. Das Gebiet unterlag in der Vergangenheit drastischen Veränderungen, die neben natürlichen Prozessen, auch durch anthropogenen Einfluss verursacht wurden (Voigtländer et al. 1996; Umweltministerium Mecklenburg-Vorpommern

(Hrsg.) 2003; Bohne und Bohne 2008). Ein Anstieg des Meeresspiegels in Kombination mit Überflutungen führte zu einer kontinuierlichen Verkleinerung des Moorgebiets. Daraus resultierte, dass Teile des Moores durch ein Strand- und Dünensystem überlagert wurden. Dies hat auch heutzutage noch zur Folge, dass Torfschichten im Flachwasser der Ostsee ausstreichen, die ein einzigartiges Substrat für Makroalgen darstellen.



Abbildung 1: Perspektivaufnahme von Nordosten auf die Ostsee und das dahinterliegende Küstenmoor im Naturschutzgebiet „Heiligensee und Hütelmoor“ im Mai 2014. Foto: Dr. Lars Tiepolt, Staatliches Amt für Landwirtschaft und Umwelt Mittleres Mecklenburg.

Erkenntnisse über die Verbreitung, Diversität und Beeinflussung von Makrophyten, stellen eine essentielle Komponente für die Bewertung des ökologischen Zustands eines Wasserkörpers dar (Schubert et al. 2011). Doch obwohl die Europäische Wasserrahmenrichtlinie (2000/60/EG) Makrophyten als wichtigen Indikator für die Qualität eines Ökosystems benennt, ist der Einfluss von Küstenmooren auf die Vegetation in der vorgelagerten Ostsee bisher noch nicht wissenschaftlich untersucht worden. Dabei könnten

Küstenmoore insbesondere durch Nährstoff- sowie Süßwassereinträge die Makrophytobenthos-Gemeinschaft beeinflussen und formen. Submerse Makrophyten sind im Brackwasserökosystem der Ostsee besonderen Bedingungen ausgesetzt. Die Ostsee ist mit einer Gesamtfläche von 369.000 km², einem Wasservolumen von 21.631 km³ und einer mittleren Tiefe von 57 m, eines der größten Brackwassergebiete der Welt (HELCOM 2012; Snoeijis-Leijonmalm und Andren 2017). In ihrem heutigen „*Mya-Stadium*“ existiert sie erst seit ca. 2000 Jahren, was sie zu einem relativ jungen Ökosystem macht (Lass und Matthäus 2008). Bedingt durch ihre geografische Lage als halb eingeschlossenes Binnenmeer, prägen stark ausgebildete Gradienten der klimatischen und hydrologischen Faktoren die Bedingungen in der Ostsee. Durch die humiden Bedingungen kommt es zusätzlich zum Niederschlag zu einem hohen Eintrag von Süßwasser aus über 100 Flüssen (Cyberski und Wróblewski 2000; Hansson et al. 2011). Im Südwesten der Ostsee erfolgt über die schmalen und flachen Verbindungen zwischen dem Skagerrak, Kattegat, Öresund, sowie Kleinen und Großen Belt ein begrenzter Wasseraustausch mit der Nordsee (HELCOM 1986; Mattsson 1996; Matthäus 2006). Diese Umstände erzeugen einen natürlichen, großskaligen, stabilen Salinitätsgradienten, der von fast voll marin im Skagerrak bis hin zu beinahe limnischen Bedingungen in den nord-östlichen Teilen reicht (Feistel et al. 2008; Schiewer 2008). Der Großteil der Zentralen Ostsee liegt im β -mesohalinen Bereich, mit einer Salinität von 5-10, während große Teile des Rigaischen, Finnischen und Bottnischen Meerbusens mit einer Salinität von 3-5 in den α -oligohalinen Bereich fallen (Schiewer 2008; Schubert et al. 2017). Der Salinitätsbereich zwischen 5-8 wird als *Horohalinicum* (Kinne 1971) oder „kritische Salinität“ bezeichnet, da Lebewesen hier dem größten physiologischen Stress ausgesetzt sind (Khlebovich 1968; Kinne 1971). Ein weiteres Merkmal der Ostsee ist die Ausprägung einer permanenten Halocline. Diese bildet sich zwischen dem salzreichen unteren und dem weniger salinen oberen Wasserkörper aus und verhindert sowohl vertikale Mischungsprozesse, als auch den Transport von Sauerstoff in die tieferen Bereiche. Nur selten, zum Beispiel bei großen Salzwassereinbrüchen („Major Baltic Inflows“), dringt das salz- und sauerstoffreiche Tiefenwasser der Nordsee über die Becken und Schwellen, die das Relief der Ostsee prägen, bis in die Zentrale Ostsee vor (Feistel et al. 2006; Gräwe et al. 2015). Ferner handelt es sich bei der Ostsee um ein beinahe atidales Meer, bei dem die Gezeitenunterschiede im Dezimeterbereich liegen (Lass und Magaard 1996) und durch anders verursachte Wasserstandsschwankungen, wie z.B. durch Wind, überlagert

werden. Das Fehlen der Gezeiten in der Ostsee macht die für Meeresküsten typische Zonierung in Supra-, Eu- und Sublitoral auf die Ostsee schwer anwendbar. Aus diesem Grund werden die Küsten der Ostsee meist nur in Geo-, Hydro- und Sublitoral unterteilt (Abbildung 2). Das Sublitoral ist durch die permanente Bedeckung mit Wasser charakterisiert. Der Bereich oberhalb der Mittelwasserlinie wird als Geolitoral, der Bereich darunter als Hydrolitoral definiert. Das Hydro- und Geolitoral liegen beide in dem Bereich, der stark von den regulären und irregulären Änderungen des Wasserstands beeinflusst ist, also zwischen dem jährlich höchsten und niedrigsten Wasserstand (Niveaufluktuations-Litoral; Du Rietz 1930). Sie liegen meist bei ~ 0.5 -1 m. Die dort vorkommenden, häufig ephemeren Arten sind hier oft längeren Zeiträumen der Austrocknung ausgesetzt (Waern 1952). Die Spritzwasserzone oberhalb des Geolitorals wird in der Ostsee auch als Epilitoral bezeichnet.

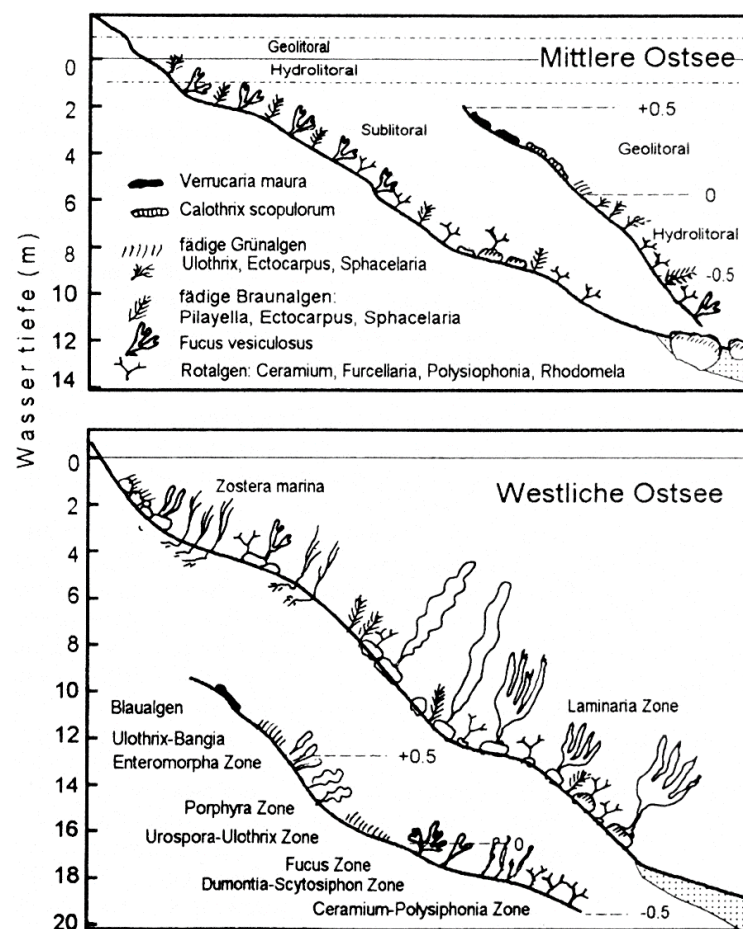


Abbildung 2: Zonierung von Makrophytobenthos in der mittleren und westlichen Ostsee. Abbildung verändert nach Schwenke (1996).

Allgemein gehören zum Makrophytobenthos der Ostsee die makroskopischen und brackwassertolerierenden Blau-, Grün-, Braun- und Rotalgen, sowie Seegras, aquatische Moose und höhere Pflanzen (HELCOM 2012; Kautsky et al. 2017). Ihr Vorkommen ist dabei auf die euphotische Zone begrenzt. Diese umfasst den oberen Teil der Wassersäule, in dem noch genügend Solarstrahlung für die Photosynthese vorhanden ist. Die untere Grenze der euphotischen Zone wird als die Tiefe definiert, an der noch 1 % des Sonnenlichts eindringt (Kirk 2010) und kann in der Ostsee bis zu 20 m betragen. Sie ist jedoch sehr variabel und starken tages- und jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen (Luhtala et al. 2013). Die Gesamtschwächung, aufgrund von Absorption und Streuung, der in die Wassersäule eindringenden Globalstrahlung wird als Attenuation bezeichnet (Jerlov 1976). Durch Absorption werden verschiedene Spektralbereiche in unterschiedlichem Ausmaß geschwächt. So wird in klarem Wasser der Rotbereich (640-780 nm) am stärksten und Blaubereich (430-490 nm) am geringsten absorbiert (Lüning 1985). Das Lichtklima wird zudem durch den Anteil an Partikeln in der Wassersäule beeinflusst, da diese den lichtabschwächenden Prozess der Streuung verstärken. Auch durch Plankton und Detritusflocken kann es zu einer selektiven Absorption im Blau- und UV-Bereich kommen (Jerlov 1976; Lüning 1985). Durch Abbauprozesse von organischem Material entsteht CDOM (gefärbte gelöste organische Materie), welches in Küstenregionen vornehmlich durch Flüsse eingetragen wird. CDOM stellt einen bedeutenden Faktor für die Verteilung von Licht im Meer dar, da es ultraviolette Strahlung absorbiert und seine Absorptionsbanden im blau-grünen Spektralbereich sich mit denen von Algen überlagern (Babin et al. 2003). Somit kann CDOM einen Einfluss auf die Primärproduktion nehmen. Viele Küstengewässer der Ostsee sind durch hohe Anteile an Partikeln, Plankton, sowie CDOM geprägt. Als Gesamtergebnis kann in solchen Gebieten der blaue Spektralbereich, der in reinem Wasser am weitesten in die Tiefe vordringt, mit zunehmender Tiefe ebenso stark abgeschwächt werden wie der rote Spektralbereich (Lüning 1985). Dieser Prozess führt zu einer Dominanz von Grünlicht und bedingt die charakteristische Grünfärbung vieler Küstengewässer (Schwarz et al. 2002).

Innerhalb der photischen Zone bestimmt auch die Beschaffenheit des Substrats welche Art von Vegetation vorkommt (Kautsky et al. 2017). Während in der nördlichen Ostsee Hartsubstrate in den äußeren Archipelen dominieren, herrschen in der südöstlichen Ostsee hauptsächlich sandige und schlickige Substrate vor (Jansson und Kautsky 1977; Kautsky

1989). Allgemein bestehen die Küstenbereiche der südwestlichen Ostsee vornehmlich aus Mischsubstraten. Welche Art von Substrat vorhanden ist, ergibt sich aus dem Zusammenspiel der geografischen Lage, der Geologie sowie den Strömungsverhältnissen. Auf Hartsubstrat dominieren anhaftende Makroalgen die phytobenthischen Gemeinschaften, während Gefäßpflanzen und Armleuchteralgen auf Weichsubstrat vorkommen. Unter anderem bilden große Bestände an Makrophyten Habitate, die der assoziierten Mikro-, Meio- und Makrofauna Futter, Schutz und Laichplätze zur Verfügung stellen. Folglich sind sie deshalb von besonderer ökologischer Bedeutung (Kautsky et al. 2017). Wichtige Schlüsselarten als Habitat-Bildner sind in der benthischen Zone der Ostsee der Blasentang *Fucus vesiculosus* L. 1753 auf Hartsubstrat und das gewöhnliche Seegras *Zostera marina* L. 1753 auf Weichböden (Snoeijs-Leijonmalm und Andren 2017).

Vergleicht man die Vegetation der Übergangsgebiete der Ostsee hin zur Nordsee mit der Zentralen Ostsee, so sind die auffälligsten Veränderungen: die stetige Abnahme der Artenzahlen, die Verschiebung von Tiefenverbreitungsgrenzen eulitoralischer Arten („Brackwasser-Submergenz“), das Auftreten von Kümmer- oder Zwergformen sowie auftretende Störungen in Reproduktionsprozessen (Schramm 1996). Die stetige Abnahme von Artenzahlen bei Makroalgen, bis hin zu einer Salinität von 3, wurde bereits von Hoffmann (1932, 1943) gezeigt. Auch an der schwedischen Küste konnte Wallentinus (1991) eine Verringerung der Artenanzahl mit abnehmendem Salzgehalt nachweisen, sowie eine Reduzierung der Thallusgröße. Die niedrige Salinität in der Ostsee scheint die Verbreitung vieler Arten zu begrenzen. Ein Verbreitungsindex benthischer Makroalgen für die Ostseeregion von Nielsen et al. (1995) zeigte, dass nur 45 % der im Kattegat gefundenen Makroalgenarten bis in die zentrale Ostsee vordringen. Lange Zeit wurde davon ausgegangen, dass gemäß Remanes Artenminimumkonzeptes (Remane 1934) die taxonomische Diversität von Organismen im *Horohalanicum* (Salinität: 5-8) am niedrigsten ist (Kinne 1971). Eine Studie von Schubert et al. (2011) über die Diversität von Makroalgen entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee, über einen Salinitätsbereich von 3,9–27, kam jedoch zu kontroversen Ergebnissen. Diese Studie fand kontinuierlich sinkende Artenzahlen von Makroalgen mit abnehmender Salinität sowie einen drastischen Abfall der Artenzahl im *Horohalanicum*. Allerdings blieb der erwartete Anstieg der Artenanzahl bei Salinitäten kleiner

als 5 aus und wurde nicht durch eine entsprechende Zunahme von Süßwasserarten kompensiert (Abbildung 3).

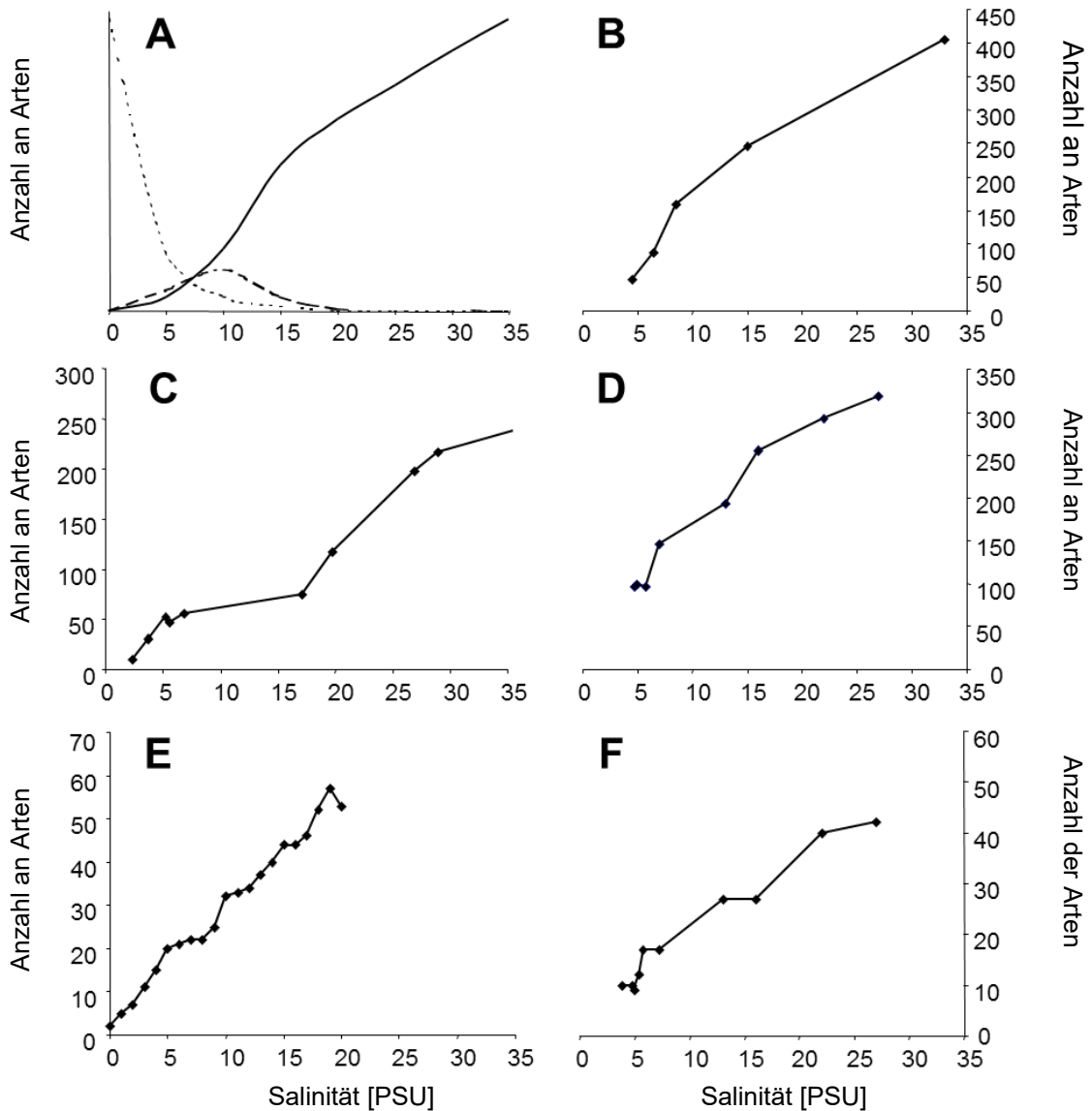


Abbildung 3: Vergleich der Artenzahlen entlang des Salinitätsgradienten. (A) Makrozoobenthos in der Ostsee: durchgehende Linie = marine Arten; gestrichelte Linie = Brackwasserarten; gepunktete Linie = Süßwasserarten. Geändert nach Remane (1934). (B) Makroalgen entlang des Salinitätsgradienten von der Nordsee bis in die Ostsee. Geändert nach Hoffmann (1932). (C) Makroalgen in der Ostsee. Geändert nach Wallentinus (1979). (D) Makroalgen in der Ostsee. Geändert nach Nielsen et al. (1995). (E) Makroalgen in Dyrafiord Island. Geändert nach Munda (1978). (F) Makroalgen in der Ostsee Schubert et al. 2011. (Abbildung geändert nach Schubert et al. 2011).

Während die Gültigkeit von Remanes Artenminimumkonzepts für Organismen des Makrozoobenthos mittlerweile vielfach bewiesen wurde, scheint die Anwendung für Makroalgen in der Ostsee nur begrenzt übertragbar zu sein. Ferner haben Studien zur Biodiversität mit Fokus auf das *Horohalinicum* in der Ostsee gezeigt, dass der Salinitätsgradient sich entweder als Stressor oder als Förderer auf aquatische Organismen auswirken kann (Bleich et al. 2011; Schubert et al. 2011; Telesh et al. 2011b). Im Besonderen konnte gezeigt werden, dass ein variabler oder abrupter Salinitätsgradient großen Stress auf die am Boden lebenden aquatischen Organismen auslösen kann und dass dieser Effekt am stärksten bei der sessilen Makrofauna sowie Makrophyten zu finden ist. Dahingegen scheinen Bakterien und Plankton (nur gezeigt für Protisten) ein anderes Muster in Reaktion auf die Salinitätsfluktuationen aufzuweisen (Herlemann et al. 2011; Schubert et al. 2011; Telesh et al. 2011a, 2011b, 2013). Somit leben viele Organismen in der Ostsee an ihrer Salz-Verbreitungsgrenze und in artenarmen Gesellschaften mit geringer funktionaler Diversität (Snoeijs-Leijonmalm und Andren 2017). Als Folge der niedrigen Diversität, des physiologischen Stresses sowie der Verringerung oder des Verlusts der sexuellen Reproduktion, kommt es zu einer erhöhten Anfälligkeit der phytobenthischen Gemeinschaften der Ostsee für Störungsereignisse (Kautsky et al. 2017). Abgesehen von anthropogenen Einflüssen können auch Schwankungen der Salinität schnell zum Überschreiten einer für Organismen kritischen Grenze führen. Obwohl der großskalige Salinitätsgradient der Ostsee langfristig räumlich stabil ist, können jährliche, monatliche, tägliche oder stündliche Fluktuationen der Salinität auftreten und große Amplituden erreichen. Diese hohe Variabilität der Salinität und die daraus folgende hohe Frequenz der Stressereignisse ist viel kürzer als die Generationszeit benthischer Organismen und Makrophyten, die Monate oder Jahre beträgt (Telesh et al. 2013). Sessile Makroalgen sind somit den Effekten der sich bewegenden und sich im Salzgehalt unterscheidenden Wasserkörper ausgesetzt. Der individuelle Salinitätstoleranz und das Ausmaß der Salinitätsschwankungen, entscheiden über den Erhalt einer Art an einem Standort (Telesh et al. 2013). Die Fähigkeit mariner oder limnischer Arten in Brackwasser zu überleben, gestaltet sich sehr unterschiedlich und wird durch die genetisch fixierten physiologischen Eigenschaften oder aber die Möglichkeiten zur Anpassung an die osmotischen Bedingungen bedingt (Schramm 1996). Eine erhöhte, als auch eine verringerte Salinität macht es für

Organismen notwendig, hyper- und hypotonisch zu regulieren, um den osmotischen Gradienten mit der umgebenen Wassersäule aufrecht zu erhalten (Macknight 1994; Beilby et al. 1999). Dies resultiert in einem Gradienten des Wasserpotentials (Ψ), der entweder durch aktive Wasserpumpen (z.B. durch kontraktile Vakuolen) oder durch eine Erhöhung des inneren Druckpotential ausgeglichen werden muss (Winter und Kirst 1991). In Makrophyten führen Veränderungen in der Salinität zu sofortigen Wasserflüssen entlang des osmotischen Gradienten. Dieser schnellen Reaktion folgt die osmotische Akklimatisierung durch die Anpassung der zellulären Lösungskonzentration. Aus diesen Prozessen resultiert ein mehr oder weniger konstanter Turgordruck. Ionen, wie Na^+ , K^+ und Cl^- und niedermolekulare organische Komponenten, stellen dabei die Haupt-Osmolyten dar (Bisson und Kirst 1995). Marinen Arten scheint die Osmoregulation und somit die Etablierung in den Brackwasserbedingungen erfolgreicher zu gelingen und sie „treffen“ sich mit den Süßwasserarten erst im Oligohalinicum (3-5) (Schramm 1996). Bereits Reinke (1889) nahm an, dass die meisten in die Ostsee eingewanderten Algen aus der Nordsee stammen. Das weitgehende Fehlen endemischer und neuer Brackwasserarten ergibt sich jedoch aus der Entwicklungsgeschichte der Ostsee und der erdgeschichtlich kurzen Zeit ihres Bestehens. Während die Nordsee bereits vor ca. 180 Mio. Jahren entstand, bildete sich die Ostsee erst nach der Weichsel-Eiszeit vor etwa 12 000 Jahren durch das Abschmelzen des Eisschildes und dem damit verbundenen eustatischen Anstieg des Meeresspiegels, sowie der isostatischen Bodenhebung (Björck 1995). Seitdem unterlag der Wasserkörper der Ostsee einigen drastischen Wechseln von Süßwasser- zu Salzwasser-Bedingungen. Diese resultierten in strukturellen Veränderungen zwischen limnischen und marinen Gemeinschaften (Berglund et al. 2005). Somit scheint die Einnischung von Arten im heutigen Ökosystem der Ostsee noch nicht abgeschlossen zu sein. Dies wird auch angesichts der hohen Anzahl von Neobiota deutlich, die, ohne bereits etablierte Arten zu verdrängen, in die Ostsee einwandern (Paavola et al. 2005; Schiewer 2008). Zusammenfassend, sind es für das Makrophytobenthos vor allem die ausgeprägten Gradienten und Fluktuationen der Salinität, die ihre Physiologie und damit die Verbreitungsgrenzen bestimmen. Doch auch andere Faktoren, wie Temperatur, Lichtklima, Nährstoffe und Substratvorkommen sind von nicht zu vernachlässigbarer Bedeutung (Schramm 1996).

Die Küste vor dem Hütelmoor liegt mit Salinitäten um ~ 12 in einem Salinitätsbereich in dem unter Umständen minimale Schwankungen der Salinität zu drastischen Veränderungen in der Artenzusammensetzung des Makrophytobenthos führen können. Submarine Grundwasseraustritte (SGD) können die umgebende Umwelt durch eine Veränderung der Salinität, der Temperatur oder des Nährstoffregimes beeinflussen (Johannes 1980; Burnett et al. 2003; Kotwicki et al. 2014). In der Ostsee wurden solche Grundwasseraustritte in der Eckernförder Bucht, der Danziger Bucht, dem Finnischen Meerbusen und vor Südschweden beobachtet (Viventsova und Voronov 2003; Schlüter et al. 2004; Szymczycha et al. 2012). Sie sind jedoch überall zu erwarten, wo positive hydraulische Gradienten zwischen Grundwasser und Meer herrschen. Die Grundwassersituation des Hütelmoores stellt sich als Resultat von Zustrom aus dem Einzugsgebiet (EZG), der klimatischen Wasserbilanz und der Verbindung zur Ostsee dar (Miegel et al. 2016). Das Küstenmoor liegt fast auf Meereshöhe, mit topographischen Erhöhungen zwischen $-0,4$ m im zentralen Teil bis zu 1 m über dem mittleren Meeresspiegel im eigentlichen Moorbereich. Die Mächtigkeit des Torfkörpers steigt vom Rande des Waldes im Nordosten zu der Schuttdüne am nördlichen Strand zu einem Maximum von 3 m an. Er liegt auf einem Sandaquifer mit variabler Ausdehnung von 1 bis >7 m und wird von unten durch glazialen Geschiebemergel begrenzt. Ein Grundwasseraustritt wird aus dem Torf erwartet, ist aber auch über das Sandaquifer möglich (Abbildung 4). Das Makrophytobenthos im Flachwasserbereich vor dem Hütelmoor könnte sich in dem Einflussbereich solcher submariner Grundwasseraustritte befinden und somit besonderen Salinitätsschwankungen und veränderten Nährstoffbedingungen unterliegen.

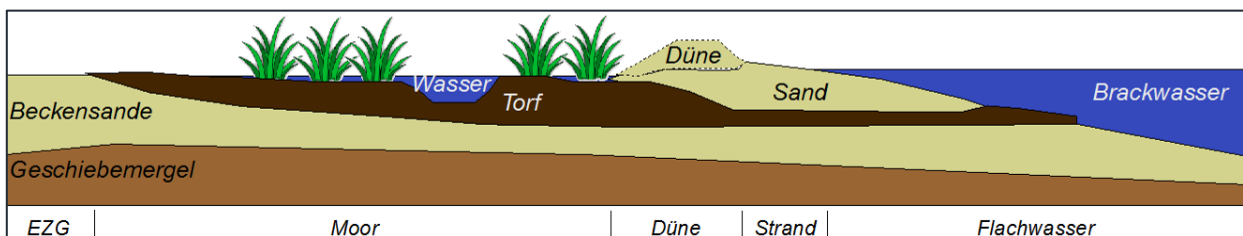


Abbildung 4: Schematische Darstellung der transaktionalen Struktur des Küstenbereichs am Standort Hütelmoor. Während der Geschiebemergel als Grundwasserstauer fungiert, stellen die Beckensande als Sandaquifer einen Grundwasserleiter dar. Ein Grundwasseraustritt in die Ostsee ist somit über das Sandaquifer oder über die Torfschicht zu erwarten, die an manchen Bereichen an der Küste Flachwasser an die Oberfläche tritt (Abbildung verändert nach Jurasinski et al. 2018).

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, den Einfluss landseitiger Stoffeinträge und Salinitätsschwankungen auf die Artenzusammensetzung und Produktivität von Makrophytobenthos im Flachwasser der Ostsee zu untersuchen. Um die möglichen Auswirkungen eines terrestrischen Eintrags auf die Primärproduzenten bestimmen zu können, ist in einem ersten Schritt eine Makrophytobenthos-Erfassung im Einflussbereich des Küstenmoores nötig. Diese soll Aufschluss über die saisonale taxonomische Artenzusammensetzung sowie die Beeinflussung des Makrophytobenthos durch submarine Grundwasseraustritte geben. Im nächsten Schritt sollen in Laborexperimente die Salinitäts-Limitationszustände von repräsentativen Arten anhand von Photosynthesemessungen bestimmt werden. In einem dritten Schritt soll durch die Analyse der stabilen Kohlenstoff- und Stickstoffisotope in Makrophyten herausgefunden werden, ob sich in der Ostsee vor dem Hütelmoor standortspezifische Isotopensignaturen nachweisen lassen, die auf zusätzliche Nährstoffeinträge hindeuten. Auf der Basis dieser Ergebnisse können anschließend die Schlüsselfaktoren, welche die Makrophytobenthos-Gemeinschaft in ihrer Zusammensetzung und Produktivität beeinflussen, bestimmt werden.

Aus diesem Bedingungskomplex wurden folgende drei Hypothesen abgeleitet, auf die sich alle durchgeführten Analysen stützten:

- (1) Durch den Einfluss des Küstenmoores kommt es in der vorgelagerten Ostsee zu einer veränderten Artenzusammensetzung des Makrophytobenthos.
- (2) Ostseealgen zeigen eine standortspezifische Toleranz gegenüber osmotischem Stress (Salinität).
- (3) Der Einfluss terrestrischer Nährstoffeinträge vor dem Hütelmoor lässt sich durch Unterschiede in der stabilen Kohlenstoff- und/ oder Stickstoff-Isotopensignatur in Makroalgen nachweisen.

2 Zusammensetzung von Makroalgengemeinschaften auf Torf- und Steinsubstrat in der Mecklenburger Bucht

2.1 Motivation

Der Anstieg des Meeresspiegels ist ein weltweit beobachteter Prozess, der hauptsächlich durch den Klimawandel verursacht wird (z.B. Church et al. 2013). In welchem Ausmaß sich Veränderungen im Klima auf die hydrographischen Bedingungen der Ostsee in Zukunft auswirken werden, wird zurzeit noch erforscht. Aktuelle Studien zeigen weltweit einen schnellen Anstieg des Meeresspiegels (Nerem et al. 2018). Im Fall der südlichen Ostsee kommt zusätzlich noch die isostatische Absenkung der Küste hinzu (Johansson et al. 2014). Darüber hinaus gibt es Anzeichen, dass sich die Wassertemperatur der Ostsee erhöht (MacKenzie und Schiedek 2007) und die Winter milder geworden sind (Hagen und Feistel 2005). Gleichzeitig scheinen die Niederschläge insgesamt zuzunehmen, wobei es im Besonderen zu reduzierten Niederschlägen im Sommer und erhöhten Niederschlägen im Winter und Frühling kommt (Hänninen et al. 2000; Feistel et al. 2008). Zur Zeit wird davon ausgegangen, dass sich diese Phänomene in der Zukunft noch verstärken werden (The BACC II Author Team 2015). Als Ergebnis dieser Prozesse wird ein intensivierter Wasser- und Stoffaustausch zwischen Land und Meer erwartet. Da Küstenmoore durch ihre natürliche tiefe Lage oft in enger Wechselwirkung mit dem Meer stehen (Jurasinski et al. 2018), ist es von großer Bedeutung, die dort vorherrschenden Stoff- und Nährstoffflüsse zu erfassen. In welchem Ausmaß es in der Ostsee vor dem Hütelmoor zu submarinen Grundwasseraustritten oder anderen Einflussnahmen des Küstenmoores kommt, ist zurzeit noch Gegenstand der Forschung. Für die Makrophytengemeinschaft sind im Besonderen solche Grundwasseraustritte von Bedeutung, die einen Einfluss auf den Salzgehalt des Umgebungswassers nehmen. Lokale Schwankungen in der Salinität könnten zu einem zusätzlich auf die Makrophyten wirkenden Salzstress führen und sowohl das Vorkommen von Arten, als auch ihre Abundanz beeinflussen. Neben der Salinität stellt auch die Verfügbarkeit von Substrat in vielen Regionen der Ostsee einen bedeutenden Faktor dar, der das Vorkommen von Makrophyten stark beeinflusst (Malm und Isaeus 2005; Lappalainen et al. 2019). In den Küstenbereichen der deutschen Ostsee lassen sich in der photischen Zone meist Mischsubstrate vorfinden, die aus Hart- und Weichboden gebildet werden. In der Mecklenburger Bucht wird das für Makroalgen

verfügbare natürliche Hartsubstrat aus eiszeitlichen Ablagerungen von Felsbrocken, Steinen (Gerölle, Geschiebe, Schutt), sowie Kiesen gebildet. Diese bestehen aus saurem magmatischen (Granit) oder metamorphischen Gestein (Gneis) (Kautsky et al. 2017). In dieser Arbeit treten als Besonderheit zusätzlich die im Flachwasser der Ostsee austreichenden Torfschichten des Küstenmoores auf. Dieser unregelmäßig an die Sedimentoberfläche tretende Torf scheint ein für Makroalgen besiedelbares Substrat zu bilden (Abbildung 5). Mit Hilfe von geo-akustischen Vermessungen und Sedimentkernanalysen, konnte bereits herausgefunden werden, dass sich der Torfkörper von der Küstenlinie bis 90 m seewärts im Sediment der Ostsee erstreckt und eine geschätzte Fläche von 0,16–0,2 km² aufweist (Kreuzburg et al. 2018). Makrophyten, die auf diesem Unterwassertorf wachsen, könnten dort z.B. auch durch Einträge von Nährstoffen aus dem Torf beeinflusst sein. Neben Grundwasseraustritten könnte auch ein solcher Nährstoffeintrag, eine Auswirkung des Küstenmoores auf die Makrophytengemeinschaft vor dem Hütelmoor darstellen.

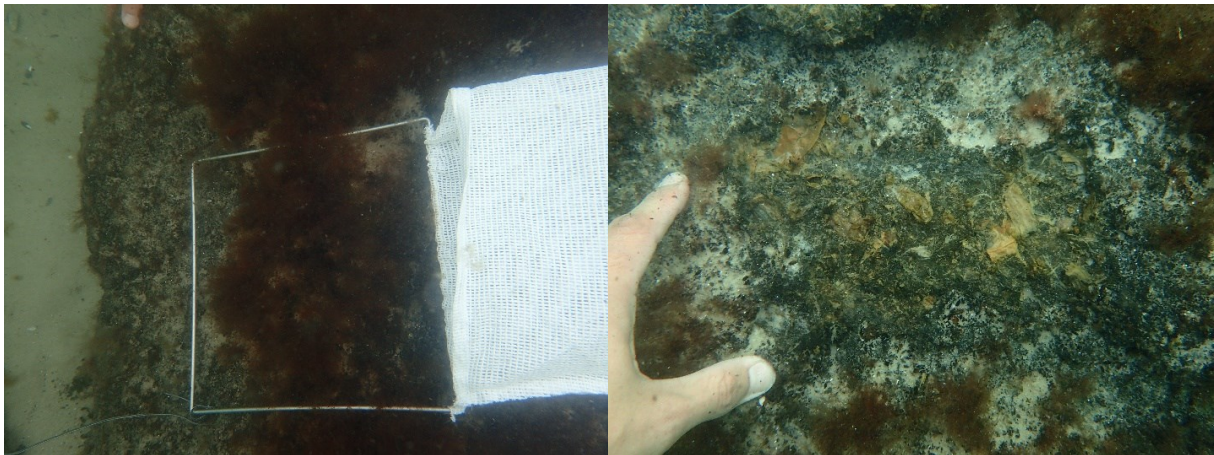


Abbildung 5: Mit Rotalgen bewachsenes Torfsubstrat in der Ostsee vor dem Hütelmoor im Juli 2016. (Fotos: eigene Aufnahmen)

Da für die Ostsee zahlreiche Beschreibungen der starken saisonalen Variabilität in Makroalgengemeinschaften vorliegen (z.B. Waern 1952; Wallentinus 1979; Berglund et al. 2003), stellt die Saisonalität bei Feldstudien einen wichtigen zu berücksichtigenden Faktor dar. Des Weiteren muss auch die ausgeprägte Tiefenzonierung in der südwestlichen Ostsee berücksichtigt werden (Schwenke 1996). Ein allgemeines Charakteristikum von Brackwassern ist das Phänomen einer Verschiebung der Verbreitungsgrenzen der eulitoralen Tier- und Pflanzenarten in größere Tiefen (Remmert 1968; Schramm 1996). Dieser Prozess

der Brackwassersubmergenz (Wærn 1965) ist in der Ostsee durch die Toleranzfähigkeit von niedrigen Salinitäten der Arten und nicht durch einen vertikalen Salzgradienten gesteuert (Kautsky et al. 2017). Besonders wird dieser Prozess bei den Deckalgenarten *Fucus vesiculosus* L. 1753, *Fucus serratus* L. 1753 und *Saccharina latissima* (L.) Lane, Mayes, Druehl & Saunders 2006 deutlich. So ändert sich die durchschnittliche obere Verbreitungsgrenze der relativ euryhalinen Tangart *S. latissima* von 1,5 m im Skagerrak, zu 4 m im Kattegat (Pedersén und Snoeijis 2001). Diese Art erreicht ihre geografische Verbreitungsgrenze in der südlichen Zentralen Ostsee, wo ihre obere Grenze bei ~20 m liegt (Waern 1952; Wærn 1965; Pedersén und Snoeijis 2001). Dahingegen kommt es bei den beiden intertidalen Arten *F. vesiculosus* und *F. serratus* entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee zu einer Ausdehnung ihrer durchschnittlichen unteren Verbreitungsgrenze von 1-2 m zu maximalen 15-20 m (Kautsky et al. 2017). Dies lässt sich zum Teil durch eine verringerte Konkurrenz erklären, da die Artenanzahl entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee sukzessiv sinkt (Torn et al. 2006). Das hieße, dass während in der Nordsee die oberen und unteren Verbreitungsgrenzen von Arten stark durch interspezifische Konkurrenz bestimmt sind, in der Ostsee bestimmte Arten durch die Abnahme der Artendiversität sowie der Schwächung von Konkurrenten durch Salzstress, weiter entlang des Tiefengradienten vordringen (Kautsky et al. 2017). Kautsky et al. (2017) weist jedoch darauf hin, dass *F. vesiculosus* und *F. serratus* an Standorten, an denen sie gemeinsam vorkommen, im Bereich von ~3 bis 10-12 m Tiefe einen Gürtel aus etwa gleichen Anteilen bilden. Dies könnte nach Meinung der Autoren darauf hindeuten, dass die Konkurrenz zwischen den beiden Arten in der Ostsee weniger stark ausgeprägt sein könnte. Basierend auf diesen besonderen Bedingungen der Ostsee wurde in der vorliegenden Arbeit zur Erfassung des Einflusses des Küstenmoores eine einjährige Feldstudie an drei Standorten in der Mecklenburger Bucht konzipiert. Diese erfasste sowohl die zeitliche Variabilität, als auch die Verteilung des Makrophytobenthos über den Tiefengradienten. Der Einfluss des Hütelmoors auf die Artenzusammensetzung und Produktivität von Makrophyten wurde dabei in Form von Grundwasseraustritten sowie in der Bereitstellung von Torfsubstrat vermutet. Um mögliche Unterschiede in der Besiedlung von Torf- und Steinsubstrat zu untersuchen, war es notwendig, die Biomasse und Artzusammensetzung beider Substrattypen vor dem Hütelmoor zu erfassen und mit benachbarten, vom Moor unbeeinflussten Standorten zu vergleichen.

Dafür wurden in dieser Arbeit zusätzlich zum Standort Hütelmoor, zwei Vergleichsstandorte in der Mecklenburger Bucht ausgewählt. Bei einem handelt es sich um einen nahe zum Hütelmoor gelegenen Ostseeabschnitt vor Hohe Düne (Rostock). Dieser befindet sich in direkter Nähe zur Warnow-Mündung, um die potentielle Auswirkung der Flussmündung auf das Makrophytobenthos zu erfassen. Der zweite Vergleichsstandort wurde vor Kühlungsborn gelegt und weist eine größere Distanz zum Küstenmoor auf. An beiden Vergleichsstandorten wurde jeweils ein, am Standort Hütelmoor zwei Transekte festgelegt, die saisonal in drei Tiefenstufen beprobt wurden.

2.2 Material und Methoden

2.2.1 Untersuchungsgebiet

Das Gebiet „Heiligensee und Hütelmoor“ stellt ein Teilgebiet der Rostocker Heide dar, welches 2004 von der Europäischen Kommission gemäß der Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie (Richtlinie 92/43/EWG) als „besonderes Schutzgebiet“ ausgewiesen wurde. Das Küstenmoor im Naturschutzgebiet (NSG) „Heiligensee und Hütelmoor“ besteht aus dem See Heiligensee, einem Niedermoorkomplex, sowie einem kleinen Torfmoor, dem eigentlichen Hütelmoor. Da viele Einheimische das gesamte Gebiet als Hütelmoor bezeichnen, wird dies auch im Folgenden getan. Das NSG liegt nord-östlich von Rostock (N 54°12' N, E 12°10') und besitzt eine Fläche von etwa 490 ha (UMV 2003), zu der ein etwa 3 km langen Küstenabschnitt gehört. Während der letzten Eiszeit war das Gebiet mit Eis überzogen, was die Deposition von massiven Geschiebemergelschichten auf eozäne Sedimente zur Folge hatte. Aus einer hydrologischen Perspektive stellt das Hütelmoor ein Versumpfungsmoor (Hahn et al. 2015) dar. Dieses entwickelte sich während der Littorina Transgression, als der steigende Meeresspiegel eine Stauung des landseitigen Grundwassers verursachte. Durch die isostatische Landabsenkung und den eustatischen Wasserspiegelanstieg kam es im Gebiet immer wieder zu Phasen mit Salzwasserüberflutungen. Es wird vermutet, dass durch diese Überschwemmungen Sandschichten zwischen den Torfhorizonten abgelagert wurden und so immer wieder die Entwicklung des Moors unterbrachen (Ikels 2011). Heutzutage zeigen sich an der Küste des Hütelmoores deutliche Zeichen des Landverlusts an die Ostsee. Diese äußern sich in Form von

Torfschichten, die am Strand und in der Ostsee vorgefunden werden können- vor allem im nördlichen Teil des Gebiets, nahe des Heiligensees. Das Klima ist typisch für den Übergangsbereich zwischen dem atlantisch-maritimen Klima des westlichen Teils der deutschen Küste und dem eher kontinentalen Klima, das sich am östlichsten Punkt der deutschen Küste auftut (Voigtländer et al. 1996). Der durchschnittliche Niederschlag beläuft sich auf 645 mm, die durchschnittliche Jahrestemperatur beträgt 9,2°C (1987–2010) (Koebsch et al. 2013). Die Küste vor dem Hütelmoor ist überwiegend von Westwindbedingungen geprägt, welche zu einem Nordost-gerichteten Sedimenttransport und einer Sedimentakkumulation entlang der Halbinsel Fischland-Darß führen (Lampe et al. 2011). Bei der Auswahl der Vergleichsstandorte Hohe Düne und Kühlungsborn wurde darauf geachtet, dass es sich auch hier um Ausgleichsküsten mit einer vergleichbaren Exponiertheit handelte (Abbildung 6). Durch die räumliche Nähe zum Hütelmoor können auch die klimatischen Bedingungen als gleich angesehen werden.

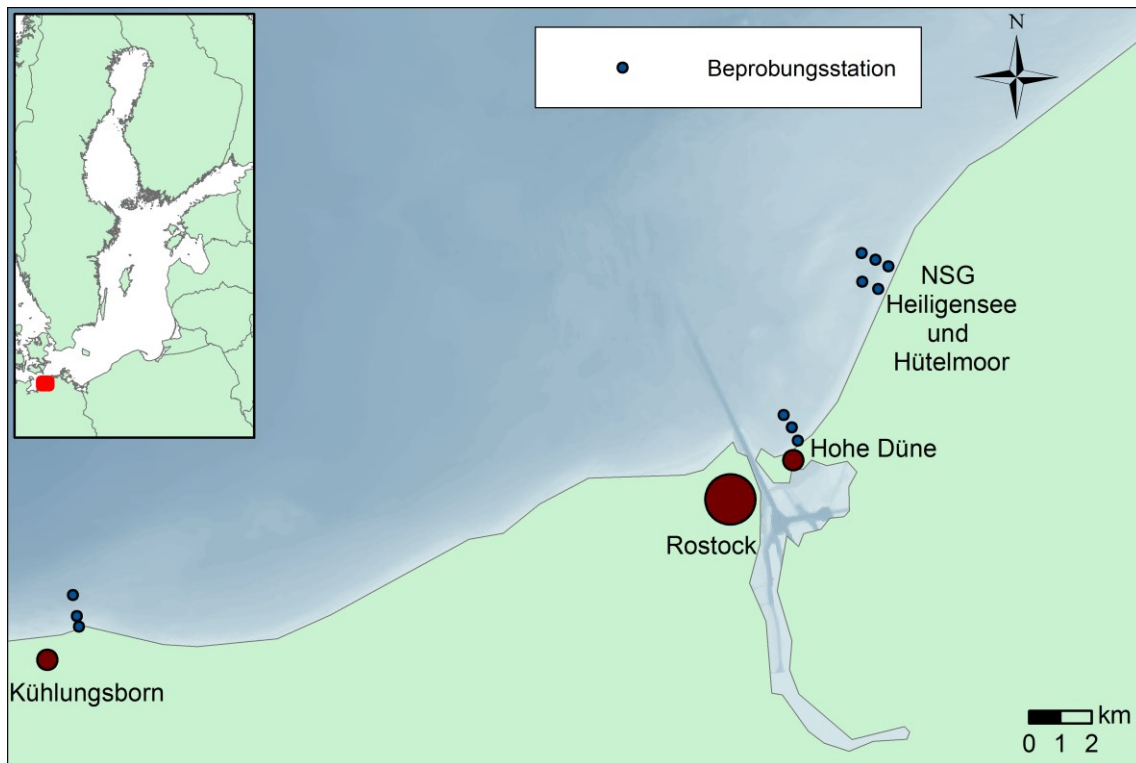


Abbildung 6: Karte der Untersuchungsgebiete Hütelmoor, Hohe Düne, Kühlungsborn (von Osten nach Westen). Die Geodaten stammen von: GADM: <https://gadm.org/data.html>.

2.2.2 Probenahme und Transektkartierung

Zunächst wurde vor dem etwa 3 km langen Küstenabschnitt vor dem Hütelmoor mit Hilfe einer geschleppten Unterwasserkamera (Underwater cam, Zhejiang Sunfine Industrial Co., Ningbo, China) das Vorkommen von Hartsubstrat kartiert. Dafür wurden 1 km lange Transekte in einem Abstand von 200 m mit einem Boot abgefahren. Während der südliche Teil des Gebiets fast ausschließlich aus Sanden und Kiesen bestand, wurden im nördlichen Bereich auf Höhe des Heiligensees größere Bereiche mit Hartsubstrat vorgefunden. Dabei handelte es sich hauptsächlich um Steine (6-30 cm) und vereinzelt Blöcke (30-100 cm). In diesen Bereich wurde das erste Transekt (HM1) gelegt. Das zweite Transekt sollte das Torfsubstrat abdecken (HM2) und wurde an die einzige Stelle gelegt, an der Torf an der Sedimentoberfläche lag. Die Vergleichstransekte in Hohe Düne (HD) und Kühlungsborn (KB) wurden ebenfalls nach der Anwesenheit von Hartsubstrat ausgesucht. Anhand des vorhandenen Hartsubstrats und dem Vorkommen von Makrophyten wurden in jedem Transekt drei Beprobungsstationen in drei möglichst ähnlichen Tiefenstufen gewählt (2 m, 5 m und 7-10 m), sowie einem ähnlichen Abstand zur Küste (50 m, 400-500 m und 900-1000 m). Daraus ergaben sich drei Standorte (Hütelmoor, Hohe Düne, Kühlungsborn) und vier Transekte, die saisonal im Frühling, Sommer und Herbst 2016 sowie im Frühling 2017 beprobt wurden (Datum siehe Anhang S1). Die Probenahmen erfolgten getrennt nach Standorten, wobei jeweils an allen Beprobungsstation (2 m, 5 m, 7-10 m) sechs Kratzproben mit Tauchern genommen wurden (Abbildung 7). Jede Kratzprobe umfasste den Bewuchs einer 40 cm x 40 cm großen Fläche (0,16 m²). Die gesammelten Makrophyten wurden noch unter Wasser in Zip-Lock-Beuteln verstaut. In einem zweiten Schritt wurde das Transekt der Länge nach abgetaucht, videodokumentiert und mit Hilfe einer vom Taucher geschleppten GPS-Boje georeferenziert (Schories und Niedzwiedz 2012). Videoaufnahmen wurden mit einer GoPro-Kamera (HERO5 Black, GoPro Inc., San Mateo, USA), die Fotoaufnahmen der Zählrahmen mit einer Olympus-Tough-TG-4-Unterwasserkamera (Olympus Corp., Tokyo, Japan) aufgenommen. Nach der Probenahme wurden die Proben in Kühlboxen transportiert und in einem Kühlraum in Habitatwasser bis zur weiteren Verarbeitung am nächsten Tag gelagert. Die Algen wurden nach dem morphologischen Artkonzept bis auf Artniveau bestimmt (nach Kornmann und Sahling 1977; Pankow et al. 1990; Braune und Guiry 2011). Die Aktualität des Artnamens wurde mit der Datenbank AlgaeBase (Guiry und Guiry 2019)

abgeglichen und wenn nötig aktualisiert. Die Algenproben wurden nach der Bestimmung kurz mit destilliertem Wasser gespült, um Sediment- und Salzreste zu entfernen. Schließlich wurde die Frischmasse ($g_{(Art)}/Z\ddot{a}hlrahmen$) mit einer Feinwaage (LA 120 S, Sartorius AG, Göttingen) erfasst und die Proben bei -20°C eingefroren.

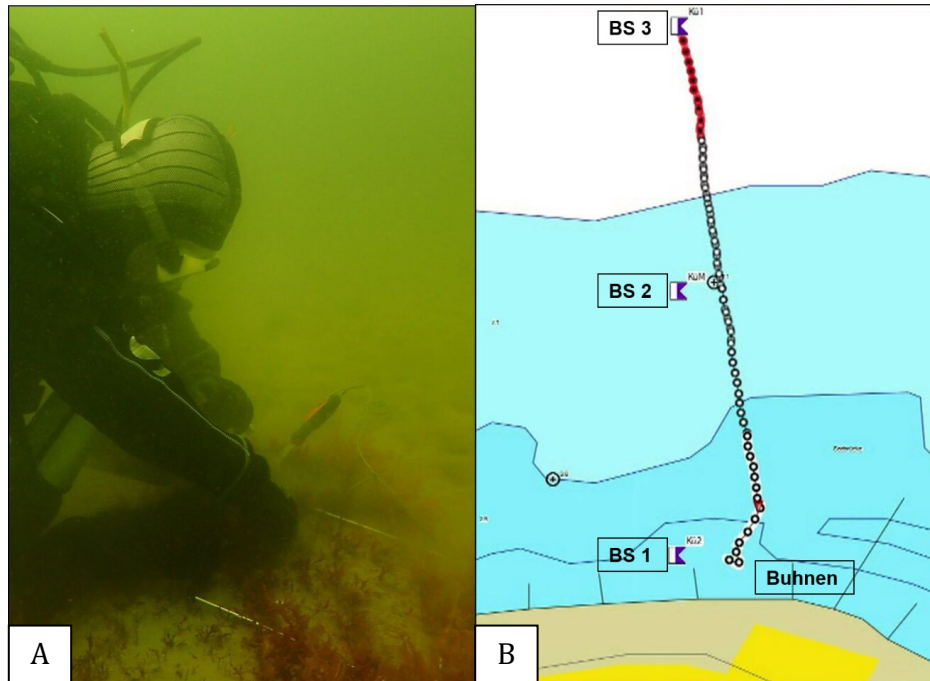


Abbildung 7: Probenahme unter Wasser. (A) An jeder Beprobungsstation wurden sechs Kratzproben genommen. (Foto: Hanna Schade, Universität Rostock). (B) GPS-Track einer Transektkartierung. Die α -Flaggen zeigen die Beprobungsstationen an. Die Geodaten wurden vom Bundesamt für Seeschifffahrt und Hydrographie zur Verfügung gestellt.

2.2.3 Salinitäts- und Lichtmessungen

Salinität und Temperatur wurden alle 30 min in jedem Transekt über den gesamten Jahresgang gemessen. Die Messung erfolgte durch autonome Leitfähigkeits-Temperatur-Daten-Logger (HOB0—U24-002, Onset Ltd., Cape Cod, Massachusetts, USA), die mit Kabelbindern an den Buhnen befestigt wurden. Die Logger wurden etwa 0,5 m über dem Meeresboden ausgebracht. Nach Angaben des Herstellers liegt die Genauigkeit der spezifische Leitfähigkeit bei den Salinitätsmessungen bei $\sim 3\%$ und die für Temperaturmessungen bei $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Obwohl die Salinitätslogger alle vier bis acht Wochen ausgetauscht wurden, wurden die Salinitätssensoren besonders während der Sommermonate schnell mit Aufwuchs-Organismen überzogen. Dies führte teilweise zu nicht verwertbaren Daten. Um eine

Beeinflussung der Salinitätsdaten durch Aufwuchs ausschließen zu können, wurden für die Auswertung jeweils nur die 14 Tage nach Ausbringung für jeden Monat berücksichtigt. Für eine Abschätzung des Lichtregimes an den untersuchten Standorten wurde die relative Lichtintensität (in lux) mit an den Buhnen angebrachten Lichtsensoren (HOBO—UA-002-08, Onset Ltd., Cape Cod, USA) dauerhaft gemessen. Allerdings kam es aufgrund von Aufwuchs, sowie durch Wellenkraft, die zum Abbruch der Loggerhalterungen führte, zu großen Datenverlusten.

Die Messung der photosynthetisch aktiven Lichtstrahlung (in $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$) erfolgte mit einem 4π -Kugel-Sensor (Spherical Underwater Quantum Sensor LI-193, LI-COR, Lincoln, USA), der mit einem Gestell (Lowering Frame 2009S, LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) ins Wasser gelassen wurde. Die Intensität der PAR (photosynthetisch aktiven Strahlung) wurde direkt unter der Oberfläche sowie auf 1 m, 2 m, 3 m und 4 m Tiefe gemessen. Der Attenuations-Koeffizient $K(\text{PAR})$ pro Meter wurde nach folgender Formel berechnet (Smith 1968):

$$K_m(\text{PAR}) = \frac{\ln\left(\frac{I_1}{I_2}\right)}{Z_2 - Z_1}$$

I_1 und I_2 sind die jeweiligen Unterwasser gemessene Lichtintensitäten bei den Tiefen Z_1 und Z_2 .

Die Attenuation der Solareinstrahlung im Wasserkörper (in $\mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2} \text{nm}^{-1}$) wurde zusätzlich mit einem Spektroradiometer (SR-9910-V7, MACAM Photometrics Ltd, Livingston, GB) saisonal gemessen. Die Messung wurde nur bei wenig Wellengang und trockenen, konstanten Wetterbedingungen durchgeführt. Die Spektren wurden direkt unter der Oberfläche sowie auf 1 m, 2 m, 3 m und 4 m Tiefe, mit einem 1 nm Intervall im Bereich von 400-700 nm Wellenlänge aufgezeichnet.

2.2.4 Statistische Analyse

Um die Unterschiede zwischen den Anteilen an Braun-, Grün und Rotalgenbiomasse zwischen den Transekten über einen Jahresgang zu untersuchen, wurde der Kruskal-Wallis-Test verwendet. Dieser nicht-parametrische Test findet Verwendung, wenn die Voraussetzungen für eine Varianzanalyse (ANOVA) nicht gegeben sind. In dem hier analysierten Datensatz zeigte der Shapiro-Wilk-Test, dass nicht überall eine Normalverteilung der Daten vorlag. Die Gleichheit der Varianzen (Homoskedastizität) wurde mit dem Levene-Test getestet und lag in den meisten Fällen vor. Das Signifikanzniveau wurde auf 0,05 festgelegt. Für die Adjustierung

des p -Werts, wurde stets die Bonferroni Korrektur durchgeführt. Dieser Teil der Analyse wurde mit Hilfe der freien Software „R“ Version 3.5.3 (R Development Core Team 2014) durchgeführt. Es folgte eine multivariate Clusteranalyse mit der Software PRIMER Version 6 (Clarke und Gorley 2006). Für diese Analysen wurden die Biomassedaten logarithmisch transformiert und standardisiert. Um saisonale Unterschiede zwischen den Transekten zu untersuchen, wurden Ähnlichkeitsmatrizen nach dem „group average“-Verfahren unter Verwendung des Bray-Curtis-Koeffizienten, erstellt. Die Darstellungen der Clusteranalysen erfolgten in Form von Dendrogrammen, in denen ähnliche Objekte gruppiert dargestellt werden. Hinzu kam die grafische Darstellung in Multidimensionalen Skalierungs-Abbildungen („MDS-Abb.“), in denen Objekte räumlich umso näher zueinander dargestellt werden, je ähnlicher sie sich sind. Anschließend erfolgte eine Ähnlichkeitsanalyse (ANOSIM) (Clarke 1993).

2.3 Ergebnisse der Feldstudie

2.3.1 Gefundene Arten und Biomasseverteilung über den Tiefengradienten

In dieser Arbeit wurde im Zeitraum von April 2016 bis Mai 2017 auf Weichboden an den untersuchten Standorten als einzige Makrophytenart *Zostera marina* L. 1753 (Gewöhnliches Seegras) vorgefunden. Diese Art kam vor allem am Standort Hohe Düne und vereinzelt vor Kühlungsborn vor, während sie in den beiden Transekten vor dem Hütelmoor gar nicht gefunden wurde. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden deshalb in den folgenden Analysen nur Makrophyten, die auf Hartsubstrat (und Torf) wuchsen berücksichtigt. An den Standorten Hohe Düne (HD) und Kühlungsborn (KB) wurde nur ein Transekt (mit jeweils drei Beprobungsstationen über den Tiefengradienten) untersucht. Am Standort Hütelmoor wurde ein Transekt mit steinigem Hartsubstrat (HM1), sowie ein zweites, das über dem Torfsubstrat (HM2) verlief, beprobt. Die Artenliste (Tabelle 1) zeigte an allen drei Standorten, dass ein Großteil der gefundenen Arten von ephemeren, filamentösen Algen gebildet wurde. Zudem änderte sich die Artenanzahl über den Jahresgang.

Tabelle 1: Artenliste. Dargestellt sind die im Zeitraum 2016-2017 gefundenen Makroalgenarten an den Standorten Hütelmoor (HM1, HM2), Hohe Düne (HD) und Kühlungsborn (KB). HM2 weist als besonderes Charakteristikum Torfsubstrat auf.

	Gruppe	Art	Autor	HM	HM2	HD	KB
Frühling 2016	Phaeophyceae	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	(Dillwyn) Lyngbye 1819	x	x	x	
		<i>Halosiphon tomentosus</i>	(Lyngbye) Jaasund 1957	x		x	
		<i>Pilayella littoralis</i>	(L.) Kjellman 1872	x	x	x	
	Chlorophyceae	<i>Acrosiphonia arcta</i>	(Dillwyn) Gain 1912			x	
		<i>Chaetomorpha tortuosa</i>	(Dillwyn) Kleen 1874				x
		<i>Cladophora albida</i>	(Nees) Kützing 1843			x	x
		<i>Cladophora glomerata</i>	(L.) Kützing 1843			x	
		<i>Cladophora sericea</i>	(Hudson) Kützing 1843	x			x
		<i>Derbesia marina</i>	(Lyngbye) Solier 1846			x	x
		<i>Monostroma grevillei</i>	(Thuret) Wittrock 1866	x	x	x	
		<i>Rhizoclonium riparium</i>	(Roth) Harvey 1849				x
		<i>Spongomorpha aeruginosa</i>	(L.) Hoek 1963			x	x
		<i>Ulva compressa</i>	L. 1753				x
	Rhodophyceae	<i>Aglaothamnion tenuissimum</i>	Feldmann-Mazoyer 1941			x	x
		<i>Callithamnion corymbosum</i>	(Smith) Lyngbye 1819				x
		<i>Ceramium diaphanum</i>	(Lightfoot) Roth 1806	x		x	x
		<i>Ceramium virgatum</i>	Roth 1797	x		x	x
		<i>Coccotylus truncatus</i>	(Pallas) Wynne, Heine 1992				x
		<i>Cystoclonium purpureum</i>	(Hudson) Batters 1902		x	x	
		<i>Delesseria sanguinea</i>	(Hudson) Lamouroux 1813		x	x	x
		<i>Dumontia contorta</i>	(Gmelin) Ruprecht 1850	x	x	x	x
		<i>Melanothamnus harveyi</i>	(Bailey) Díaz-Tapia, Maggs 2017				x
		<i>Phycodrys rubens</i>	(L.) Batters 1902				x
		<i>Phyllophora pseudoceranooides</i>	(Gmelin) Dixon, Irvine 1977			x	x
		<i>Polysiphonia fucooides</i>	(Hudson) Greville 1824			x	x
		<i>Vertebrata nigra</i>	(Hudson) Díaz-Tapia, Maggs 2017				x
Sommer 2016	Phaeophyceae	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	(Dillwyn) Lyngbye 1819		x		
		<i>Haplospora globosa</i>	Kjellman 1872	x	x		
		<i>Pilayella littoralis</i>	(L.) Kjellman 1872	x	x		
	Chlorophyceae	<i>Chaetomorpha tortuosa</i>	(Dillwyn) Kleen 1874		x		x
		<i>Cladophora albida</i>	(Nees) Kützing 1843		x	x	x
		<i>Cladophora glomerata</i>	(L.) Kützing 1843		x		
		<i>Cladophora sericea</i>	(Hudson) Kützing 1843				x
		<i>Monostroma grevillei</i>	(Thuret) Wittrock 1866				x
	Rhodophyceae	<i>Callithamnion corymbosum</i>	(Smith) Lyngbye 1819	x	x	x	x
		<i>Gaillona hookeri</i>	(Dillwyn) Athanasiadis 2016			x	x
		<i>Ceramium deslongchampsii</i>	Chauvin ex Duby 1830	x	x		x
		<i>Ceramium diaphanum</i>	(Lightfoot) Roth 1806	x	x	x	x
		<i>Ceramium virgatum</i>	Roth 1797	x	x	x	x
		<i>Ceramium tenuicorne</i>	(Kützing) Waern	x			
		<i>Chondrus crispus</i>	Stackhouse 1797			x	
		<i>Coccotylus truncatus</i>	(Pallas) Wynne, Heine 1992				x
		<i>Delesseria sanguinea</i>	(Hudson) Lamouroux 1813	x	x	x	x
		<i>Dumontia contorta</i>	(Gmelin) Ruprecht 1850	x			x
		<i>Furcellaria lumbricalis</i>	(Hudson) J.V.Lamouroux 1813		x	x	
		<i>Phyllophora pseudoceranooides</i>	(Gmelin) Dixon, Irvine 1977				x
		<i>Polysiphonia fucooides</i>	(Hudson) Greville 1824	x	x	x	x

Herbst 2016	Phaeophyceae	<i>Ectocarpus siliculosus</i> <i>Pilayella littoralis</i>	(Dillwyn) Lyngbye 1819 (L.) Kjellman 1872	x	x	x	x
	Chlorophyceae	<i>Chaetomorpha linum</i>	(Müller) Kützing 1845			x	
		<i>Chaetomorpha tortuosa</i>	(Dillwyn) Kleen 1874				x
		<i>Cladophora albida</i>	(Nees) Kützing 1843		x	x	
	Rhodophyceae	<i>Callithamnion corymbosum</i>	(Smith) Lyngbye 1819			x	x
		<i>Gaillona hookeri</i>	(Dillwyn) Athanasiadis 2016		x		
		<i>Ceramium diaphanum</i>	(Lightfoot) Roth 1806	x	x	x	x
		<i>Ceramium virgatum</i>	Roth 1797	x	x	x	x
		<i>Chondrus crispus</i>	Stackhouse 1797			x	
		<i>Coccotylus truncatus</i>	(Pallas) Wynne, Heine 1992				x
		<i>Cystoclonium purpureum</i>	(Hudson) Batters 1902	x	x	x	x
		<i>Delesseria sanguinea</i>	(Hudson) Lamouroux 1813	x			x
		<i>Dumontia contorta</i>	(Gmelin) Ruprecht 1850	x			
		<i>Phyllophora pseudoceranoides</i>	(Gmelin) Dixon, Irvine 1977				x
		<i>Polysiphonia fucoides</i>	(Hudson) Greville 1824	x	x	x	x
		<i>Spermothamnion repens</i>	(Dillwyn) Magnus 1873			x	
Frühling 2017	Phaeophyceae	<i>Desmarestia viridis</i>	(Müller) Lamouroux 1813		x		x
		<i>Ectocarpus siliculosus</i>	(Dillwyn) Lyngbye 1819	x	x	x	
		<i>Halosiphon tomentosus</i>	(Lyngbye) Jaasund 1957	x		x	
		<i>Pilayella littoralis</i>	(L.) Kjellman 1872	x	x	x	x
	Chlorophyceae	<i>Acrosiphonia arcta</i>	(Dillwyn) Gain 1912	x	x	x	
		<i>Chaetomorpha melagonium</i>	(Weber & Mohr) Kützing 1845			x	
		<i>Cladophora albida</i>	(Nees) Kützing 1843			x	x
		<i>Cladophora sericea</i>	(Hudson) Kützing 1843	x		x	x
		<i>Monostroma grevillei</i>	(Thuret) Wittrock 1866	x	x	x	
		<i>Spongomorpha aeruginosa</i>	(L.) Hoek 1963				x
		<i>Ulva compressa</i>	L. 1753			x	
	Rhodophyceae	<i>Aglaothamnion tenuissimum</i>	Feldmann-Mazoyer 1941				x
		<i>Callithamnion corymbosum</i>	(Smith) Lyngbye 1819	x	x	x	x
		<i>Ceramium diaphanum</i>	(Lightfoot) Roth 1806	x	x	x	
		<i>Ceramium virgatum</i>	Roth 1797	x	x	x	x
		<i>Coccotylus truncatus</i>	(Pallas) Wynne, Heine 1992				x
		<i>Delesseria sanguinea</i>	(Hudson) Lamouroux 1813	x	x	x	x
		<i>Dumontia contorta</i>	(Gmelin) Ruprecht 1850	x	x	x	x
		<i>Phyllophora pseudoceranoides</i>	(Gmelin) Dixon, Irvine 1977				x
		<i>Polysiphonia fucoides</i>	(Hudson) Greville 1824	x	x	x	x

Zusammengefasst für alle drei Standorte zeigte die Artenzahl Werte von 26 (Frühling 2016), 21 (Sommer), 17 (Herbst) und 20 (Frühling 2017). In den vier Transekten zeigten sich teilweise Unterschiede in der An- und Abwesenheit von einzelnen Arten, allerdings gab es hier keine Hinweise auf eine standortspezifische Artengemeinschaft vor dem Hütelmoor. Dies traf insbesondere auch für das Torftransekt zu.

Abbildung 8 zeigt die Verteilung der Biomasse entlang des Tiefengradienten der beiden Transekte am Standort Hütelmoor. Sowohl auf dem Steinsubstrat (HM1), als auch auf dem Torftransekt (HM2) war die Biomasse in 2 m Wassertiefe am höchsten und sank danach

drastisch mit zunehmender der Tiefe ab. Auf 7 m erfolgte in HM1 im Frühling 2016 und Sommer wieder eine leichte Zunahme der Biomasse. Für HM2 können für größere Tiefen als 5 m keine Angaben gemacht werden, da innerhalb des 1 km langen Transekts dort kein Hartsubstrat mehr vorzufinden war. Die Biomasse auf dem Steinsubstrat in 2 m Tiefe war im Frühling jeweils deutlich höher als auf dem benachbarten Torfsubstrat.

Die höchste durchschnittliche Biomasse trat in HM1 ($222 \pm 46 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, $M \pm \text{SD}$) und HM2 ($65 \pm 8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, $M \pm \text{SD}$) jeweils im Frühling 2016 auf.

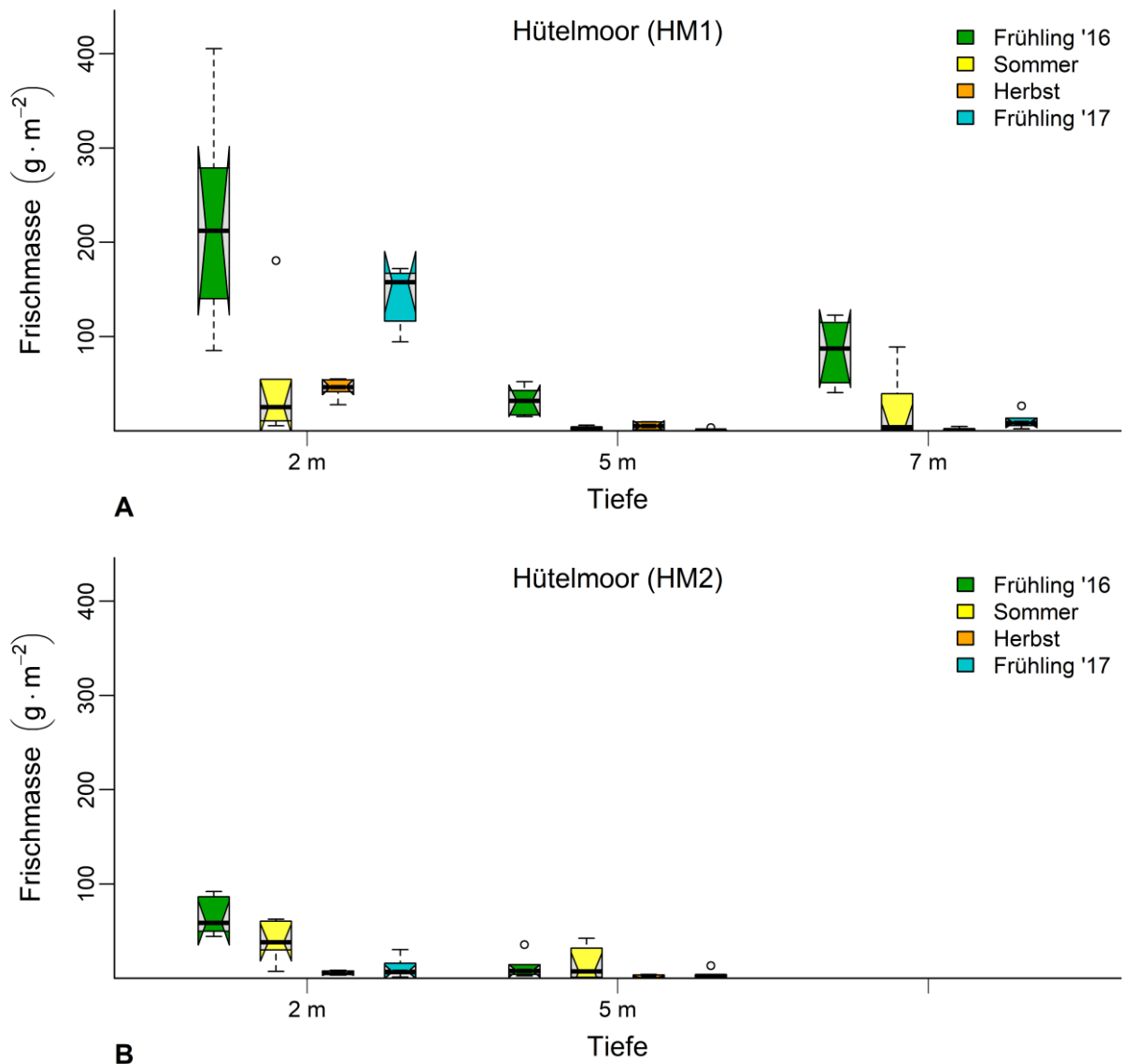


Abbildung 8: Makroalgen-Frischmasse in 2-7 m vor dem Hütelmoor über einen Jahresgang. (A) Steinsubstrat (HM1), (B) Torfsubstrat (HM2).

Auch am Standort Hohe Düne wurde eine ähnliche Verteilung der Biomasse über die Tiefe beobachtet. Auch hier traten die höchsten Biomassewerte in der flachsten Tiefenstufe auf und nahmen mit zunehmender Tiefe ab (Abbildung 9). Die höchste durchschnittliche Biomasse trat im Sommer auf 2 m Tiefe auf ($113 \pm 21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, $M \pm \text{SD}$).

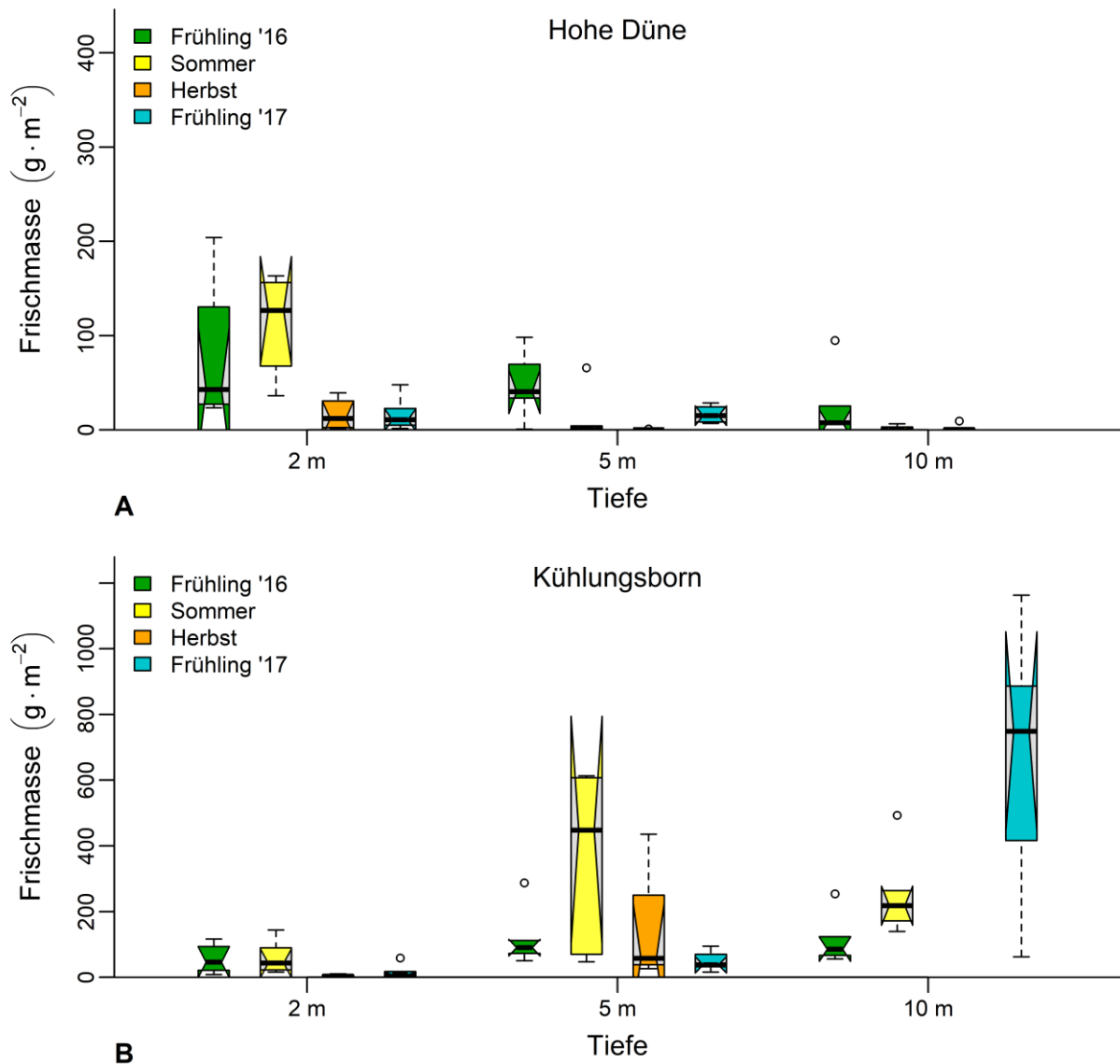


Abbildung 9: Makroalgen-Frischmasse in 2-10 m vor Hohe Düne (A) und Kühlungsborn (B) über einen Jahresgang.

Im Gegensatz dazu trat in Kühlungsborn eine Biomasseverteilung auf, die mit steigender Tiefe zunahm und ihre höchsten Werte je nach Jahreszeit in 5 m ($372 \pm 104 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, $M \pm \text{SD}$) oder 10 m ($671 \pm 157 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, $M \pm \text{SD}$) Wassertiefe zeigte. Im Vergleich dazu wurde in einer Tiefe von 2 m

eine viel geringere Biomasse vorgefunden. So trat im Frühling 2016 eine Biomasse von $60 \pm 20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ($M \pm \text{SD}$) auf, die vergleichbar mit der Biomasse der anderen Transekte in dieser Tiefe und Jahreszeit war. Der Unterschied zwischen den Tiefenstufen in Kühlungsborn wurde durch das dominante Vorkommen von *Phyllophora pseudoceranoides* und *Coccotylus truncatus* ($\sim 70\%$ der Gesamtbiomasse) bedingt. Es fiel auf, dass dieser Unterschied zwischen den Tiefenstufen im Frühling 2016 weniger stark auftrat und sich die Biomasse über die drei Beprobungsstationen nur geringfügig unterschied.

2.3.2 Salinitätsregime und Lichtklima

Der Vergleich der Monatsmittelwerte der Salinität, zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den vier untersuchten Transekten (ANOVA, $p > 0,05$). Über den Jahresgang trat ein ähnlicher Verlauf der Salinität in allen vier Transekten auf, mit einem Minimum von 8,8 und einem Maximum von 18,2 (Abbildung 10). Insgesamt zeigte das Salinitätsregime an allen untersuchten Standorten große tägliche und monatliche Schwankungen.

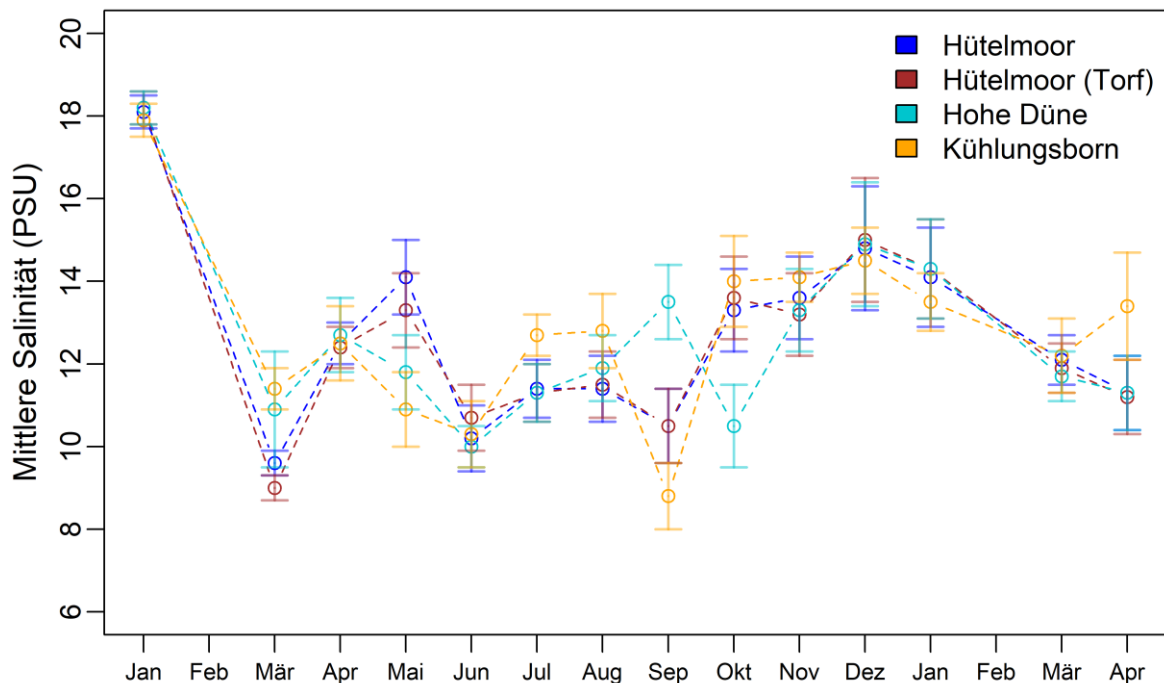


Abbildung 10: Monatsmittelwerte der Oberflächensalinität in den Transekten. Die Messungen erfolgten in einem 30 min Rhythmus mit Leitfähigkeits-Loggern, die an den Buhnen befestigten waren. Für jeden Monat wurden die Messungen von 14 Tage ausgewertet.

Die Messung der Attenuationsspektren nahe des Hütelmoors zeigte eine starke Abschwächung der Solareinstrahlung in der Wassersäule (Abbildung 11).

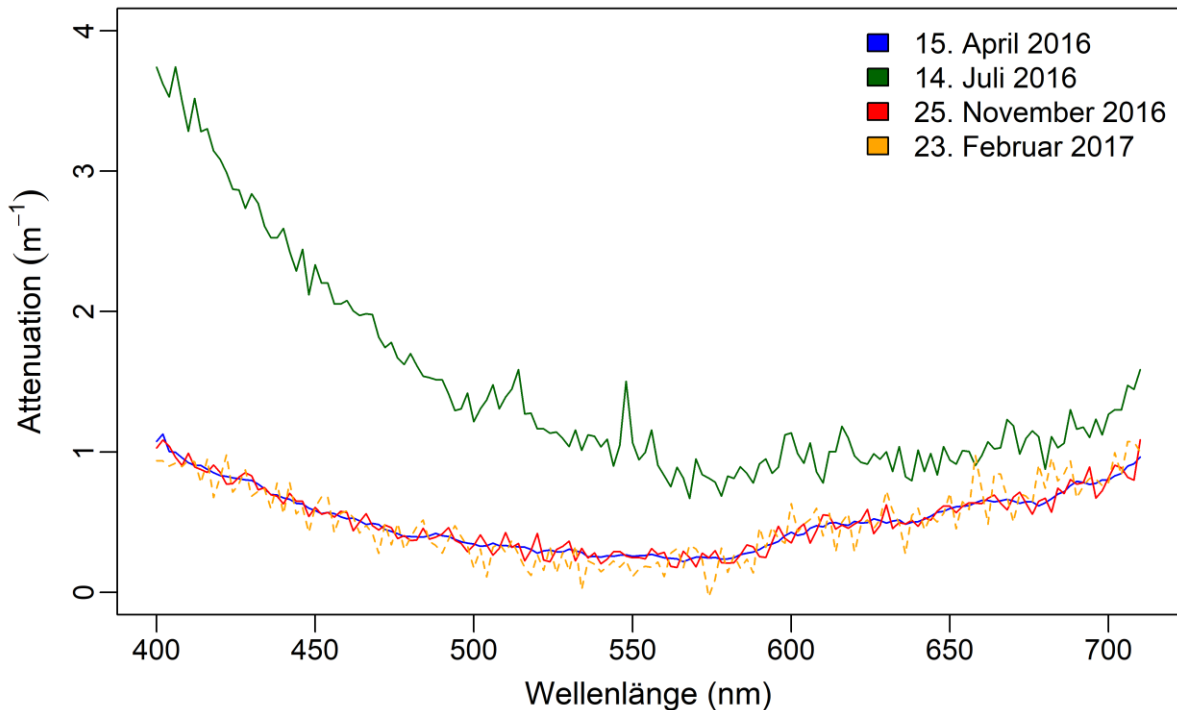


Abbildung 11: Saisonale Attenuationsspektren nahe des Hütelmoors. Es wurden jeweils 7 Profile ausgewertet ($n=7$).

2.3.3 Rot-, Grün-, und Braunalgen-Biomasse auf Torf-und Steinsubstrat

Durch die während der Feldstudie durchgeführten Salinitätsmessungen konnten keine Unterschiede in der Standortsalinität festgestellt werden. Durch die Positionierung der Leitfähigkeits-Logger an den Buhnen, konnten diese kleine, lokal auftretende Salinitätsschwankungen nicht innerhalb des gesamten Transekts erfassen. Besonders, da die potentiellen Grundwasseraustritte vor dem Hütelmoor an der Stelle erwartet wurden, an der das Torfsubstrat an die Oberfläche des Meeresbodens austritt, könnte es dort zu einer Beeinflussung der Makroalgengemeinschaft kommen. Anhand der Artenliste wurden keine Hinweise auf eine standortspezifische Artenzusammensetzung vor dem Hütelmoor gefunden. Die Gruppen der Braun-, Grün- und Rotalgen unterscheiden sich in ihrer Nutzung von ökologischen Nischen sowie ihrer Salztoleranz. Aus diesem Grund wurden für die folgenden Analysen alle gefundenen Arten zu diesen Gruppen zusammengefasst, um mögliche

Unterschiede in den Anteilen dieser Algengruppen an den Standorten über einen Jahresgang zu ermitteln. Für den Vergleich wurde von jedem Transekt (HM1, HM2, HD, KB) jeweils die Beprobungsstation auf 2 m verwendet. Ein Vergleich war nur in dieser Tiefenstufe möglich, da die Torfplatten vor dem Hütelmoor nur bis zu einer maximalen Tiefe von ~2 m an die Oberfläche des Sediments austraten.

Frühling 2016

Verglichen mit den anderen Beprobungsstationen auf 2 m, wurde die höchste Algenbiomasse in HM1 gefunden. Der Großteil der Biomasse wurde durch die Rotalge *Dumontia contorta*, die Grünalge *Monostroma grevillei* sowie Vertreten der Braunalgen aus der Gattung *Ectocarpus* gebildet. Auf dem Torfsubstrat (HM2) war die Grünalge *Monostroma grevillei* die dominante Art, während Rot- und Braunalgen hier kaum vertreten waren. Am Standort Hohe Düne kamen sowohl Rot-, Grün- und Braunalgen vor, wobei die Arten *Dumontia contorta*, *Ectocarpus spp* und die Grünalge *Cladophora albida* den Großteil der Biomasse bildeten. Dahingegen trat in Kühlungsborn eine große Anzahl an Rotalgenarten auf, welche einen Hauptanteil der Gesamtbiomasse ausmachten. Abundante Arten waren hier die Rotalgen *Polysiphonia fucoides*, *Delesseria sanguinea* und *Ceramium spp.* Grünalgen kamen in KB nur vereinzelt vor und Braunalgenarten fehlten vollständig. Insgesamt zeigte sich, dass die Variabilität zwischen den jeweils sechs Replikaten an allen Transekten sehr hoch war. Abbildung 12 zeigt die Biomasse für die Gruppen Braun-, Grün- und Rotalgen vergleichend zwischen den Transekten. Die Braunalgenbiomasse in HM1 und HD zeigte keine signifikanten Unterschiede, beide Beprobungsstationen unterschieden sich aber signifikant von HM2 und KB (Tabelle 2). Dieser Unterschied wurde durch die höhere Abundanz von *Ectocarpus siliculosus* und *Pilayella littoralis* in HM1 und HD bedingt. Die Grünalgenbiomasse war am Standort Hütelmoor an beiden Beprobungsstationen (HM1, HM2) signifikant höher, als in HD und KB. Dies wurde durch das große Vorkommen von *M. grevillei* bedingt, welche in HD und KB nicht gefunden wurde. Die hier gefundene Grünalgenbiomasse wurde durch Vertreter der Gattungen *Cladophora* und *Spongomorpha* gebildet. Es fiel auf, dass auf dem Torfsubstrat nur vereinzelt Rotalgen vorkamen und somit die Rotalgenbiomasse signifikant niedriger als in den Beprobungsstationen der anderen Transekte war.

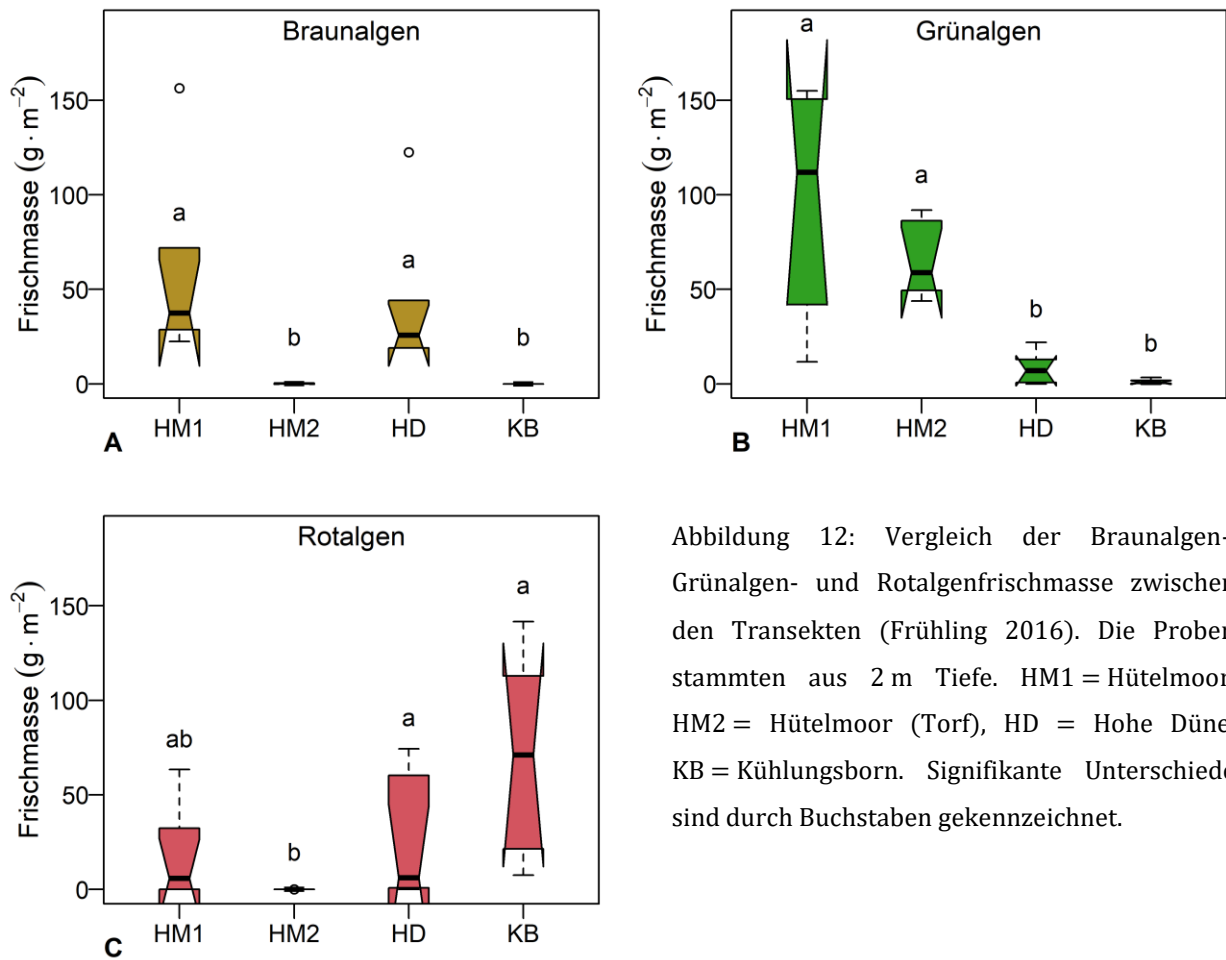


Abbildung 12: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Frühling 2016). Die Proben stammten aus 2 m Tiefe. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Signifikante Unterschiede sind durch Buchstaben gekennzeichnet.

Tabelle 2: Ergebnis des Paarweisen Vergleichs (Kruskal-Wallis-Test) der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse der vier Transekte. HM1= Hütelmoor, HM2= Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB= Kühlungsborn. Die Proben stammten aus 2 m Tiefe. Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) sind fett gedruckt.

	Gruppe	HM1, HM2	HM1, HD	HM1, KB	HM2, HD	HM2, KB	HD, KB
Frühling 2016	Braunalgen	< 0,001	1	< 0,001	< 0,001	0,883	< 0,001
	Grünalgen	1	< 0,001	< 0,001	0,003	< 0,001	1
	Rotalgen	0,070	1	0,159	0,039	< 0,001	0,275
Sommer 2016	Braunalgen	1	0,001	0,001	0,003	0,003	1
	Grünalgen	0,002	< 0,001	0,125	0,006	0,485	< 0,001
	Rotalgen	1	0,018	1	0,126	0,4745	0,002
Herbst 2016	Braunalgen	0,007	0,001	< 0,001	1	0,108	0,432
	Grünalgen	0,013	1	1	0,256	0,013	1
	Rotalgen	0,255	1	1	0,463	1	1
Frühling 2017	Braunalgen	0,001	0,028	< 0,001	1	0,006	< 0,001
	Grünalgen	0,003	0,004	< 0,001	1	1	1
	Rotalgen	1	1	0,065	1	0,669	0,243

Die Ähnlichkeit der Beprobungsstationen vor dem Hütelmoor (Steinsubstrat) und Hohe Düne wurde auch durch die Clusteranalyse bestätigt (Abbildung 13). Dargestellt sind jeweils die sechs Replikate der flachsten Beprobungsstation von jedem Transekt (HM1, HM2, HD, KB). Ein Replikat umfasst dabei die gesammelte Algenbiomasse einer Kratzprobe, getrennt nach Braun-, Grün- und Rotalgen. Bei einer Ähnlichkeit von 50 %, bildeten sich hier drei Cluster. Die Replikate von HM2 und KB bildeten jeweils ein eigenes Cluster, während ein drittes aus den Replikaten von HM1 und HD gebildet wurde. Sowohl die Beprobungsstation mit dem Torfsubstrat (HM2), als auch Kühlungsborn unterschieden sich signifikant von den anderen beiden Transekten (HD, HM1). Die Beprobungsstationen vor dem Hütelmoor auf steinigem Substrat und Hohe Düne ähnelten einander, was sich an einem niedrigen R-Wert und einer Unähnlichkeit von nur 36,3 % zeigt (Tabelle 3).

Tabelle 3: Paarweise R-Werte (ANOSIM) und mittlere Unähnlichkeit (MU) für den Jahresgang Frühling 2016-Frühling 2017. HM1= Hütelmoor, HM2=Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB=Kühlungsborn. $R < 0,25$: Gruppen ähneln sich; $R > 0,5$: Gruppen unterscheiden sich; $R > 0,75$: Gruppen unterscheiden sich hochgradig.

		HM1, HM2	HM1, HD	HM1, KB	HM2, HD	HM2, KB	HD, KB	Global R
Frühling	R	0,87	0,312	0,939	1	1	0,987	0,906
2016	MU [%]	53,07	36,37	72,01	80,28	88,98	68,08	
Sommer	R	0,129	1	0,15	0,509	0,271	1	0,535
2016	MU [%]	38,77	89,70	7,09	57,31	39,43	88,87	
Herbst	R	0,169	0,135	0,485	0,344	0,741	0,104	0,316
2016	MU [%]	42,74	40,58	48,99	52,01	64,44	30,93	
Frühling	R	0,35	0,759	1	0,061	0,637	1	0,679
2017	MU [%]	49,72	46,88	92,01	46,49	72,89	92,21	

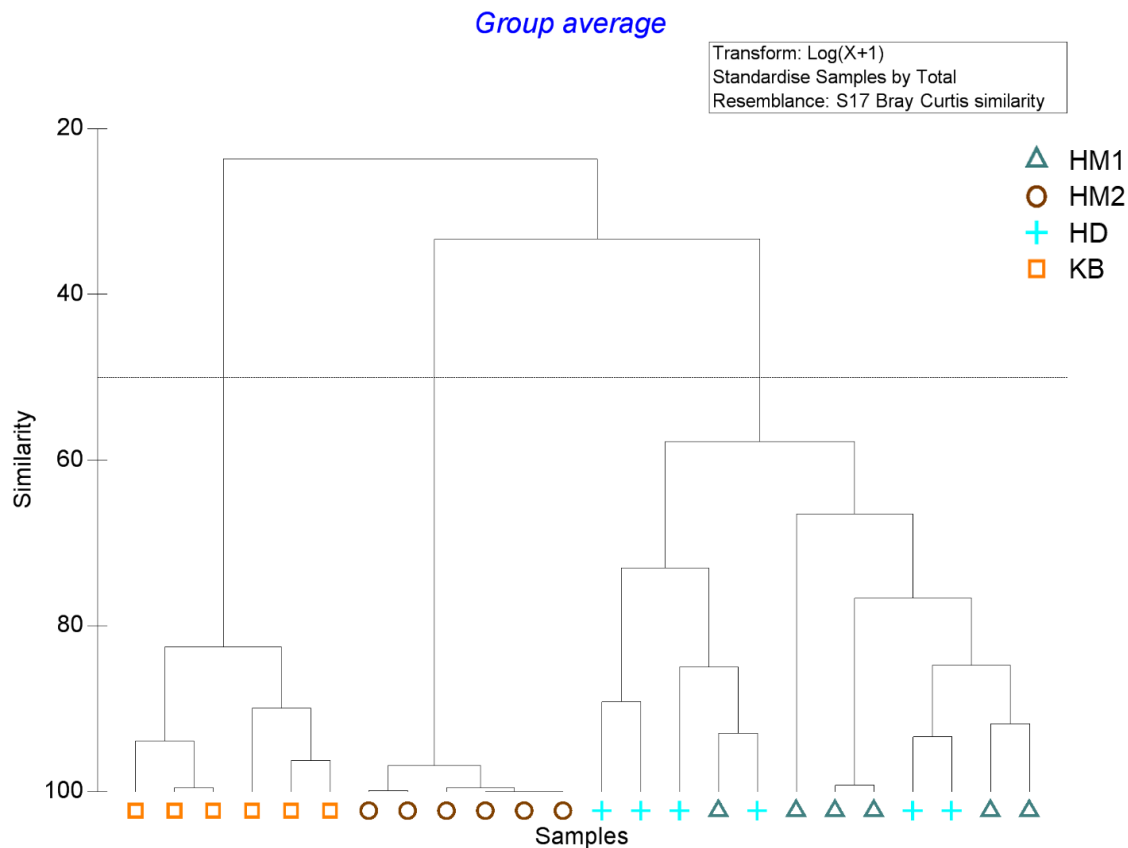


Abbildung 13: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Frühling 2016. Dargestellt sind jeweils die sechs Replikate der flachsten Beprobungsstation von jedem Transekt. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Bei einer Ähnlichkeit von 50 % bilden sich drei Cluster.

Sommer 2016

Im Sommer zeigte die gebildete Algenbiomasse auf den beiden 2 m-Beprobungsstationen vor dem Hütelmoor ähnlich hohe Werte. Der Hauptanteil der Biomasse wurde dort vornehmlich von den filamentösen Rotalgen *Ceramium virgatum* und *Polysiphonia fucooides* gebildet. Es fiel auf, dass auf dem steinigen Hartsubstrat in HM1 keine Grünalgen vertreten waren, diese aber auf dem benachbarten Torfsubstrat vorkamen (Abbildung 14). Hier traten vor allem die Arten *Chaetomorpha tortuosa* und Vertreter der Gattung *Cladophora* auf, welche etwa ein Drittel der Gesamtbiomasse ausmachten. Im Sommer dominierte in Hohe Düne auf der flachsten Beprobungsstation *Cladophora albidia*, die dort mehr als 90 % der Biomasse bildete. In Kühlungsborn zeigte sich ein ähnliches Muster wie bereits im Frühling 2016, nämlich eine Dominanz von Rotalgenarten. Zudem wurden keine Vertreter der Braunalgen gefunden und

auch Grünalgen konnten nur in Spuren nachgewiesen werden. Insgesamt zeigte sich, dass die Braunalgenbiomasse in allen Transekten sehr niedrig war. Während vor dem Hütelmoor *Haplospora globosa* und *Pilayella littoralis* die geringe gefundene Braunalgenbiomasse formten, wurden auf der 2 m Beprobungsstation von HD und KB keine Braunalgen gefunden. Dieser Unterschied vom Standort Hütelmoor zu Hohe Düne und Kühlungsborn war signifikant (Tabelle 2).

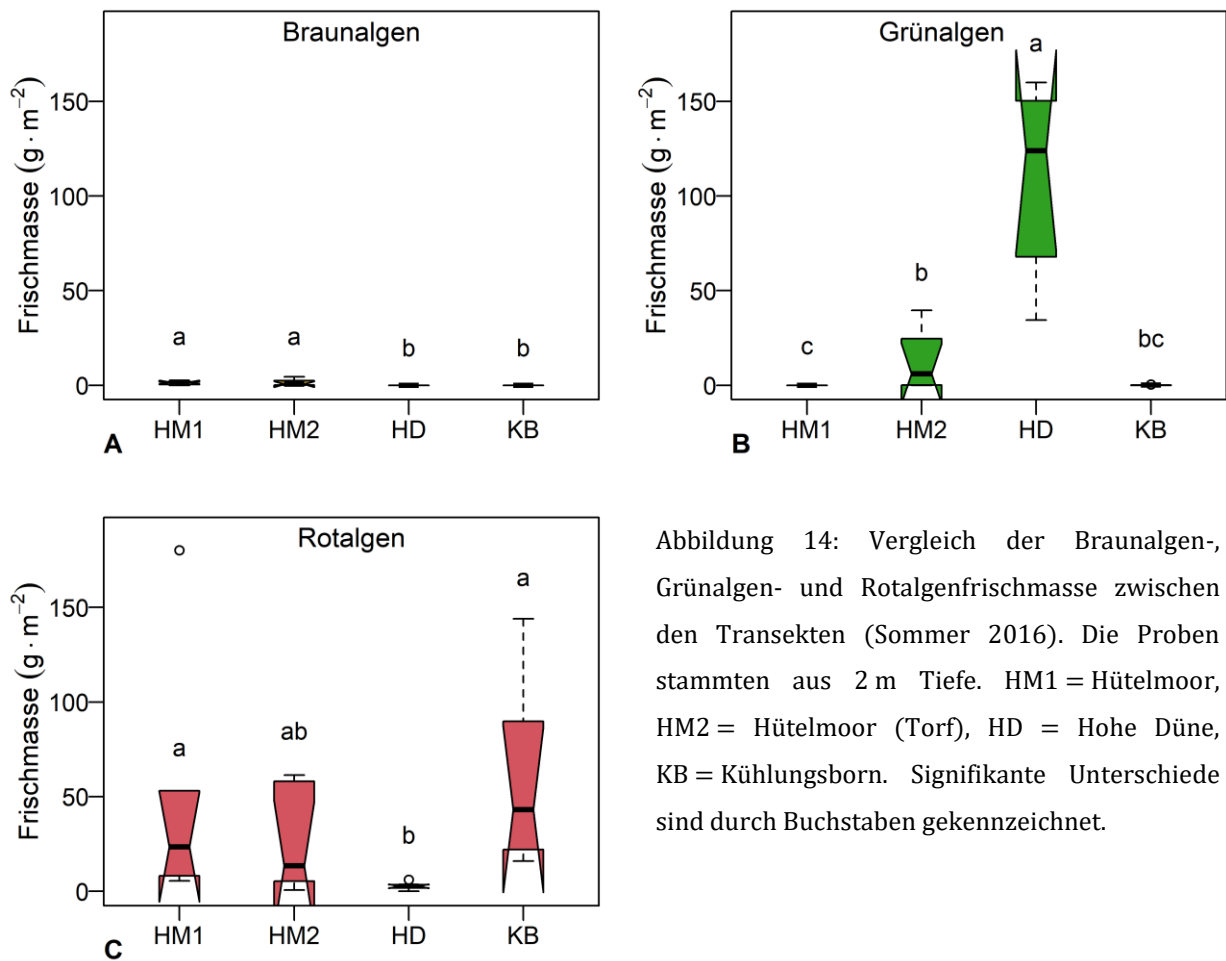


Abbildung 14: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Sommer 2016). Die Proben stammten aus 2 m Tiefe. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Signifikante Unterschiede sind durch Buchstaben gekennzeichnet.

Die Grünalgenbiomasse in HD war signifikant höher, als in auf den 2 m- Beprobungsstationen der anderen Transekte. Das Torfsubstrat und Kühlungsborn zeigten ähnlich niedrige Werte. Auf dem steinigen Substrat vor dem Hütelmoor wurden unerwarteter Weise keine Grünalgen gefunden. Die gebildete Rotalgenbiomasse war an beiden Beprobungsstationen vor dem Hütelmoor, sowie in Kühlungsborn ähnlich hoch. In Hohe Düne wurden nur vereinzelt Rotalgen gefunden und die gebildete Rotalgenbiomasse war hier signifikant niedriger.

Abbildung 15 zeigt das Ergebnis der Clusteranalyse, in welcher die Anteile der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse der jeweils sechs Replikate der 2 m-Beprobungsstation vor dem Hütelmoor, Hohe Düne und Kühlungsborn verglichen wurden.

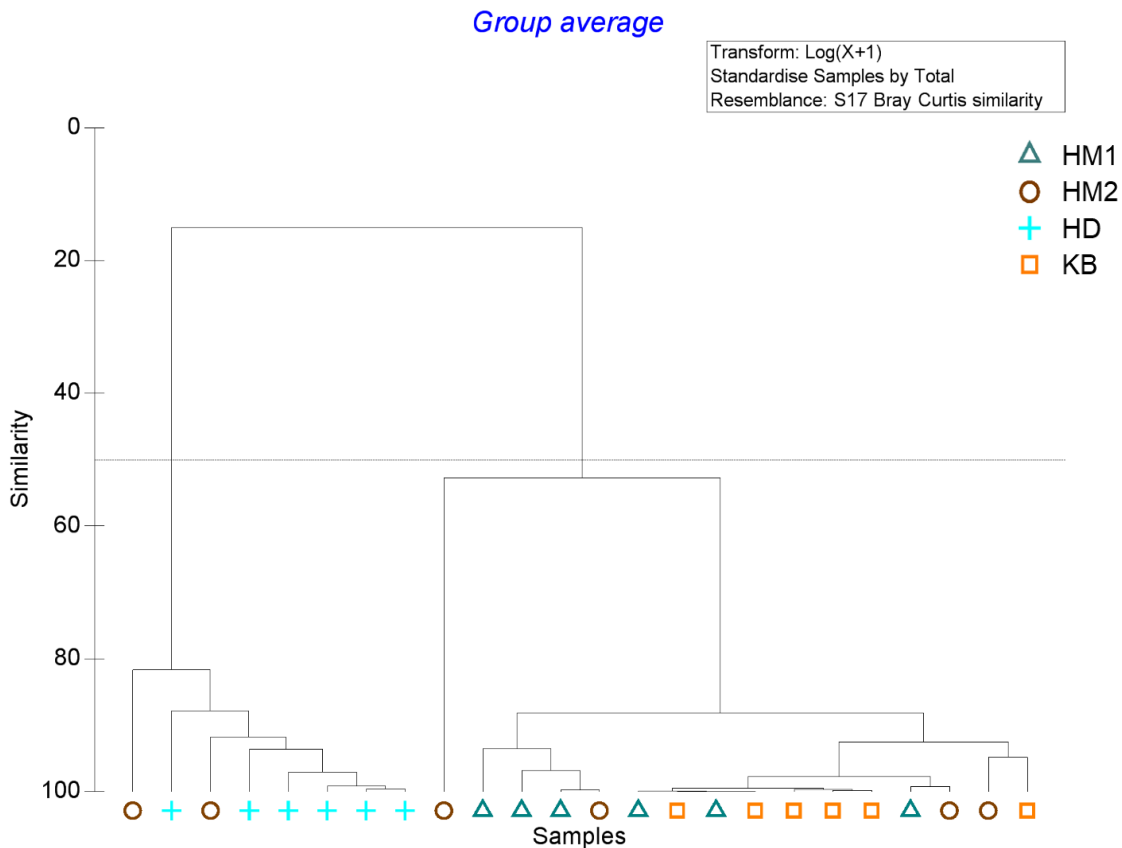


Abbildung 15: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Sommer 2016. Dargestellt sind jeweils die sechs Replikate der flachsten Beprobungsstation von jedem Transekt. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Bei einer Ähnlichkeit von 50 % bilden sich zwei Cluster.

Das Ergebnis der Clusteranalyse deutete auf eine hohe Ähnlichkeit der Beprobungsstationen von HM1, HM2 und KB hin. Bei einer Ähnlichkeit von 50 % wurden hier zwei Cluster gebildet. Das eine Cluster bestand aus den Replikaten von HD (sowie zwei Replikaten von HM2), während das andere aus den Replikaten der anderen Transekte gebildet wurde. Dies deutet darauf hin, dass sich im Sommer Hohe Düne stark von den anderen Transekten unterschied. Die hohe Unähnlichkeit von HD zu den anderen Beprobungsstationen vor dem Hütelmoor und Kühlungsborn, wurde auch durch die hohen R-Werte der ANOSIM untermauert (Tabelle 3).

Herbst 2016

Während im Sommer das Steinsubstrat vor dem Hütelmoor von Rotalgen dominiert wurde, bildeten im Herbst Vertreter der Gattung *Ectocarpus* den Hauptteil der vorgefundenen Biomasse. Auch Grünalgen kamen wie bereits im Sommer in HM1, sowie in KB nur in Spuren vor. Insgesamt zeigte sich, dass die Gesamtbiomasse auf dem Torfsubstrat deutlich geringer war als auf dem Steinsubstrat (Abbildung 16).

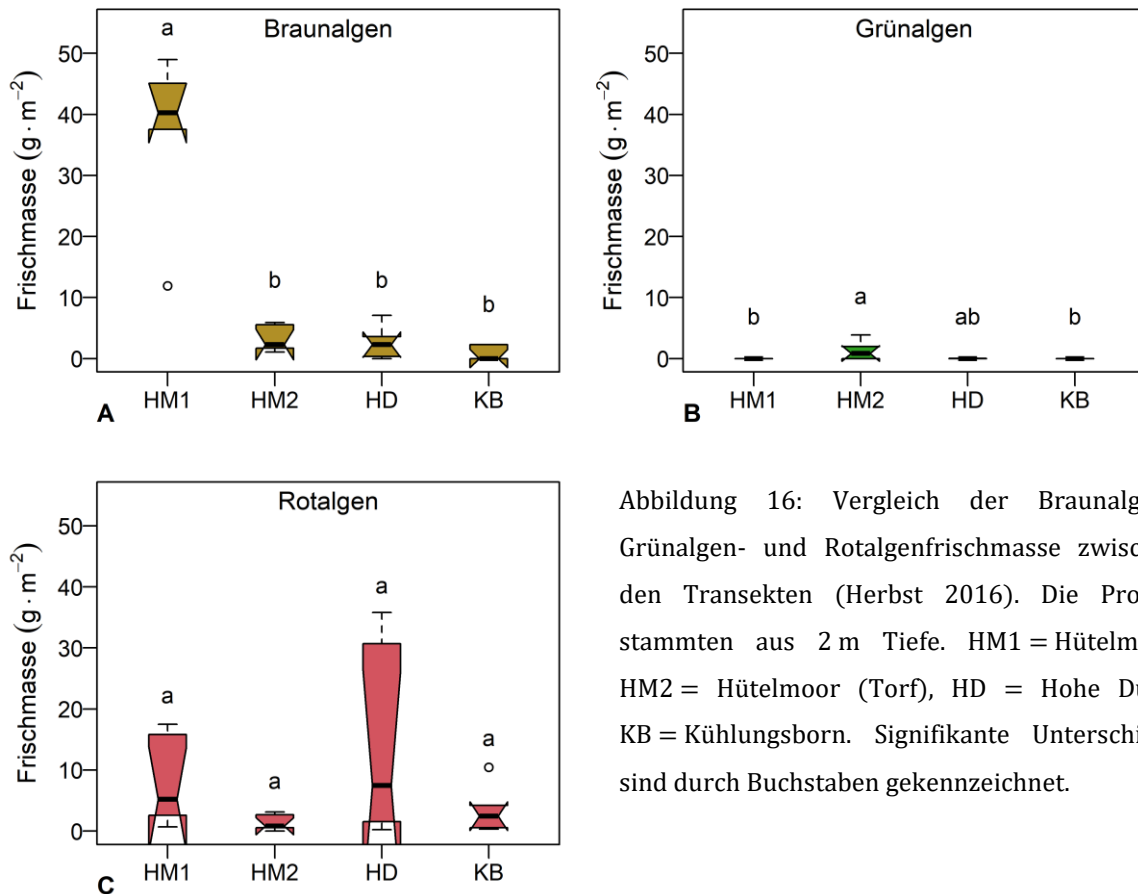


Abbildung 16: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Herbst 2016). Die Proben stammten aus 2 m Tiefe. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Signifikante Unterschiede sind durch Buchstaben gekennzeichnet.

Die wenige gefundene Biomasse wurde vornehmlich von den Arten *Cladophora albida*, *Pilayella littoralis* und Vertretern der Gattung *Ceramium* gebildet. In Hohe Düne und Kühlungsborn waren Rotalgen den Hauptteil der Biomasse (vgl. Artenliste Tabelle 1). Auf den 2 m-Beprobungsstationen beider Transekte wurden Grünalgen nur in Spuren vorgefunden während die dort vorgefundene Braunalgenbiomasse von *Ectocarpus spp* gebildet wurde. Der Vergleich der Braunalgenbiomasse zeigte einen signifikant höheren Wert in HM1 im Vergleich mit HM2, HD und KB (Tabelle 2). Trotz der insgesamt sehr wenig gebildeten

Grünalgenbiomasse zeigte das Torfsubstrat einen signifikant höheren Wert als HM1 und KB. Die Rotalgenbiomasse war an allen drei Standorten ähnlich und zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den vier Beprobungsstationen auf 2 m Tiefe. Das Ergebnis der Clusteranalyse ließ keine klare Trennung der Transekte zu und wies auf eine hohe Ähnlichkeit der der 2 m-Beprobungsstationen von HM1, HM2, HD und KB hin (Abbildung 17). Das Ergebnis der ANOSIM (Tabelle 3) deutet auf einen Unterschied in der Zusammensetzung von Braun-, Grün- und Rotalgen zwischen den Transekten Hütelmoor (Torf) und Kühlungsborn hin.

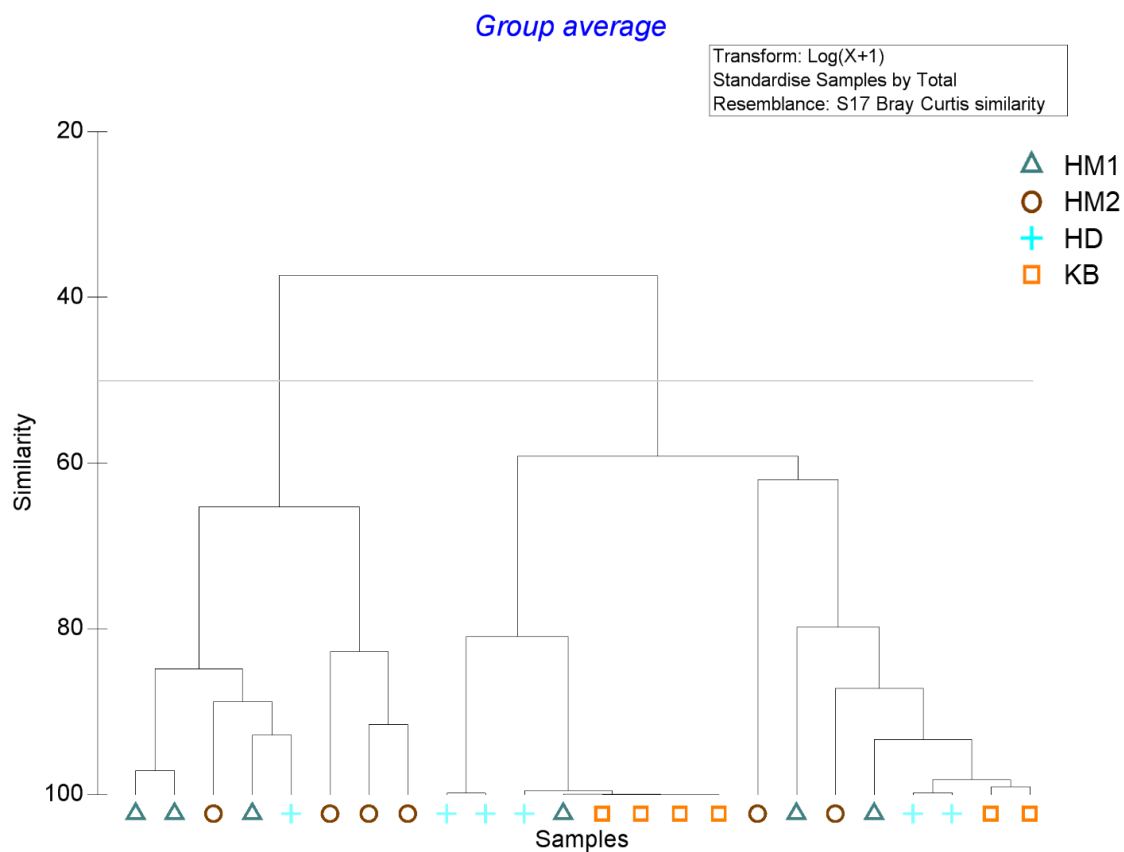


Abbildung 17: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Herbst 2016. Dargestellt sind jeweils die sechs Replikate der flachsten Beprobungsstation von jedem Transekt. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Bei einer Ähnlichkeit von 50 % bilden sich zwei Cluster.

Frühling 2017

Die höchste Gesamtbiomasse wurde wie im Frühling 2016 auf dem Steinsubstrat vor dem Hütelmoor gefunden. Auch die Verteilung von Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse zeigte jeweils im Frühling 2016 und 2017 ein ähnliches Muster (Abbildung 18). Allerdings war die Gesamtbiomasse im Frühling 2017 deutlich geringer.

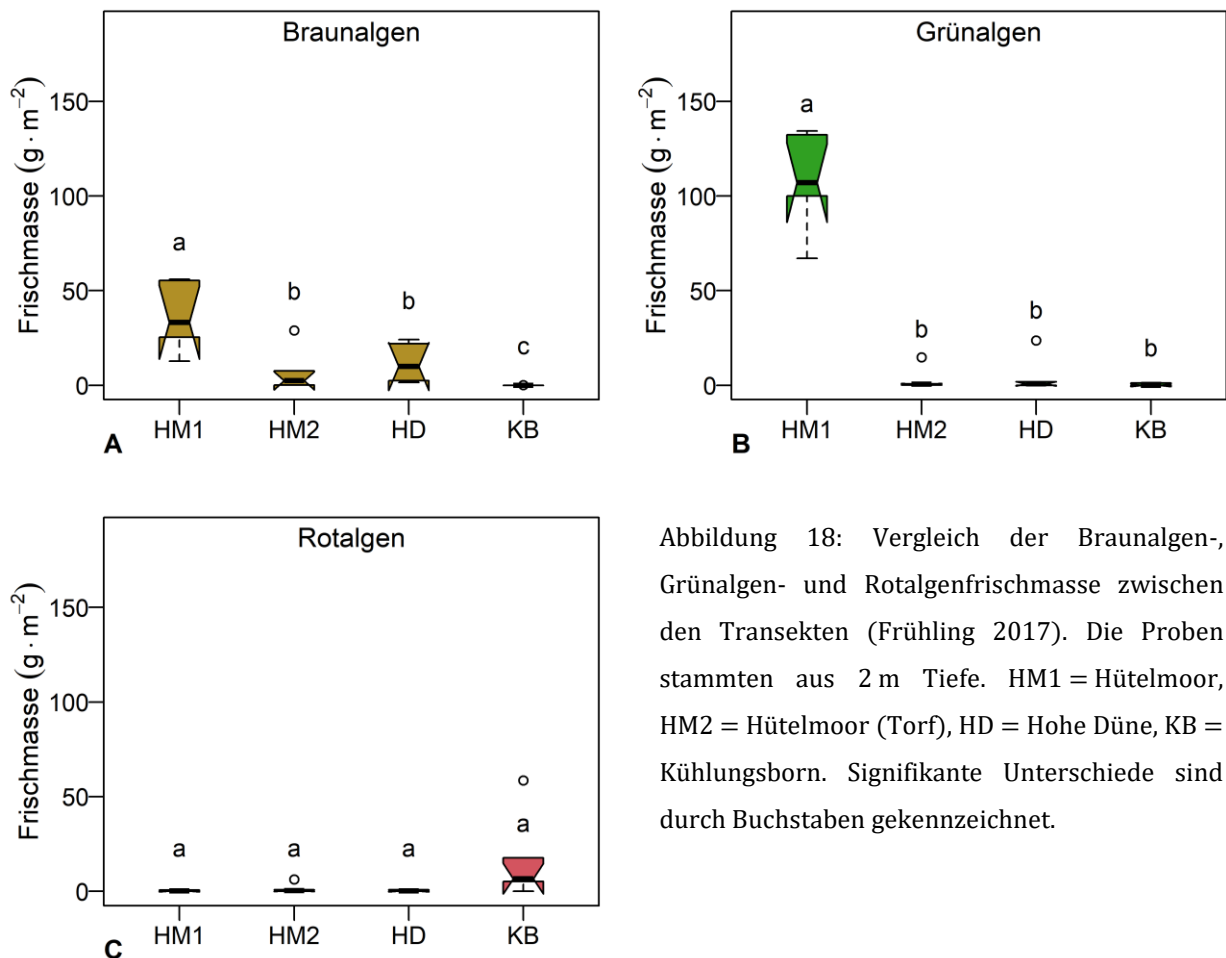


Abbildung 18: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Frühling 2017). Die Proben stammten aus 2 m Tiefe. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Signifikante Unterschiede sind durch Buchstaben gekennzeichnet.

Dies galt besonders für die Gruppe der Rotalgen. Die vorgefundene Rotalgenbiomasse wurde an allen 2 m-Beprobungsstationen von *Dumontia contorta* gebildet; der Vergleich der Rotalgenbiomasse zwischen den Standorten zeigte keine signifikanten Unterschiede (Tabelle 2). An allen drei Standorten war *Pilayella littoralis* die dominante Braunalgenart, die den Hauptanteil der Braunalgenbiomasse ausmachte. Dabei war die vorgefundene Braunalgenbiomasse in HM1 signifikant höher als auf HM2, HD und KB. In Kühlungsborn wurden nur vereinzelt Braunalgen gefunden und die gebildete Braunalgenbiomasse war hier

signifikant geringer als an den Beprobungsstationen der Standorte Hütelmoor und Hohe Düne. Auch die Grünalgenbiomasse war in HM1 signifikant höher als an den anderen Beprobungsstationen. Dieser Unterschied wurde hauptsächlich durch die Anwesenheit von *Monostroma grevillei* und *Acrosiphonia arcta* bedingt. Die Clusteranalyse zeigte, dass bei einer Ähnlichkeit von 50 % drei Cluster gebildet wurden. In einem Cluster fanden sich alle Replikate aus KB wieder (Abbildung 19).

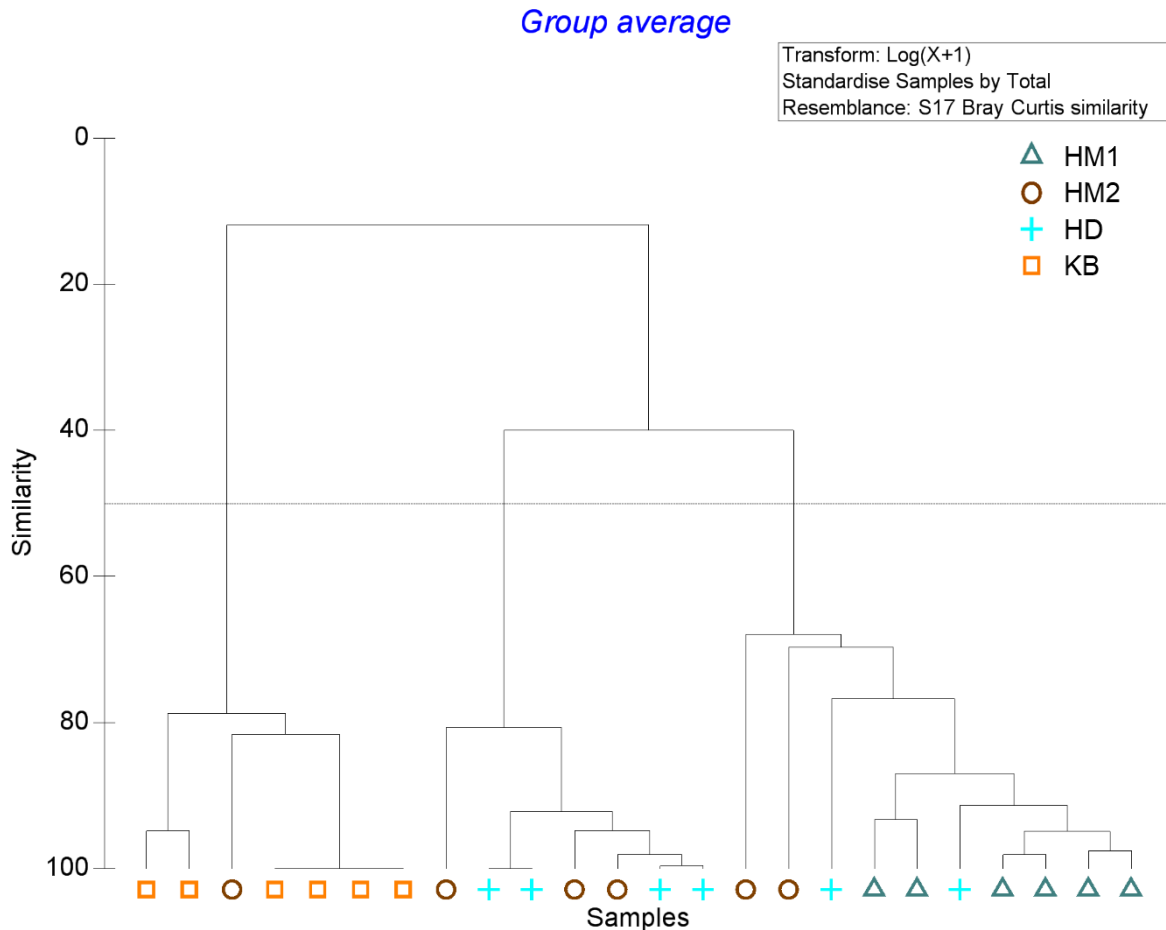


Abbildung 19: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Frühling 2017. Dargestellt sind jeweils die sechs Replikate der flachsten Beprobungsstation von jedem Transekt. HM1 = Hütelmoor, HM2 = Hütelmoor (Torf), HD = Hohe Düne, KB = Kühlungsborn. Bei einer Ähnlichkeit von 50 % bilden sich drei Cluster.

Die Replikate von HM1 formen ein weiteres Cluster. Ein drittes Cluster wird aus Replikaten von HD und HM2 gebildet. Es fiel jedoch auf, dass die Replikate aus HD und HM2 auch über die anderen beiden Cluster streuen und es so nicht zu einer klaren Trennung kam. Die hohen R-

Werte der ANOSIM zeigten, dass sich KB von allen anderen Beprobungsstationen unterschied. Auch HM1 und HD unterschieden sich (Tabelle 3), während HM2 nicht von den anderen Beprobungsstationen unterschieden werden konnte.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich über den gesamten Jahresgang zu jeder Jahreszeit Unterschiede zwischen den 2 m-Beprobungsstationen vor dem Hütelmoor, Hohe Düne und Kühlungsborn zeigten. Diese Unterschiede wiesen allerdings kein zeitlich persistentes Muster auf (Abbildung 20).

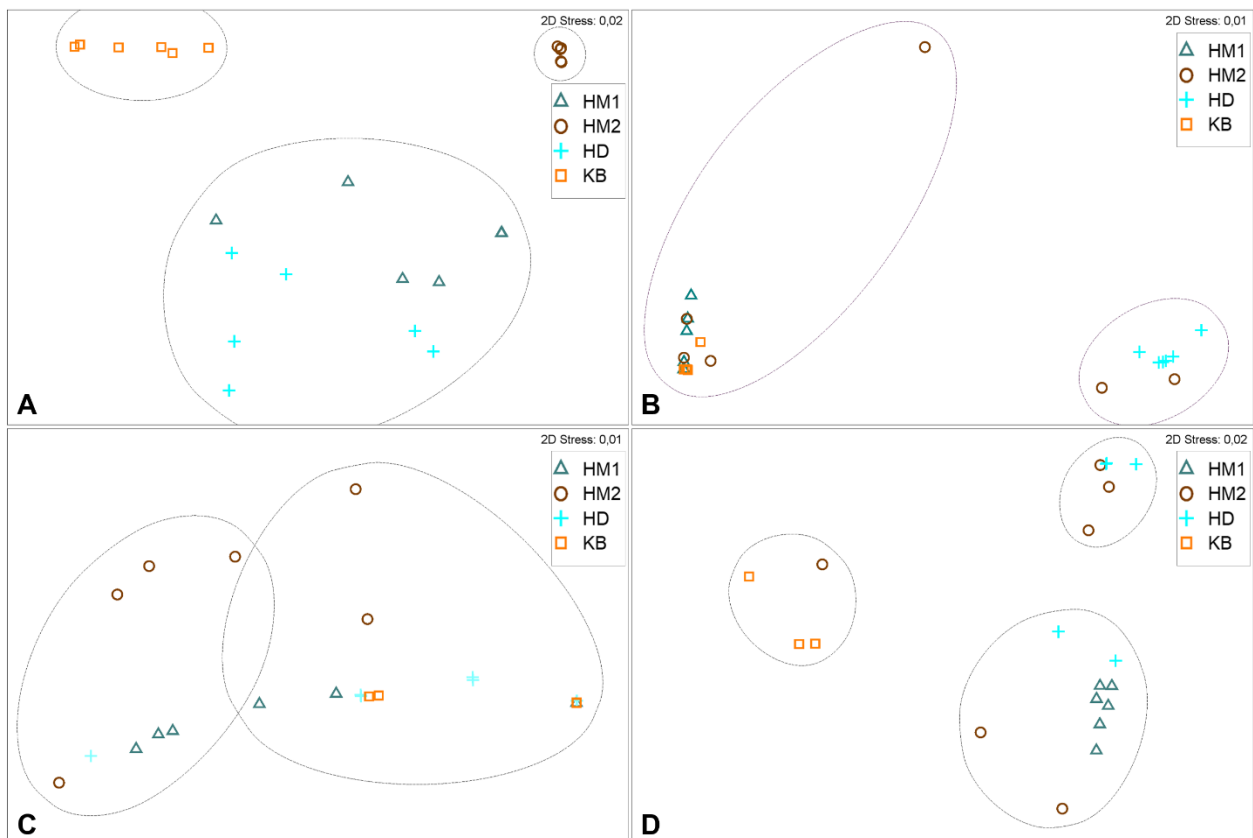


Abbildung 20: MDS-Plot der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe über einen Jahresgang. (A) Frühling 2016, (B) Sommer 2016, (C) Herbst 2016, (D) Frühling 2017. Dargestellt sind jeweils die sechs Replikate der flachsten Beprobungsstation von jedem Transekt. HM1= Hütelmoor, HM2= Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB= Kühlungsborn. Die abgebildeten Cluster beruhen in jeder Jahreszeit auf einer Ähnlichkeit von 50%.

Im Frühling 2016 ähnelten sich die Beprobungsstationen von Hohe Düne und dem Steinsubstrat vor dem Hütelmoor, während das Torfsubstrat und Kühlungsborn jeweils ein

eigenes Cluster bildeten. Im Sommer unterschied sich nur Hohe Düne eindeutig von den anderen Standorten, während das Torftransekt durch eine hohe Streuung über die anderen Beprobungsstationen auffiel. Im Herbst zeigten die Replikate aller Beprobungsstationen eine große Varianz, wodurch es zu keiner eindeutigen Clusterbildung kam. Im Frühjahr 2017 ergab sich wieder ein Muster, welches jenem aus dem Frühling 2016 ähnelte. Hier unterschieden sich jeweils Kühlungsborn und das Steinsubstrat vor dem Hütelmoor von Hohe Düne, während die Replikate des Torfsubstrats über alle drei Cluster streuten.

2.4 Diskussion

In der durchgeführten einjährigen Feldstudie wurde der Einfluss eines Küstenmoores auf die Artenzusammensetzung und Biomasseproduktion von Makroalgen untersucht. Der Vergleich mit zwei vom Moor unbeeinflussten Standorten sollte aufzeigen, ob es vor dem Hütelmoor zu einer standortspezifischen Makroalgen-Gemeinschaft kommt. Als besondere Einflussfaktoren wurden dort das Torfsubstrat und der Einfluss von submarinen Grundwasseraustritten (SGD) vermutet.

Die Betrachtung der Tiefenprofile der Standorte Hütelmoor und Hohe Düne zeigte eine drastische Abnahme der Algenbiomasse mit der Tiefe. Dieser Verlauf passt zu der hohen gemessenen Attenuation im Sommer, während im Frühling und Herbst die niedrigere Attenuation durch eine niedrigere Sonnenhöhe überkompensiert wurde. Obwohl auch andere Faktoren, wie die Verfügbarkeit von Substrat (Weisner 1991), die Verbreitung von Makrophyten über den Tiefengradienten bestimmen, stellt Licht den wichtigsten limitierenden Faktor über die Tiefe dar (Chambers und Kalff 1985; Vant et al. 1986; Duarte und Kalff 1987; Chambers und Prepas 1988; Duarte 1991; Schwarz et al. 1996; Middelboe und Markager 1997). Gleichzeitig könnte die verringerte Biomasse über die Tiefe im Zusammenhang mit der Salzanpassung der Arten stehen. Die verringerte Lichtintensität mit zunehmender Tiefe in Kombination mit der niedrigen Salinität könnte für viele Makrophytenarten einen erhöhten Energieaufwand bedeuten (Kirst 1990), der zu einer geringeren Biomasseproduktion führt. Diese Vermutung wird jedoch nicht von den Ergebnissen aus Kühlungsborn unterstützt. Im Gegensatz zu den anderen Standorten zeigte sich dort an den tiefen Beprobungsstationen (5 m und 10 m) eine ähnliche hohe Biomasse wie

in 2 m Tiefe; im Sommer und Herbst sogar eine weit höhere. Dieser Unterschied wurde durch das Vorkommen von großen Beständen der Arten *Phyllophora pseudoceranoides*, *Coccotylus truncatus* und *Delesseria sanguinea* verursacht. Diese mehrjährigen Rotalgenarten sind im Vergleich zu den anderen gefundenen, filamentösen Arten relativ groß und waren an den Standorten Hütelmoor und Hohe Düne selten oder ganz abwesend. Hier dominierten annuelle Arten, welche die höchste Biomasse in der flachsten Beprobungsstation bildeten. Auch eine Studie im Kongsfjord auf Spitzbergen konnte zeigen, dass anuelle und pseudoannuelle Makroalgenarten die höchste Biomasse in den oberen 5 m bildeten, während mehrjährige Arten bis in größere Tiefen verbreitet waren (Hop et al. 2012). Pseudo-annuelle Algen sind durch ein saisonales Wachstum gekennzeichnet sind, können aber mit basalen Filament- oder Stengelteilen überwintern und austreiben, wenn die Bedingungen wieder günstiger sind (Strong und Dring 2011). Pseudo-annuelle und annuelle Arten werden im Folgenden als annuelle Gruppe zusammengefasst. Insgesamt wurden in der vorliegenden Arbeit je nach Jahreszeit, bei gemeinsamer Betrachtung der vier Transekte, zwischen 17-26 Makroalgenarten gefunden, die nach Pankow et al. (1990) als typisch für die westliche Ostsee eingeordnet werden konnten. Die Zusammensetzung der Arten war stark saisonal geprägt und zeigte kein standortspezifisches Muster. Auch die Biomasseproduktion an den untersuchten Standorten unterlag starken saisonalen Schwankungen. Der Vergleich der Anteile von Rot-, Grün- und Braunalgenbiomasse an den 2 m-Beprobungsstationen der vier Transekte zeigte, dass die Transekte zwischen einander im Frühling 2016 und 2017 die größten Unterschiede zeigten. Im Frühling 2016 unterschieden sich Kühlungsborn sowie das Torftransekt sowohl untereinander, als auch von den beiden anderen Transekten. Ein sehr ähnliches Muster, nur mit einer größeren Streuung des Torftransekts, trat im Frühling 2017 auf. Der Vergleich des Standorts Hütelmoor mit den Standorten Hohe Düne und Kühlungsborn zeigte somit weder im Arteninventar, noch in der Zusammensetzung von Braun-, Grün- und Rotalgen über den Jahresgang persistente standortspezifische Unterschiede. Folglich konnten keine Hinweise auf eine besondere Beeinflussung der Makroalgen-Gemeinschaft durch das Küstenmoor gefunden werden. Dennoch geben Messungen der Verhältnisse von stabilen Isotopen (O, H, C) sowie $^{224/223}\text{Ra}$ -Messungen im Porenwasser der Ostsee vor dem Hütelmoor starke Hinweise auf das temporäre Vorhandensein von SGD (Jurasinski et al. 2018; Westphal et al. 2018). Es lässt sich vermuten, dass diese Art von Grundwasseraustritten im

Untersuchungsgebiet Hütelmoor nur schwer anhand von Unterschieden im Salzgehalt detektiert werden kann, da vermutlich nur etwa 2,3 % des mittleren bilanzierten Gebietsabfluss ($0,65 \text{ L} \cdot \text{s}^{-1}$) als Grundwasserstrom im Torfkörper und Sandaquifer zur Ostsee gelangt (Miegel et al. 2016). Zusätzlich kommt es bereits im Sediment zu einer Vermischung mit Meerwasser (Burnett et al. 2003). Zusammen mit der bereits hohen natürlichen Variabilität der Salinität an den untersuchten Standorten muss davon ausgegangen werden, dass lokale submarine Grundwasseraustritte vor dem Hütelmoor nur einen vernachlässigbaren Einfluss auf das Makrophytobenthos haben. Dies wird auch von den Messungen der Salinität an den untersuchten Standorten unterstützt. Hier zeigten die Monatsmittelwerte des Salzgehalts zwischen den Transekten keine signifikanten Unterschiede. Auch die Schwankungen der Salinität waren an allen Standorten vergleichbar hoch. Die beobachtete Salinität und ihre Variabilität lagen in einem für die südwestliche Ostsee typischen Bereich (Telesh et al. 2013). Trotz der größeren räumlichen Nähe zur Warnow unterlagen die Standorte Hohe Düne und Hütelmoor, im Vergleich zu Kühlungsborn, keinen größeren Salinitätsschwankungen. Dieses Ergebnis passt zu der Aussage von Jurasinski et al. (2018), dass der Ausfluss der Warnow durch den Wind sowie den Dichtegradienten bestimmt wird. Die Variabilität beider Faktoren kann dazu führen, dass der Ausfluss nur zu ~10 % aus Flusswasser und zu ~90 % aus re-zirkuliertem Ostseewasser besteht. Zudem bestimmt im Besonderen auch die Windbelastung, wie stark sich die Flussfahne etablieren kann (Lange und Burchard 2019) und somit ob die hier untersuchten Standorte überhaupt vom Warnowwasser erreicht wurden. Es lässt sich zusammenfassen, dass weder SGD noch die Nähe zur Flussmündung der Warnow zu Schwankungen der Salinität führten, die sich in Veränderungen der Vegetationszusammensetzung nachweisen lassen. Vielmehr deutete die große saisonale Variabilität darauf hin, dass die Saisonalität einen äußerst bedeutenden Faktor darstellt, der die Makroalgen-Zusammensetzung in den untersuchten Gebieten bestimmte.

Die im Frühling 2016 und 2017 gefundenen Unterschiede des Torftransekts sowie des Transekts vor Kühlungsborn bedingten sich vornehmlich aus den signifikant geringeren Werten an Algenbiomasse. Die Probenahme im Frühling fand nach den für die Region der südwestlichen Ostsee typischen Frühjahrsstürmen statt. Der Unterwassertorf vor dem Hütelmoor bietet zwar eine ausreichende Härte für die Besiedlung durch Makroalgen, scheint

aber ein nur semi-stabiles Substrat darzustellen. Es ist bekannt, dass die Oberflächentopographie des Substrats die Ansiedlung von Makrophyten beeinflussen kann (Fletcher und Callow 1992). So kann zum Beispiel die Rauheit des Substrats, wahrscheinlich durch eine Erhöhung der Substratebenen, sowohl zu einem dichteren Wachsen von Makroalgen führen als auch die adhäsive Kraft der Algen erhöhen. Dies senkt die Wahrscheinlichkeit für Makroalgen durch Wellen- oder Strömungsbewegung entfernt zu werden (Nienhuis 1969; Harlin und Lindbergh 1977). Der Unterwassertorf bietet als organisches Substrat, sowie durch den Anteil an unvollständig zersetzten pflanzlichen Substanzen eine relativ strukturreiche Besiedlungsoberfläche. Die Substratstabilität scheint jedoch bei stärkeren Belastungen, zum Beispiel während Sturmereignissen, Makroalgen weniger Halt zu geben als Steinsubstrat. Dies könnte die sehr geringen Biomassewerte auf dem Torfsubstrat im Frühling erklären. Hinzu kommt, dass das Torfsubstrat eine tiefe Lage aufweist und vor allem zu Zeiten hoher Sedimentdynamik auch zeitweise von >10 cm Sand überlagert wird (eigene Beobachtung). Diese besonderen Bedingungen könnten dazu geführt haben, dass es über den Jahresgang immer wieder zu einer Neubesiedlung des Torfs durch Makroalgen kam und ephemere, schnell wachsende Arten somit begünstigt wurden. Auf dem Torfsubstrat waren *Monostroma grevillei*, *Pilayella littoralis*, *Ectocarpus spp*, *Ceramium spp* und *Cladophora albida* häufige anzutreffende Arten. Diese sind für eine schnelle Nährstoffaufnahme und ein schnelles Wachstum bekannt (Schramm 1996). Jedoch konnte für das Torfsubstrat keine charakteristisch assoziierte Artenzusammensetzung gefunden werden, die sich von den anderen Beprobungsstationen unterschied. Auch in den anderen Transekten dominierten die gleichen ephemeren, schnellwachsenden Arten die Makroalgengemeinschaft, während mehrjährige, große Algen, mit Ausnahme von Kühlungsborn, nur vereinzelt vorkamen oder komplett fehlten. Interessanterweise hängen die Photosyntheserate, die Nährstoffaufnahme und die Wachstumsrate grob mit der Wachstumsform sowie der Lebenszyklus-Strategie zusammen. Diese Raten sind am niedrigsten bei dicken, ledrigen Algen und am höchsten in schnellwachsenden, dünnen, filamentösen Algen (Kautsky et al. 2017). Diese interspezifischen Unterschiede in den Raten basieren auf dem Verhältnis von Zelloberfläche zu Volumen, da die relative Fläche der Zelloberfläche den direkten Kontakt mit der Umwelt ausmacht (Kautsky et al. 2017). Dünne, filamentöse Algen sind oft kurzlebig und werden auch als *r*-Strategen oder Opportunisten

kategorisiert, welche eine exponentielle Wachstumskurve zeigen. Solche Arten können schnell neues Substrat kolonisieren. Im Vergleich dazu werden langsam wachsende mehrjährige Algen mit größeren Thalli, welche an einem Standort verbleiben, als *K*-Strategen bezeichnet und stellen starke Konkurrenten für Raum dar. Schnell wachsende einjährige Algen, die üblicherweise während der Wachstumszeit für längere Dauer am Substrat anhaften bleiben, sind immer noch mehr *r*- als *K*-selektiert. Zu dieser Gruppe von Algen gehören zum Beispiel auch die Arten *Polysiphonia fucooides*, *Pilayella littoralis* und *Cladophora glomerata* (Kautsky et al. 2017). Ein Anstieg des Verhältnisses von einjährigen zu mehrjährigen Algen, kann auf Störungen hindeuten, die *r*-Strategen begünstigen. Ein *r*-Strategie profitiert üblicherweise von wachstumsfördernden Umweltbedingungen, die zu einer Erhöhung der Versorgungsrate von organischen Material in einem Ökosystem führen, wie zum Beispiel Nährstoffemission oder erhöhte Wassertemperatur (Nixon 1995). Natürliche Störungen in der Ostsee, die *r*-Strategen begünstigen sind unter anderem unregelmäßige Wasserstandsfluktuationen, aber auch instabiles Substrat (Kautsky et al. 2017). Für diese Arbeit könnte dies bedeuten, dass das erhöhte Vorkommen von eher *r*-selektierten Arten an den Standorten Kühlungsborn, Hohe Düne und Hütelmoor das Ergebnis von Störungen war und sich die Artenzusammensetzung aus einer mehrfach im Jahr stattfindenden Neubesiedlung ergab. Zu einer Störung der Vegetation auf dem Steinsubstrat könnte es zum Beispiel durch Übersandung, Sedimentation, sowie durch Substratmobilität gekommen sein, da es sich bei der Mecklenburger Bucht um ein Gebiet mit einer hohen Küstendynamik handelt (Weisner und Schernewski 2013; Jurasinski et al. 2018). Die auf eine solche Störung folgende Sequenz der Veränderungen der Biota wird hier als Sukzession definiert (Connell und Slatyer 1977). Viele Studien konnten bereits zeigen, dass die Sukzession in marinen Lebensgemeinschaften stark räumlich und zeitabhängig variiert und dabei von abiotischen und biotischen Faktoren wie Störungsintensität, Lebenszykluseigenschaften der Art, Dichte der Herbivoren und residenten Arten abhängig ist (Sousa 1984; Breitburg 1985; Benedetti-Cecchi und Cinelli 1993; Turner et al. 1998). Zusätzlich beeinflusst die Zeit, in der das Substrat zur Besiedlung verfügbar wird, ebenfalls durch Unterschiede in der Artenreproduktion sowie der Wachstumsphase die Sukzession (Foster 1975; Emerson und Zedler 1978; Sousa 1979; Hawkins 1981; Breitburg 1985; Serisawa et al. 1998). Zeitliche Variation im Siedlungsprozess der Arten und in der Verfügbarkeit der Siedlungsfläche könnte so zu verschiedenen initialen

Artenzusammensetzungen führen und letztlich zu einem variierenden Sukzessionsmuster über die Jahreszeit, als auch zwischen den Jahren führen (Chalmer 1982). Dieser Prozess könnte somit auch erklären, warum sich in dieser Arbeit im Frühling kurzzeitig Unterschiede zwischen den Beprobungsstationen ergaben, die dann im Sommer und Herbst verschwanden. Die Frage, welcher Umweltfaktor das Phänomen der Dominanz von Rotalgen in Tiefen, die ansonsten von Grünalgen okkupiert werden, bewirkt hat, bleibt vorerst ungeklärt. Auch das Fehlen von Habitat-bildenden Makroalgen stellte ein unerwartetes Ergebnis dar. So fehlten in den in dieser Arbeit untersuchten Transekten Vertreter der Gattung *Fucus*, die aber in der Ostsee häufig vertreten sind und sogar in direkter Nähe der Untersuchungsgebiete (an der Mole des Rostocker Hafens) in einer stabilen Population vorkommen (Dietrich und Schubert 2017). Selbst bei häufigen Störungen hätten zumindest *Fucus*-Keimlinge gefunden werden müssen. Weitere Feldstudien könnten hierbei klären, ob es sich bei diesen Artzusammensetzungen um langfristige Phänomene handelt. Störungsintensitäten durch Strömung oder Wellen könnten hierbei mit einem AWAC-Sensor (Acoustic Wave And Currents Sensor) erfasst werden. Zudem könnte das Ausbringen von Gestellen mit Temperatur-, Licht- und Salinitätssensoren in mehreren Tiefenstufen innerhalb von Transekten einen besseren Aufschluss über die Salinitätsdynamik an den Standorten geben.

3 Toleranz von Ostseealgen gegenüber osmotischem Stress

3.1 Motivation

3.1.1 Akklimationsgrenzen von *Fucus evanescens* entlang des Salinitätsgradienten der südwestlichen Ostsee

In der durchgeführten Feldstudie fiel insbesondere auf, dass in den untersuchten Gebieten große, habitatbildende Makroalgenarten selten vertreten waren (vgl. Kap. 2). In der Nordsee bilden Vertreter der Gattung *Laminaria* (*Laminaria digitata* Lamouroux 1813, *Laminaria hyperborea* Foslie 1884) oder *Saccharina latissima* Lane, Mayes, Druehl und Saunders 2006 an felsigen Küsten ausgedehnte Tangwälder. Doch diese Arten fehlen in der Ostsee weitgehend. Bedingt durch artspezifische Verbreitungsgrenzen kommen Kelp-Biotope nur in der westlichen Ostsee und in geringerem Maße in der südlichen Ostsee vor (HELCOM 2009). In der südwestlichen Ostsee stoßen diese Arten durch die abnehmende Salinität bereits an ihre ökophysiologische Verbreitungsgrenze. *Laminaria hyperborea* kommt nur im Kattegat und den Belt-Gebieten (Salzgehalt >25) vor, während *Laminaria digitata* bis in die westliche Mecklenburger Bucht/Fehmarn verbreitet ist (Salzgehalt 12–15) (HELCOM 2013). *Saccharina latissima* hat von diesen drei Arten die östlichste Ausdehnung in der Ostsee und wird noch vor Bornholm (Salzgehalt ~10) (HELCOM 1998). Die mit dem Wegfall der Laminarien frei werdende ökologische Nische wird in der Ostsee meist durch Vertreter der Gattung *Fucus* besiedelt. *Fucus*-Arten sind vor allem im Hydro- und oberen Sublitoral der Ostsee wesentliche Strukturbildner und bieten zahlreichen Organismen Schutz vor Fraßfeinden sowie vor abiotischen Extremzuständen, dienen als Nahrungsquelle und werden zudem von Epiphyten als Wachstumssubstrat genutzt (Kornmann und Sahling 1977; Bartsch und Tittley 2004). Dies hat zur Folge, dass *Fucus*-Bestände eine besondere Berücksichtigung bei der Bewertung des ökologischen Zustandes von Küstenregionen finden (Selig et al. 2008). Die Gattung *Fucus* gehört zur Ordnung der *Fucales* und umfasst eine Gruppe hochentwickelter Braunalgen, die derzeit 15 Arten umfasst (Guiry und Guiry 2019). Für die Deutsche Ostseeküste sind in der „Checklist for German marine macroalgae“ (Schories et al. 2009) drei *Fucus*-Arten beschrieben: neben dem heimischen *Fucus vesiculosus* L. 1753 und *Fucus serratus* L. 1753, wird seit den 1990ern auch der als Neophyt eingestufte *Fucus evanescens* C. Ag. 1820 an der Ostseeküste beobachtet.

*Fucus evanescens*¹ ist eine zirkumpolare Art, die von Powell (1957) als heimisch im Nordatlantik, im Nordpazifik und im Arktischen Ozean beschrieben wird (Wikström et al. 2002). Ausdrücklich in der Nordsee wurde die Art zum ersten Mal Ende des 19.Jh. in Südnorwegen dokumentiert (Simmons 1889). Seitdem scheint sich die Art weiter südwärts auszubreiten, wobei sie seit den 1950er Jahren in Schweden und Dänemark dokumentiert wurde (Lund 1949; Wikström et al. 2002). Als Fundorte von *F. evanescens* gelten vornehmlich Häfen und künstliches Hartsubstrat, was Fürhaupter et al. (2008) als typisch für Neophyten charakterisierte. In den frühen 1990ern wurde *F. evanescens* erstmals in der Kieler Bucht beschrieben (Schueller und Peters 1994). Seitdem ist die Art weiter in die Ostsee expandiert, wurde aber bis heute noch nicht in der Zentralen Ostsee beobachtet. Der Strelasund bei Rügen stellte bis 2013 in der Ostsee den östlichsten Punkt in der Verbreitung von *F. evanescens* dar (Lackschewitz et al. 2013). Jedoch konnte die Art dort 2016 in einer Felderhebung nicht wiedergefunden werden (Dietrich und Schubert 2017). Im Jahr 2015 wurde an der Außenmole des Rostocker Hafens eine Population von *F. evanescens* entdeckt (Dietrich und Schubert 2017), die bis heute stabil ist (Anna Dietrich, IfAÖ, persönliche Mitteilung). Diese fortschreitende Ausbreitung von *F. evanescens* entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee wirft die Frage auf, ob im Zuge dieser Ausbreitung eine graduelle Anpassung an die niedrigen salinen Bedingungen erfolgt ist. Ferner stellt sich die Frage, ob es diesem Neophyten gelingen kann, bis in die Zentrale Ostsee vorzudringen und sich dort dauerhaft zu etablieren. Bis jetzt ist wenig über das Akklimationspotential von *F. evanescens* bekannt. Sensitivität auf osmotischen Stress durch geringe Salinität variiert sehr stark zwischen den *Fucus*-Arten, den *Fucus*-Populationen und den verschiedenen Lebensstadien (Pearson et al. 2000). So konnten sich zum Beispiel *F. vesiculosus* und *F. radicans* an die niedrig-salinen Bedingungen der Ostsee anpassen (Serrão et al. 1996). Nygård und Ekelund (2006) untersuchten die Korrelation zwischen Salinität und Photosynthese bei *F. vesiculosus* und konnten bereits nach einer Akklimationswoche zeigen, dass eine hohe Salinität von 35 einen positiven Effekt auf die

¹ Der taxonomische Status dieser Art - ob *F. evanescens* oder Zugehörigkeit zu dem Artenkomplex *Fucus distichus* L. emend Powell (1957) ist seit einiger Zeit Gegenstand der Forschung und der Diskussion (siehe Agardh 1820; Powell 1957b; Rice und Chapman 1985; Munda 2004; Dietrich und Schubert 2017) und soll hier nicht weiter ausgeführt werden.

Photosyntheseleistung von Algen aus der Ostsee hatte, während eine niedrige Salinität von 5 einen negativen und schließlich letalen Effekt von *F. vesiculosus* aus dem Atlantik hatte. Ferner zeigten Vergleiche von relativen Wachstumsraten und Photosyntheseleistungen von *F. vesiculosus* aus voll marinen Verhältnissen mit Exemplaren aus der Ostsee, dass letztere eine bessere photosynthetische Leistung unter niedrigen Salinitäten aufwiesen (Bäck et al. 1992; Nygard und Dring 2008).

Bisher ist nicht untersucht, ob bei *F. evanescens* ein ähnlicher Anpassungsprozess stattfindet. Womit die Frage, ob bei einer weiteren Expansion ein Verdrängungseffekt bei den etablierten Arten *F. vesiculosus* und *F. serratus* einsetzen könnten, ebenfalls offen bleibt. Dies gilt insbesondere, da *Fucus evanescens* eine monözische und selbst-fertile Braunalge ist, die sich in ihrer ökologischen Nische mit den nativen, diözischen Arten *F. vesiculosus* und *F. serratus* überschneidet (Schueller und Peters 1994).

Ziel der durchgeführten Experimente war es zu untersuchen wie sich eine Verringerung der Salinität auf die Physiologie der Arten *F. evanescens* im Vergleich zu *F. vesiculosus* auswirkt. Damit soll einerseits ausgeschlossen werden, dass das Ausfallen der *Fucus*-Arten vor dem Hütelmoor durch den Faktor Salinität verursacht wurde. Andererseits sollen die durchgeführten Experimente zeigen, welchen Effekt die potentiell von submarinen Grundwasseraustritten verursachten Salinitätsschwankungen auf die beiden Arten hätten. Dabei war von besonderem Interesse, ob die Art *F. evanescens* ihre physiologische Salinitätsgrenze vor Rostock erreicht hat oder eine weitere Einwanderung in die Zentrale Ostsee möglich ist.

Die Akklimationsgrenzen von *F. evanescens* von Standorten entlang des Salinitätsgradienten der südwestlichen Ostsee wurden anhand von Photosynthese-Experimenten untersucht. Anhand dieser Ergebnisse sollte geprüft werden, ob es im Zuge der Einwanderung in die Ostsee bei *F. evanescens* zu Anzeichen einer Artbildung als Folge einer Langzeit-Akklimation oder Anpassung an die niedrige Salinität gekommen ist.

Ferner war zu berücksichtigen, dass *F. vesiculosus* sehr polymorph ist (Munda und Kremer 1997) und mit abnehmender Salinität in der Ostsee schmalere Thalli ausbildet, bei denen die charakteristischen Luftblasen oft fehlen (Ruuskanen und Bäck 1999). Eine Abgrenzung solcher Morphotypen zu *F. evanescens* ist nicht immer eindeutig möglich. Aus diesem Grund wurde in dieser Arbeit zusätzlich mit Hilfe von populationsgenetischen Analysen die morphologische Bestimmung der beiden hier untersuchten *Fucus*-Arten verifiziert.

3.1.2 Standortspezifische Salinitätstoleranz von *Ceramium virgatum* und *Monostroma grevillei*

Das Phänomen, das baltische Algen sich besser an niedrige Salinitäten akklimatisieren können, wurde auch abseits der Gattung *Fucus* gefunden. Zum Beispiel konnte in Salinitäts-Schockversuchen mit der Rotalge *Ceramium virgatum* Roth 1797 und der fädigen Braunalge *Chorda filum* Stackhouse 1797 gezeigt werden, dass Exemplare aus der Ostsee bessere Wachstumsraten unter verringerten Salinitäten zeigten, als Algen aus dem Nordatlantik (Russell 1985). Eine andere Studie, die die Toleranz von marinen Makroalgen an der Küste Seelands (Kattegat, Dänemark) untersuchte, zeigte, dass es zwar interspezifische Unterschiede in der Salinitätstoleranz gibt, die Algengemeinschaft insgesamt aber eine hohe Kurzzeittoleranz für niedrige Salinitäten bewies. Dies wurde durch den Erhalt von mehr als der Hälfte der Photosynthesekapazität bei Salinitäten von weniger als 4 begründet (Larsen und Sand-Jensen 2006).

Es stellt sich die Frage, ob auch das Makrophytobenthos in der Ostsee vor dem Hütelmoor eine höhere Toleranz gegenüber Schwankungen in der Salinität entwickelt hat. In diesem Fall könnten submarine Grundwasseraustritte weniger Einfluss auf die Arten haben als zuvor angenommen, da diese bereits an starke Salinitätsschwankungen angepasst sein könnten. Andererseits liegt das Untersuchungsgebiet mit Salinitäten ~ 12 im α -mesohalinen Bereich und viele Arten erreichen oder nähern sich hier bereits ihrer kritischen Toleranzgrenze. Um zu einer Abschätzung des Salinitätseinflusses auf das Makrophytobenthos in dem Gebiet vor dem Hütelmoor gelangen zu können, wurden in dieser Arbeit ein Salzstress-Experiment mit jeweils einer in dem Gebiet häufig vorkommenden Rot- und Grünalgenart durchgeführt. Als abundante Grünalgenart wurde *Monostroma grevillei* Wittrock 1866, für die Rotalgen *Ceramium virgatum* ausgewählt. Um die Photosyntheseleistung der beiden Arten einordnen zu können, wurden jeweils ein Vergleichsstandort mit einer höheren Salinität (~ 18 , Grenaa, Dänemark) und einer niedrigen Salinität (~ 7 , Vitt, Rügen) ausgewählt. Ziel des Experiments war es zu untersuchen, ob standortspezifische Unterschiede in der ersten Reaktion auf eine kurzfristig stark verringerte Salinität sowie in der Akklimatisierung zwischen den Algen aus Grenaa, Rostock und Rügen bestehen. Die Messung der initialen Photosyntheseleistung sowie nach 30 min und 24 h nach der Verringerung der Salinität um 5, sollte Aufschluss über das Akklimationspotential der Algenarten geben.

3.2 Material und Methoden

3.2.1 Probenahme und Standorte

Fucus evanescens und *Fucus vesiculosus*

Die Probenahmen sowie die darauf folgenden Analysen wurden alle im Zeitraum vom 23. April bis 20. Juni 2017 durchgeführt. *Fucus evanescens* und *Fucus vesiculosus* wurden entlang des Salinitätsgradienten der südwestlichen Ostsee gesammelt. Beprobungsstationen waren Grenaa (Kattegat, Dänemark, 56°24'37.4"N 10°55'43.9"E, 23. April 2017) mit einer Salinität von ~20, Kiel (Kieler Bucht, 54°22'35.5"N 10°09'45.5"E, 06. Juni 2017) mit einer Salinität von ~12 und Rostock (Mecklenburger Bucht, 54°10'47.2"N 12°06'10.8"E, 15. Mai 2017) mit einer Salinität von ~9 (Abbildung 21).

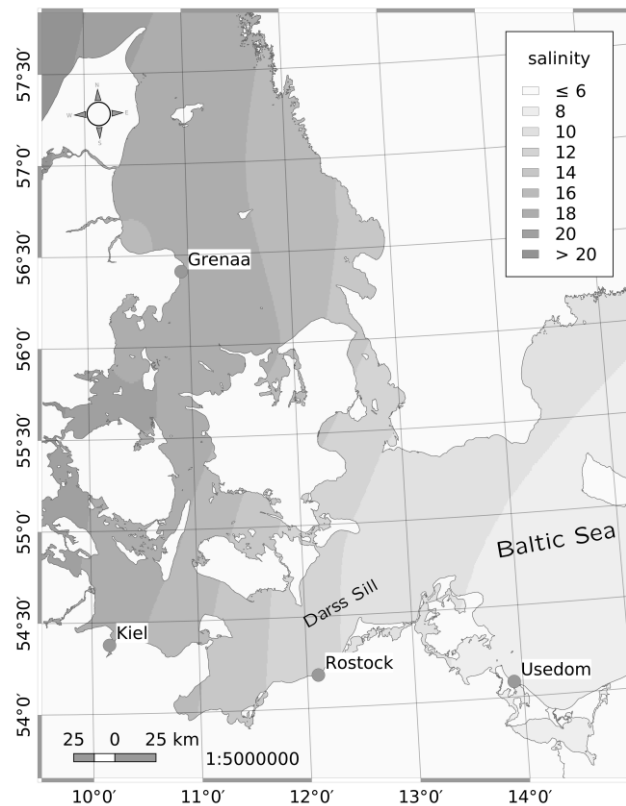


Abbildung 21: Beprobungsstationen und Oberflächensalinität (0-10 m) für 2017. Die verwendeten Salinitätsdaten stammen von: HELCOM: <http://maps.helcom.fi/arcgis104/rest/services/MADS>; die Geodaten von: GADM: <https://gadm.org/data.html>.

Die Wassertemperatur an der Oberfläche betrug 10°C in Grenaa, 14°C in Kiel und 12°C in Rostock. An allen drei Standorten wurde Habitatwasser für das Akklimationsexperiment

entnommen. Zusätzlich wurde Wasser mit einer Salinität von 6 nahe Usedom (Pommersche Bucht, 54°05'03.3"N 13°55'02.0"E) entnommen, wo *F. evanescens* noch nicht vorgefunden wurde. Eine Salinität von 6 stellt dabei den nächsten Schritt auf der Salinitätsschwelle dar, den *F. evanescens* überwinden müsste, um in die Zentrale Ostsee einzuwandern. An jedem Standort wurde in ~20 cm Tiefe der gesamte Thallus von 25 Individuen der beiden Arten gesammelt (jeweils 5 für die Sofortmessung und 20 für das Akklimationsexperiment). Die Arten wurden im Feld nach dem morphologischen Artkonzept bestimmt und das Ergebnis später mit genetischen Barcodemarkern überprüft. Die Algen (n=5) wurden bis zur Photosynthesemessung am nächsten Tag im Dunklen für 12 h in Aquarien bei $14 \pm 1^\circ\text{C}$ in ihrem Habitatwasser gelagert.

Ceramium virgatum und *Monostroma grevillei*

Die Probenahmen erfolgten nach Standorten getrennt und im einwöchigen Abstand zwischen dem 13.-27. Mai 2018. Die beprobten Standorte waren Grenaa (Kattegat, Dänemark, 56°24'37.4"N 10°55'43.9"E) mit einer Ausgangssalinität von 18, Rostock (Mecklenburger Bucht, 54°13'34.5"N 12°10'8.67.9"E) mit einer Ausgangssalinität von 11 und Vitt (Rügen, 54°39'55.0"N 13°26'02.7"E) mit einer Ausgangssalinität von 7. Die Wassertemperatur an der Oberfläche betrug 10°C vor Grenaa, 13°C vor Rostock und 10°C vor Rügen. An allen drei Standorten wurde Habitatwasser für das Akklimationsexperiment entnommen. *Ceramium virgatum* wurde aufgrund der guten Unterscheidbarkeit zu anderen *Ceramium*-Arten durch das Merkmal der vollständigen Berindung nur morphologisch bestimmt (Pankow et al. 1990). *Monostroma grevillei* wurde morphologisch bestimmt (Steinhagen und Weinberger 2017) und das Ergebnis später mit genetischen Barcodemarkern verifiziert. Die Algen wurden bis zur Photosynthesemessung am nächsten Tag im Dunklen für 12 h in Aquarien bei $14 \pm 1^\circ\text{C}$ in ihrem Habitatwasser gelagert.

3.2.2 Photosynthesemessung

Bei den beiden untersuchten *Fucus*-Arten sowie auch bei *Ceramium virgatum* und *Monostroma grevillei* erfolgte eine Sofortmessung der Photosyntheseleistung am Folgetag nach der Probenahme. Bei *F. evanescens* und *F. vesiculosus* erfolgte die nächste Messung am Ende des zweiwöchigen Akklimationsexperiments, bei dem Salzstressexperiment mit *C. virgatum* und *M. grevillei* nach 24 h. Bei beiden Experimenten wurde eine Kombination aus

Chlorophyll-Fluoreszenz-Messungen mit einem PAM 2000 (Pulse Amplitude Modulated Fluorometer, Heinz Walz GmbH, Effeltrich, Deutschland) und einer gleichzeitigen Messung der O₂-Entwicklung mithilfe einer O₂-Elektrode vom Typ Clark (Microelectrodes Inc., Bedford, New Hampshire, USA) für die Ermittlung der Photosyntheseleistung verwendet (nach Wolfstein und Hartig 1998). Dafür wurde jeweils ein 1 cm² große Scheibe aus jeder Alge ausgestanzt und die Frischmasse mit einer Feinwaage ermittelt (LA 120S Sartorius AG, Göttingen, Deutschland). Bei den *Fucus*-Arten wurde das Gewebe immer unterhalb der ersten Verzweigung (von den Spitzen aus gesehen) entnommen. Anschließend wurde die Probe an einem Kunststoffgitter fixiert und in eine 8 ml-Perspex-Küvette überführt, die dann mit dem jeweiligen gefilterten Habitat- oder Inkubationswasser gefüllt wurde. Das Wasser in der Kammer wurde mit einem Kreislaufsystem konstant auf 15°C gekühlt (Kryostat Haake K15, Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, USA) und mit einem Magnetrührer kontinuierlich durchmischt. Mit dem Lichtpipetten-System (MK2, Illuminova, Uppsala, Sweden) wurden jede Probe Lichtintensitäten von 0, 24, 88, 180, 446, 796, 1592, 1773 µmol Photonen·m⁻²·s⁻¹ für jeweils 3 min ausgesetzt. Die Photosyntheserate wurde nach dem Modell nach Walsby (1997) berechnet:

$$P = P_{\max} \left(1 - e^{\frac{-\alpha I}{P_{\max}}} \right) + \beta I + Rd$$

P_{\max} ist gleich der maximalen Photosyntheserate (mmol O₂ · h⁻¹ · g⁻¹ Chlorophyll *a*), β ist der Lichtinhibitions-Term, I die Lichtintensität (µmol Photonen · m² · s) und Rd die Respiration. Die Steigung (α) der Photosynthese-Lichtintensitäts-Kurve (PI-Kurve) steht in Relation zu der Quantenausbeute.

Am Ende jeder Lichtstufe wurde über das PAM ein Sättigungsimpuls gegeben, der weitere Informationen über Photosyntheseleistung gab (Klughammer und Schreiber 2008). Die relative Elektronentransportrate (ETR) wurde ebenfalls mit dem Modell nach Walsby (1997) berechnet, aber ohne den Respirations-Term:

$$ETR = ETR_{\max} \left(1 - e^{\frac{-\alpha I}{ETR_{\max}}} \right) + \beta I$$

ETR_{\max} ist die maximale relative Elektronentransportrate (transportierte Elektronen pro Fläche und Zeit im Photosystem II), α ist die initiale Steigung der ETR-Lichtintensitätskurve, β ist der Lichtinhibitions-Term und I ist die Lichtintensität. Die maximale Quantenausbeute der dunkeladaptierten Proben (Dark Yield, YII_0) wurde als Indikator für Stress verwendet.

3.2.3 Akklimationsexperiment mit *Fucus spp.*

Das Akklimationsexperiment wurde nach der Kreuz-Inkubationsmethode konzipiert. Die experimentellen Salinitätsstufen wurden analog zu der Salinität der drei Standorte Grenaa, Kiel und Rostock gewählt, sowie eine weitere für Usedom (Salinitätsstufen: 20, 12, 9 und 6). Das an diesen Standorten entnommene Habitatwasser wurde filtriert und als Inkubationsmedium benutzt. Für jede Salinitätsstufe wurden die gesamten Thalli von jeweils fünf Individuen von *F. evanescens* und *F. vesiculosus* aus Grenaa, Kiel und Rostock verwendet und in 3 L-Bechergläsern für zwei Wochen gehältert. Das Experiment wurde unter natürlichen Lichtbedingungen durchgeführt, während die Temperatur durch ein Kühlsystem bei $14 \pm 1^\circ\text{C}$ gehalten wurde. Alle Bechergläser wurden mit Luft begast und wurden durch eine transparente Folie vor Verdunstung geschützt. Während der Versuchslaufzeit wurde weder das Wasser gewechselt, noch Nährstoffe hinzugegeben. Die Licht- und Temperaturbedingungen wurden zudem mit Loggern überwacht (HOBO Pendant® Temp / Light, Onset, Cape Cod, USA). Nach einer initialen Messung der Photosynthese, erfolgte eine zweite Messung nach 14 Tagen der Akklimation- jeweils nach 12 h Dunkeladaptation (vgl. Photosynthesemessung).

3.2.4 Salzstressexperimente mit *Ceramium virgatum* und *Monostroma grevillei*

Für den Vergleich der Salinitätstoleranz der Arten *Ceramium virgatum* und *Monostroma grevillei* zwischen den Standorten Grenaa, Rostock und Rügen, wurde ein 24 h-Salzstress-Experiment durchgeführt. Dieses wurde aufgrund der langen Dauer der Photosynthesemessung (~45 min pro Probe) getrennt nach Standorten durchgeführt. Zunächst wurde die initiale Photosyntheseleistung von jeweils fünf Individuen der beiden Arten gemessen. Danach wurden die Individuen der fädigen Rotalge *C. virgatum* mittig geteilt. Die eine Hälfte wurde als Kontrolle in gefiltertes Habitat des ursprünglichen Standorts gegeben, während die andere Hälfte in gefiltertes Habitatwasser gesetzt wurde, in dem die Salinität um 5 verringert wurde. Das Absenken der Salinität erfolgte durch die Verdünnung des Habitatwassers mit destilliertem Wasser. Für die Algen aus Grenaa wurde die Ausgangssalinität von 17 auf 12, für die Algen aus Rostock von 11 auf 6 und für die Algen aus Rügen von 7 auf 2 abgesenkt. Bei *M. grevillei* konnte aufgrund der einschichtigen, zarten Blattstruktur keine Teilung vorgenommen werden, ohne die Pflanze stark zu beschädigen. Aus

diesem Grund wurden jeweils fünf Thalli für die Kontrolle und fünf weitere für den Salzstress-Ansatz verwendet. Bei beiden Arten wurde nach 30 min eine Photosynthesemessung aller dem Salzstress ausgesetzten Algen durchgeführt, um einen potentiellen sofortigen Einfluss der verringerten Salinität auf die Photosynthese erfassen zu können. Nach 24 h wurde die Photosynthese der Algen in den Kontroll- sowie den Salzstress-Ansätzen erneut gemessen.

3.2.5 Pigmente und Wassergehalt

Im Anschluss an die Photosynthesemessung wurden die Pigmente der verwendeten Algenprobe bestimmt. Die Extraktion erfolgte mit 4 ml N,N-Dimethylformamid (DMF) für 24 h bei 4°C. Die Extinktions-Spektren der so gewonnenen Extrakte wurden mit einem Photospektrometer (UV/VIS spectrometer Lambda 2, PerkinElmer, Waltham, USA) im Wellenlängenbereich von 350 bis 800 nm gemessen. Der Gehalt an Chlorophyll *a* (Porra et al. 1989) und Carotinoiden (Küster et al. 2004) wurde mit den folgenden Formeln berechnet:

$$chl\ a \left(\frac{\mu g}{ml} \right) = (E_{663,8} - E_{750}) \cdot 12 - (E_{646,8} - E_{750}) \cdot 3,11$$

$$car \left(\frac{\mu g}{ml} \right) = \frac{(E_{470} - E_{750}) \cdot 1000 - chl\ a \cdot 3,27 - chl\ b \cdot 104}{22}$$

mit E_x gleich dem Extinktions-Koeffizienten bei der Wellenlänge x [nm].

Zur Bestimmung des Wassergehalts der Algenprobe wurde zunächst die Trockenmasse ermittelt. Dafür wurde die Probe mindestens fünf Stunden bei 105°C, bis zum Erreichen eines stabilen Gewichts, getrocknet. Anschließend wurde der Wassergehalt aus der Differenz zwischen Frisch- und Trockenmasse bestimmt.

3.2.6 Genetische Analyse

Fucus evanescens und *Fucus vesiculosus*

Um die morphologische Bestimmung der beiden in dieser Arbeit untersuchten *Fucus*-Arten zu verifizieren, wurde zusätzlich eine genetische Analyse durchgeführt. Dafür wurden DNA-Sequenzen von den im Zuge dieser Arbeit gesammelten *Fucus*-Individuen mit Sequenzen der taxonomisch abgesicherten *Fucus*-Datenbank der Aquatischen Ökologie (Universität Rostock) verglichen. Für diesen Vergleich wurden jeweils ein bis zwei Exemplare von *F. evanescens* und

F. vesiculosus aus Grenaa, Kiel und Rostock mit eindeutig identifizierten *F. evanescens* aus Kamtschatka (*locus classicus*) und von der Insel Sachalin (beide Russland), sowie Individuen aus Norwegen, Schweden und Dänemark verglichen. Für den Vergleich von *F. vesiculosus* wurden 26 *F. vesiculosus*-Proben aus sechs verschiedenen Ländern entlang der Ostsee, des Kattegats und des Skagerraks in die Analyse einbezogen. Zusätzlich wurden sechs Proben von *Fucus spiralis*, *Fucus ceranoides* und *Fucus serratus* für den phylogenetischen Vergleich herangezogen.

Mit Hilfe des DNeasy Plant Mini Kits (Quiagen, Hilden, Deutschland) wurde die gesamtgenomische DNA aus etwa 4 mg getrocknetem, fein zermahlenem Thallus isoliert. Die Menge und die Qualität der gewonnenen DNA wurden durch eine Gelelektrophorese bestimmt und bei Bedarf verdünnt. Ein nicht kodierender Bereich aus dem Kerngenom; die intronreiche Region einer Disulfidisomerase (PDI) wurde mit den Primern PDI-F2: 5'- GCG CCA TGA AGA AGT ACA GGT GCG-3' (Nowak 2015) und PDI-R: 5'-AAC TCC ACC ATC ACG TCC T-3' (Neiva et al. 2010) in einer Polymerasekettenreaktion (PCR) amplifiziert. Für die PCR wurde ein Taq PCR Master Mix (Qiagen, Hilden, Deutschland) mit folgendem PCR Programm verwendet: einem initialen zweiminütigen Denaturierungsschritt bei 93°C, folgten 35 Zyklen Denaturierung bei 93°C für 30 Sekunden, Primer-Annealing bei 63°C für 50 s und einer Extension bei 72°C für 1 min. Die abschließende Elongation erfolgte bei 72°C für 7 min. Die PCR-Produkte wurden mit Hilfe eines Biometra-innuPREP Gel Extraction Kits (Analytik Jena AG, Jena, Deutschland) gereinigt und mit einem Applied Biosystems 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, USA) direkt sequenziert. Die Sequenzierreaktion wurde mit dem BigDye Terminator V.1.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Thermo Fisher Scientific, Darmstadt, Deutschland) durchgeführt, wobei die oben aufgeführten PCR Primer auch für die Sequenzierung verwendet wurden.

Alle Sequenzen wurden mit dem Programm BioEdit (Hall 1999) manuell kontrolliert und zu einem Alignment angeordnet. Identische Sequenzen wurden durch das Programm-Paket DnaSP (Librado und Rozas 2009) identifiziert und zu Haplotypen zusammengefasst. Die folgende genetische Analyse erfolgte mit dem Programmpaket MEGA Version 7 (Kumar et al. 2016). Um die genetische Variabilität zwischen den einzelnen Haplotypen abzuschätzen, wurden die paarweisen prozentualen Distanzen (p-Distanzen) und die Anzahl der Substitutionen ermittelt. Mit Hilfe der Maximum-Likelihood Methode (ML) wurde ein

phylogenetischer Stammbaum berechnet, wobei das Kimura 2-Parameter-Modell als Substitutionsmodell für den hier analysierten Datensatz ermittelt wurde. Um die Verlässlichkeit der Verzweigungen des berechneten Stammbaumes abschätzen zu können, wurden Bootstrap-Werte basierend auf 1000 Wiederholungen berechnet.

Monostroma grevillei

Die Verifizierung der morphologischen Bestimmung von *M. grevillei* erfolgte ebenfalls mit genetischen Barcode-Markern und wurde nach dem gleichen Protokoll wie bei *F. evanescens* und *F. vesiculosus* durchgeführt.

3.2.7 Statistische Analyse

Um die Unterschiede sowohl zwischen den Arten als auch zwischen den Standorten zu analysieren, wurde eine allgemeine lineare Modellanalyse der Varianzen (ANOVA), gefolgt von einem paarweisen Tukey-Post-hoc-Test durchgeführt, wenn die Annahmen der Normalverteilung (Shapiro-Wilk-Test) und der Homogenität der Varianzen (Leven's-Test) gegeben waren. In den wenigen Fällen in denen diese Annahmen nicht erfüllt wurden, wurde ein Kruskal-Wallis-Test durchgeführt. Die Ergebnisse wurden mit Box- und Whisker-Plots dargestellt. Eine PCoA (Principal Coordinates Analysis) wurde durchgeführt, um die Ähnlichkeit/Unähnlichkeit von Daten zu visualisieren. Alle hier genannten Analysen wurden mit „R“ unter Verwendung des Paktes „vegan“ durchgeführt (R Development Core Team 2018).

3.3 Ergebnisse

3.3.1 Pigmentgehalt und Photosyntheseparameter von *Fucus evanescens* und *Fucus vesiculosus*

Die Messung des Pigmentgehalts der Thalli am Tag nach der jeweiligen Probenahme zeigte Unterschiede zwischen den beprobten Standorten. *F. evanescens* wies den höchsten Chlorophyll *a*- und Carotinoid-Gehalt in Rostock auf und zeigte niedrigere Pigmentgehalte in Kiel und Grenaa (Abbildung 22). Dabei unterschied sich der Gehalt beider Pigmente

signifikant zwischen dem Standort mit der höchsten Salinität (Grenaa) und dem mit der niedrigsten (Rostock, Tabelle 4). Bei *F. evanescens* aus Kiel war der Chlorophyll *a*-Gehalt signifikant verschieden im Vergleich zu Vertretern der Art aus Rostock. Der Carotinoidgehalt von *F. evanescens* aus Kiel zeigte jedoch eine hohe Variabilität und unterschied sich nicht signifikant von den anderen beiden Standorten.

Tabelle 4: Ergebnisse der Initialmessung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von *F. evanescens* und *F. vesiculosus*. Dargestellt sind die Medianwerte (n=5) und die Standardabweichung für die Parameter: maximale Photosyntheserate (P_{\max} in $\text{mmol O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g chl } a^{-1}$), Lichtaffinität (α_{LiPi} ; α_{PAM}), die relative Elektronentransportrate (ETR_{\max} in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), „Dark Yield“ (Y_{II0}), Chlorophyll *a* (chl *a* in $\mu\text{g} / \text{g}$ Frischmasse), Carotinoide (car in $\mu\text{g} / \text{g}$ Frischmasse) und der Wassergehalt (wg in %). Signifikante Unterschiede (Tukey's HSD test: $p < 0.05$) sind fett gedruckt und mit Buchstaben markiert.

Art	Herkunft	P_{\max}	α_{LiPi}	ETR_{\max}	α_{PAM}	Y_{II0}	chl <i>a</i>	car	wg
<i>F. evanescens</i>	Grenaa	85,2	0,53	ab60,0	0,44	0,74	b897,7	b328,0	84,8
		$\pm 11,0$	$\pm 0,17$	$\pm 8,2$	$\pm 0,04$	$\pm 0,03$	$\pm 137,5$	$\pm 35,9$	$\pm 3,3$
	Kiel	74,1	0,51	b44,8	0,36	0,71	b1087,7	ab375,3	83,7
		$\pm 19,8$	$\pm 0,15$	$\pm 10,6$	$\pm 0,03$	$\pm 0,04$	$\pm 299,4$	$\pm 73,4$	$\pm 1,7$
	Rostock	71,8	0,49	a60,4	0,38	0,75	a1432,0	a440,1	86,8
		$\pm 8,9$	$\pm 0,09$	$\pm 17,8$	$\pm 0,04$	$\pm 0,01$	$\pm 99,6$	$\pm 26,5$	$\pm 0,6$
<i>F. vesiculosus</i>	Grenaa	71,2	0,43	71,8	0,35	b0,67	b1751,3	b480,7	80,3
		$\pm 10,4$	$\pm 0,07$	$\pm 18,3$	$\pm 0,06$	$\pm 0,04$	$\pm 186,7$	$\pm 52,7$	$\pm 3,4$
	Kiel	81,6	0,60	54,6	0,34	ab0,72	a1262,0	a350,4	76,6
		$\pm 25,7$	$\pm 0,20$	$\pm 110,6$	$\pm 0,03$	$\pm 0,02$	$\pm 469,4$	$\pm 76,2$	$\pm 3,4$
	Rostock	88,2	0,51	89,2	0,36	a0,73	ab1120,8	a322,7	83,0
		$\pm 12,4$	$\pm 0,11$	$\pm 19,7$	$\pm 0,01$	$\pm 0,01$	$\pm 295,6$	$\pm 54,4$	$\pm 2,4$

Von den getesteten photosynthetischen Parametern zeigte bei *F. evanescens* nur die ETR_{\max} signifikante Unterschiede. *Fucus evanescens* aus Rostock zeigte hier einen signifikant höheren Wert, als Individuen aus Kiel. Der Vergleich dieser beiden Standorte mit Grenaa wies keine signifikanten Unterschiede auf.

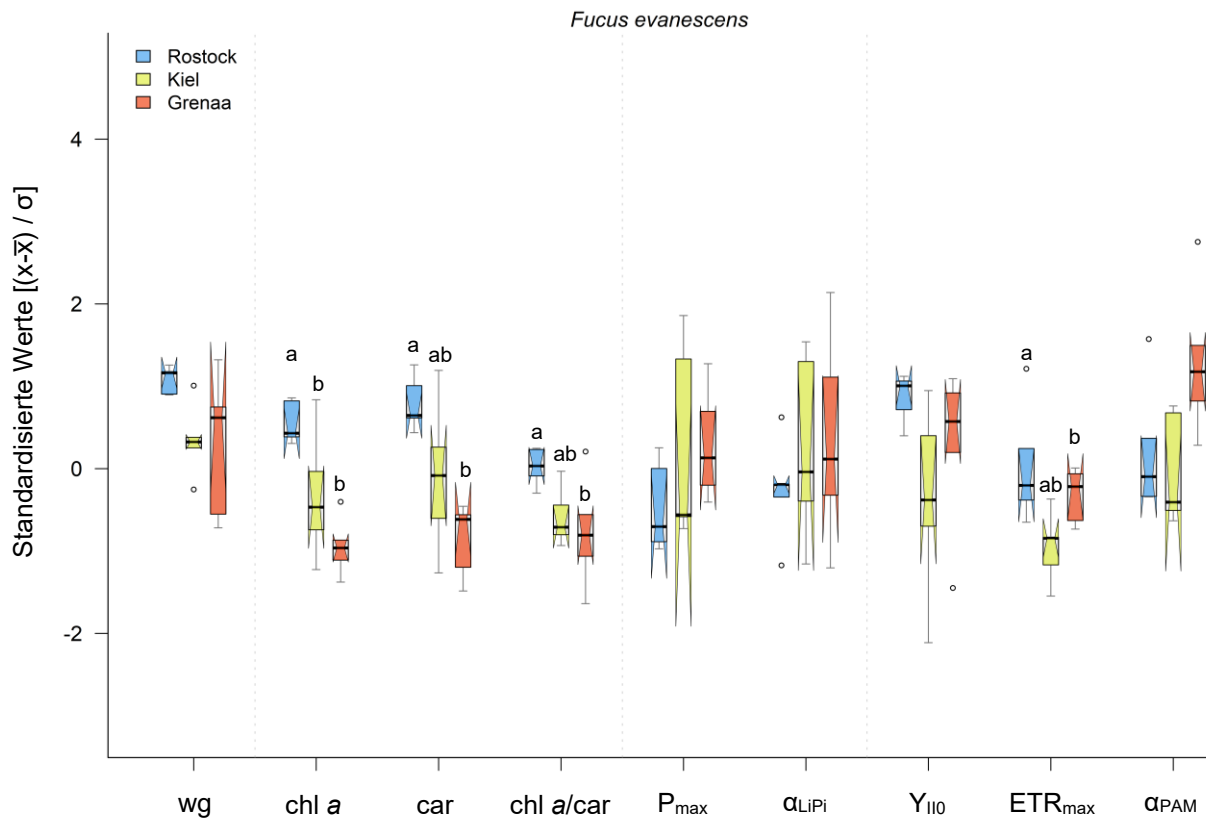


Abbildung 22: Ergebnisse der Initialmessung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von *F. evanescens*. Dargestellt sind der Wassergehalt (wg), Chlorophyll *a* (chl *a*), Carotinoide (car), das Pigmentverhältnis (chl *a*/car), die maximale Photosyntheserate (P_{\max}), die Lichtaffinität der Messung mit der Lichtpipette (α_{LIPi}), der Dark Yield (Y_{II0}), die maximale relative Elektronentransportrate (ETR_{\max}) und die Lichtaffinität aus der PAM-Messung (α_{PAM}) ($n=5$). Zur besseren Vergleichbarkeit und Visualisierung, wurden die Werte aller Variablen standardisiert. Dafür wurden alle Werte einer Variablen durch eine durch den Mittelwert subtrahiert und durch die Standardabweichung dividiert. Mit Buchstaben gekennzeichnete Werte sind signifikant unterschiedlich mit $p < 0,05$ (Tukey HSD).

Anders als bei *F. evanescens* wurde bei *F. vesiculosus* der höchste Chlorophyll *a*- und Carotinoidgehalt bei Individuen aus Grenaa gefunden (Tabelle 4, Abbildung 23). Dabei unterschied sich der Chlorophyll *a*-Gehalt signifikant zwischen Grenaa und Kiel, jedoch nicht zwischen Rostock und Grenaa oder zwischen Kiel und Rostock. Der Carotinoidgehalt von *F. vesiculosus* aus Grenaa war signifikant höher als der von den Exemplaren aus Kiel oder Rostock. Zudem wies der Carotinoidgehalt eine graduelle Abnahme mit abnehmender Salinität auf. Ein weiterer signifikanter Unterschied zeigte der Fluoreszenz Dark Yield auf. Dieser war bei *F. vesiculosus* aus Rostock signifikant höher als bei den Vertretern aus Grenaa.

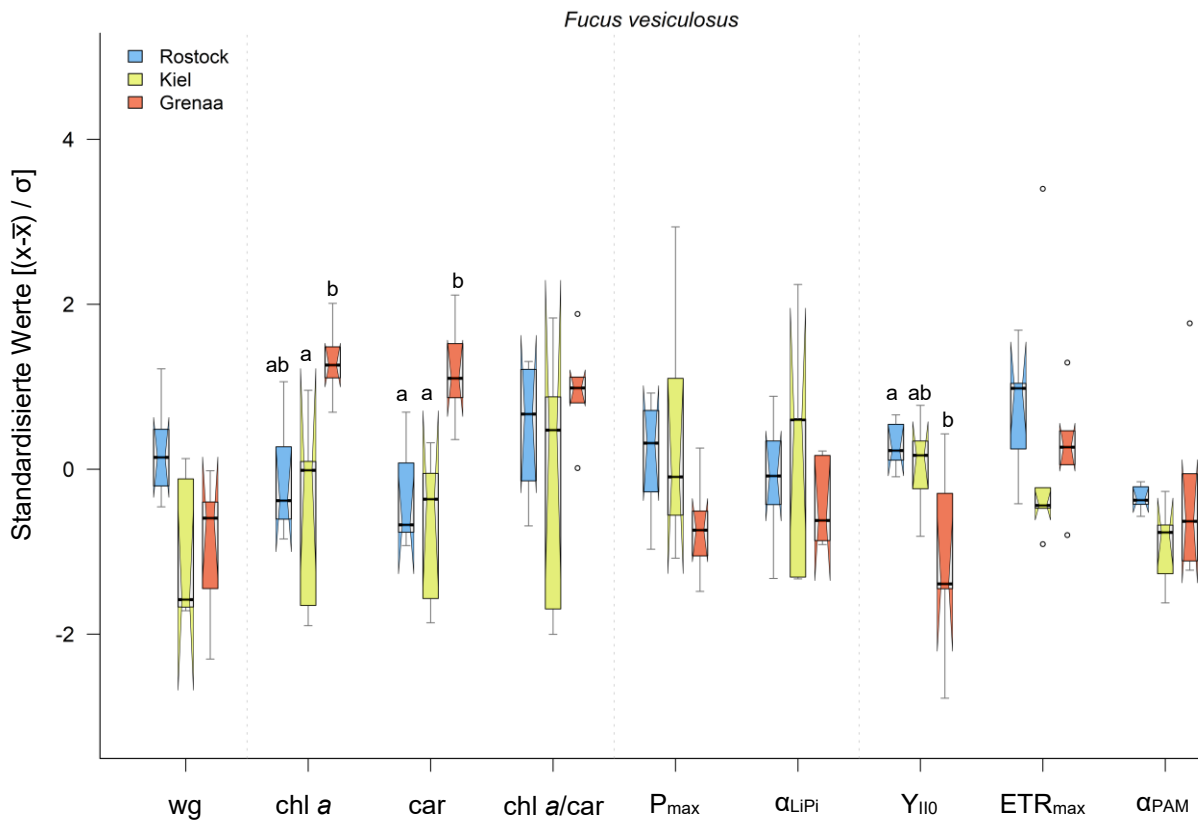


Abbildung 23: Ergebnisse der Initialmessung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von *F. vesiculosus*. Dargestellt sind der Wassergehalt (wg), Chlorophyll *a* (chl *a*), Carotinoide (car), das Pigmentverhältnis (chl *a*/car), die maximale Photosyntheserate (P_{\max}), die Lichtaffinität der Messung mit der Lichtpipette (α_{LiPi}), der Dark Yield (Y_{II0}), die maximale relative Elektronentransportrate (ETR_{\max}) und die Lichtaffinität aus der PAM-Messung (α_{PAM}) ($n=5$). Für weitere Details, siehe Abbildung 22.

Betrachtet man die Standorte einzeln und vergleicht die beiden *Fucus*-Arten, so zeigten sich nur wenige signifikante Unterschiede in den photosynthetischen Parametern. In Grenaa zeigte *F. evanescens* eine signifikant höhere maximale Photosyntheserate als *F. vesiculosus* (Tukey HSD: $p=0,045$), was auf ein höheres Photosynthesepotential hinweist. Der signifikant höhere P_{\max} -Wert bei *F. evanescens* aus Grenaa wurde von einem signifikant niedrigeren Chlorophyll *a*- und Carotinoid-Gehalt begleitet (ANOVA: $p<0,01$). Der Vergleich beider Arten aus Rostock zeigte, dass *F. evanescens* einen signifikant höheren Y_{II0} ($p=0,018$) als *F. vesiculosus* aufwies. Entlang des Salinitätsgradienten zeigte *F. evanescens* mit abnehmender Standort-Salinität einen signifikant höheren Wassergehalt als *F. vesiculosus*. Dies war sowohl bei den Algen aus Kiel ($p=0,019$), als auch aus Rostock ($p=0,023$) der Fall.

Betrachtet man den Pigmentgehalt, so wie *F. evanescens*, aus Rostock einen höheren Carotinoidgehalt ($p=0,011$) als *F. vesiculosus* vom gleichen Standort.

Die Multivariate Analyse der Faktoren maximale Photosyntheserate, Lichtaffinität, relative Elektronen Transportrate, Fluoreszenz-Dark Yield, Chlorophyll *a*, Carotinoide und Wassergehalt unterstützen die Ergebnisse der univariaten Analyse. Es zeigten sich dabei keine eindeutigen Unterschiede zwischen den Arten oder den Standorten (Abbildung 24).

Abbildung 1: Perspektivaufnahme von Nordosten auf die Ostsee und das dahinterliegende Küstenmoor im Naturschutzgebiet „Heiligensee und Hütelmoor“ im Mai 2014. Foto: Dr. Lars Tiepolt, Staatliches Amt für Landwirtschaft und Umwelt Mittleres Mecklenburg.

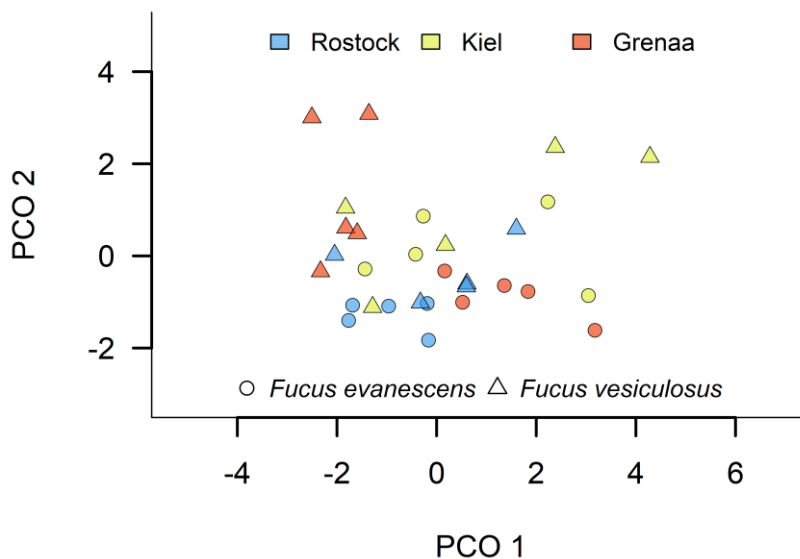


Abbildung 24: MDS-Plot der Initialmessungen getrennt nach Herkunft der Algen und nach Arten. Es wurde das "Group average"-Verfahren unter Verwendung des Bray-Curtis-Koeffizienten durchgeführt. Für die Ähnlichkeitsanalyse wurden die Parameter Wassergehalt, Chlorophyll *a*, Carotinoide, maximale Photosyntheserate, Lichtaffinität, Fluoreszenz-Dark Yield und die relative maximale Elektronentransportrate als Faktoren berücksichtigt ($n=5$).

Akklimationsexperiment

Für eine bessere Visualisierung werden im folgenden Abschnitt nur exemplarisch die Daten von Grenaa und Rostock dargestellt; die Standorte mit der jeweils höchsten und der niedrigsten Habitatsalinität und den deutlichsten Unterschieden. Die Daten für den Standort Kiel sind im Anhang (Tabelle S3) dargestellt.

Tabelle 5: Ergebnisse der Messung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von *Fucus evanescens* und *Fucus vesiculosus* nach zweiwöchiger Akklimation in Salinitätsstufen von 6-20. Gezeigt sind die Medianwerte und die Standardabweichung für die Parameter (n=5): maximale Photosyntheserate (P_{\max} in $\text{mmol O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g chl } a^{-1}$), Lichtaffinität (α_{LiPi} ; α_{PAM}), die relative Elektronentransportrate (ETR_{\max} in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Dark Yield (Y_{H0}), Chlorophyll *a* (chl *a* in $\mu\text{g / g}$ Frischmasse), Carotinoide (car in $\mu\text{g / g}$ Frischmasse) und der Wassergehalt (wg in %). Signifikante Unterschiede (ANOVA: $p < 0,05$) zwischen den Arten sind fett gedruckt. Für eine Tabelle der *p*-Werte siehe Anhang (S4).

Ort	Art	Salinität	P _{max}	α _{LPI}	ETR _{max}	α _{PAM}	Y _{II0}	chl <i>a</i>	car	wg
Grenaa	<i>F. vesiculosus</i>	20	39,6 ± 3,5	0,33 ± 0,12	27,7 ± 12,2	0,35 ± 0,08	0,71 ± 0,21	1377,1 ± 236,5	423,9 ± 47,4	82,7 ± 1,3
		12	31,4 ± 17,9	0,43 ± 0,23	33,0 ± 9,4	0,28 ± 0,06	0,7 ± 0,02	1413,9 ± 380,9	465,7 ± 58,7	79,3 ± 1,4
		9	30,3 ± 10,3	0,50 ± 0,15	22,2 ± 6,4	0,29 ± 0,07	0,72 ± 0,02	1317,8 ± 285,5	404,2 ± 64,1	83,9 ± 3,4
		6	29,6 ± 6,0	0,34 ± 0,16	29,5 ± 16,0	0,30 ± 0,11	0,72 ± 0,04	1445,8 ± 212,8	454,0 ± 47,4	81,6 ± 1,7
	<i>F. evanescens</i>	20	65,7 ± 21,7	0,67 ± 0,17	41,0 ± 14,6	0,29 ± 0,06	0,65 ± 0,11	952,4 ± 318,6	331,2 ± 66,5	81,0 ± 3,6
		12	40,2 ± 9,9	0,34 ± 0,13	48,7 ± 14,1	0,29 ± 0,03	0,6 ± 0,06	888,6 ± 277,7	285,4 ± 65,4	81,9 ± 2,4
		9	37,8 ± 17,9	0,59 ± 0,18	31,3 ± 8,1	0,25 ± 0,07	0,7 ± 0,05	632,0 ± 168,5	288,7 ± 32,3	86,4 ± 2,5
		6	43,2 ± 23,9	0,85 ± 0,32	20,0 ± 14,6	0,34 ± 0,05	0,74 ± 0,01	834,9 ± 174,9	327,1 ± 37,7	82,2 ± 3,5
Rostock	<i>F. vesiculosus</i>	20	36,9 ± 12,8	0,24 ± 0,13	40,2 ± 20,0	0,36 ± 0,03	0,76 ± 0,02	864,5 ± 178,5	282,9 ± 42,1	83,2 ± 1,9
		12	42,5 ± 20,3	0,37 ± 0,23	34,4 ± 13,0	0,33 ± 0,08	0,71 ± 0,06	1121,9 ± 225,1	323,2 ± 43,4	85,0 ± 1,8
		9	22,5 ± 4,1	0,22 ± 0,15	22,4 ± 7,6	0,32 ± 0,09	0,73 ± 0,03	1092,5 ± 119,7	310,3 ± 23,8	83,1 ± 1,3
		6	38,7 ± 32,8	0,47 ± 0,24	26,9 ± 12,0	0,37 ± 0,04	0,76 ± 0,03	867,2 ± 203,3	280,4 ± 39,1	83,9 ± 0,4
	<i>F. evanescens</i>	20	29,0 ± 5,0	0,39 ± 0,07	29,6 ± 9,1	0,34 ± 0,08	0,73 ± 0,06	1395,3 ± 237,7	481,5 ± 55,8	82,9 ± 1,3
		12	38,4 ± 12,2	0,49 ± 0,10	25,0 ± 9,1	0,33 ± 0,06	0,72 ± 0,06	1367,8 ± 440,0	433,4 ± 105,4	83,8 ± 2,0
		9	25,5 ± 12,8	0,44 ± 0,25	18,5 ± 33,9	0,26 ± 0,07	0,74 ± 0,05	1269,3 ± 152,5	424,3 ± 28,6	84,0 ± 1,3
		6	40,7 ± 16,8	0,46 ± 0,17	25,7 ± 5,5	0,32 ± 0,08	0,71 ± 0,05	1171,6 ± 143,2	432,6 ± 50,4	86,0 ± 1,6

Dabei zeigte *F. evanescens* vom Standort Grenaa die höchste Photosyntheseleistung, wenn die Art in ihrer Herkunfts-Salinität von 20 inkubiert wurde. Auch P_{\max} und α_{LiPi} waren hier bei *F. evanescens* signifikant höher als bei *F. vesiculosus* vom gleichen Standort. Des Weiteren zeigte *F. evanescens* aus Grenaa in den Salinitätsstufen 12, 9 und 6 einen signifikant niedrigeren Gehalt an Chlorophyll *a* und Carotinoiden als *F. vesiculosus*. Bei einer Salinität von 12 war zudem der Dark Yield bei *F. evanescens* signifikant höher als bei *F. vesiculosus*. Bei den Algen vom Standort Rostock zeigten sich vornehmlich Unterschiede im Pigmentgehalt. So wies *F. evanescens*, wenn sie unter den Salinitätsstufen 20, 9 und 6 inkubiert wurden, einen signifikant höheren Chlorophyll *a*- und Carotinoid-Gehalt als *F. vesiculosus* auf. Insgesamt änderte sich bei beiden Arten der Pigmentgehalt nach zwei Wochen Inkubation nur minimal und die bei den Initialmessungen bestimmten Unterschiede blieben bestehen. Die Multivariate Analyse der gemessenen Photosynthese-Parameter, der Pigmente und des Wassergehalts zeigte nach der Inkubation ebenfalls keine eindeutigen Unterschiede zwischen den beiden Arten oder zwischen den Standorten (Abbildung 25).

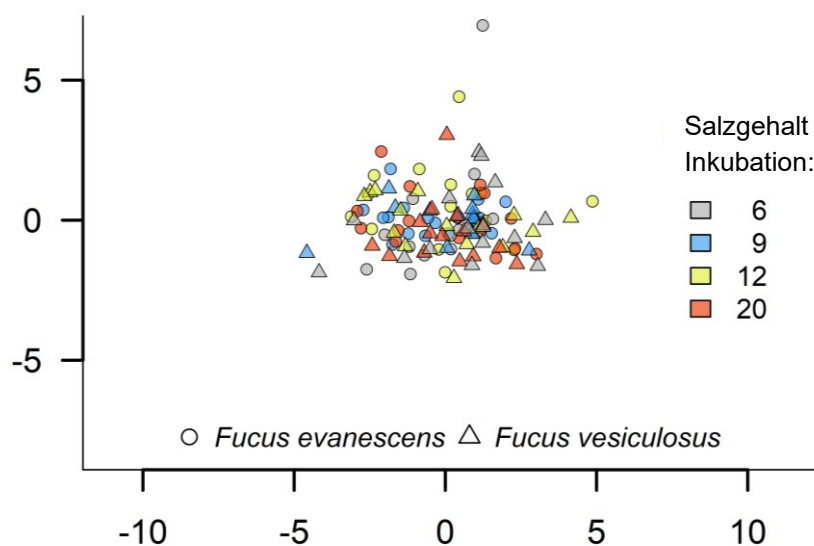


Abbildung 25: MDS-Plot des Akklimationsexperiments, sortiert nach Salzgehalt der Inkubation und nach Arten. Es wurde das "Group average"-Verfahren unter Verwendung des Bray-Curtis-Koeffizienten durchgeführt. Für die Ähnlichkeitsanalyse wurden die Parameter Wassergehalt, Chlorophyll *a*, Carotinoide, maximale Photosyntheserate, Lichtaffinität, Fluoreszenz-Dark Yield und die relative maximale Elektronentransportrate als Faktoren berücksichtigt (n=5).

Genetische Analyse

Die Maximum Likelihood-Analysen der PDI-Sequenzdaten ordnete die 29 *F. vesiculosus*- und 42 *F. evanescens*-Individuen in zwei gut definierte Gruppen auf (Abbildung 26). Beide Cluster sind mit durchschnittlichen p-Distanzen von 3,76 % (18-25 Basenpaare, bp) voneinander getrennt. Die intraspezifische Variabilität von *F. vesiculosus* war vergleichsweise hoch und zeigte p-Distanzen um 0,91 % (2-10 bp). Daraus konnten zwei verschiedene Untergruppen identifiziert werden (A und B, Abbildung 26).

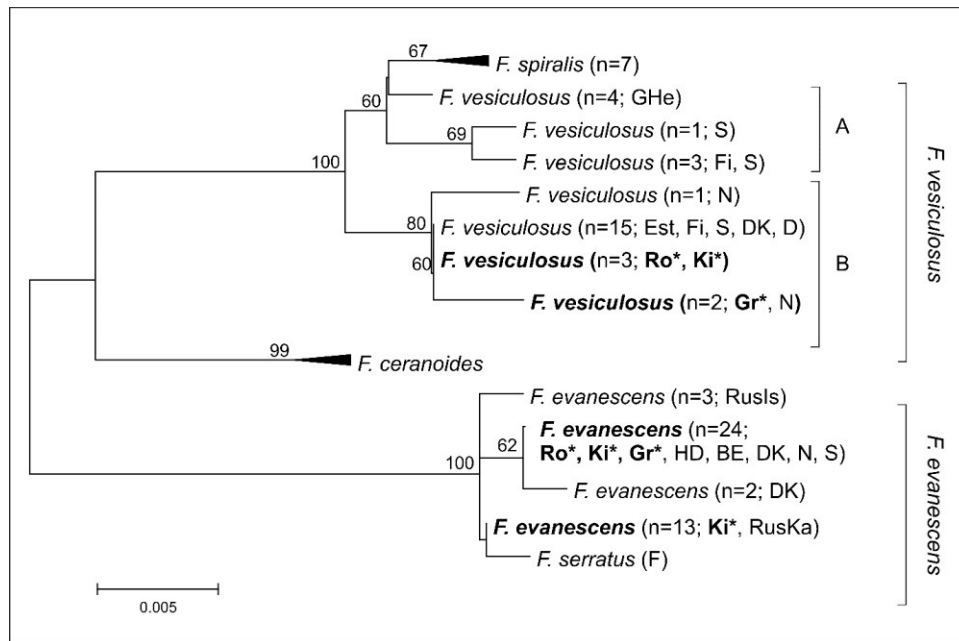


Abbildung 26: Phylogenie der Gattung *Fucus*, basierend auf 553 Basenpaaren der PDI-Sequenzdaten. Dargestellt ist ein Maximum Likelihood-Stammbaum mit Bootstrap- Werten ($\geq 50\%$) oberhalb der Verzweigungen. Die Astlängen sind proportional zur Änderung in den Nukleotidsequenzen. *Fucus*-Proben, die von Exemplaren stammen, die in dieser Arbeit für die Messung der physiologischen Parameter genutzt wurden, sind fettgedruckt und mit einem Stern markiert (*). Identische PDI-Sequenzen wurden zu einer „Single Operational Unit“ (Haplotyp) zusammengefasst. Die Anzahl (n) und die geografische Herkunft der analysierten Individuen sind in Klammern vermerkt: (Ro = Rostock (DE), Ki = Kiel (DE), HD = Hohe Düne (DE), BE = Börgerende (DE), GHe = Helgoland (DE), Gr = Grenaa (DK), RusKa = Kamchatka (RU), RusIs = Sakhalin Island (RU), DK = Dänemark, E = Spanien, Est = Estland, F = Frankreich, Fi = Finnland, GB = Groß Britannien, N = Norwegen, S = Schweden. Für eine Tabelle mit Ort und Datum der Probenahme der verwendeten *Fucus*-Proben siehe Anhang (Tabelle S5).

Die Untergruppe A beinhaltet alle Exemplare, die in der Nordsee (Helgoland), sowie in der Ostsee (Schweden und Finnland) gefunden wurden. Die Untergruppe B setzte sich, mit zwei

Ausnahmen, aus Individuen zusammen, die in der Ostsee gesammelt wurden. Die in dieser Arbeit verwendet *Fucus vesiculosus*-Proben, gruppierten sich alle zur Untergruppe B. Die analysierten *F. evanescens*-Individuen zeigten mit durchschnittlichen p-Distanzen von 0,2 % (1-3 bp) eine geringere intraspezifische Variabilität. Es wurden vier verschiedene Haplotypen identifiziert, wobei die *F. evanescens*-Individuen aus Kamtschatka und Sakhalin Island (beide Russland) zwei verschiedene Haplotypen aufwiesen. Interessanterweise zeigten zwei Individuen, die in Kiel gesammelt wurden (parallele Proben) identische PDI-Sequenzen zu den Exemplaren aus Kamtschatka. Die verbleibenden sechs Individuen aus Grenaa, Kiel und Rostock gehörten dem Haplotyp von *F. evanescens* an, der bei den europäischen Proben am häufigsten beobachtet wurde. Dieser lässt sich bei insgesamt 24 Individuen beobachten, die im Bereich zwischen Norwegen und Rostock gesammelt und analysiert wurden.

3.3.2 Kurzzeit-Toleranz gegenüber osmotischen Stress von *Ceramium virgatum* und *Monostroma grevillei*

Um das kurzfristige Akklimationspotential von zwei in der Ostsee vor Rostock typischen Arten zu untersuchen, wurden diese für 24 h einer um 5 verringerten Salinität ausgesetzt und ihre Photosynthese-Parameter sowie der Pigmentgehalt gemessen. Als Vergleichsstandorte dienten Grenaa und Rügen. Die Grünalge *Monostroma grevillei* zeigte in Grenaa, dem Standort mit der höchsten Habitatsalinität die höchste maximale Elektronentransportrate (ETR_{max}). Mit abnehmender Habitat-Salinität nahm auch ETR_{max} leicht ab (Abbildung 27). Bei *M. grevillei* aus Rostock nahm ETR_{max} bei der verringerten Salinität erst leicht zu, fiel dann aber innerhalb der 24 h wieder leicht ab. Ein ähnliches Muster ließ sich bei *M. grevillei*-Exemplaren aus Rügen beobachten. Auch hier stieg ETR_{max} nach dem osmotischen Schock geringfügig an. Hierbei handelt es sich allerdings nur um Tendenzen, da für *M. grevillei* keine signifikanten Unterschiede in den Photosynthese-Parametern gefunden wurden (Kruskal-Wallis-Test: $p > 0,05$). Es ergaben sich jedoch signifikante Unterschiede im Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Carotinoiden. Der Vergleich der Pigmentgehalte zeigte, dass Individuen aus Rostock ein signifikant niedrigeres Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Carotinoiden aufwiesen, als Algen aus Grenaa oder Rügen (Tabelle 6).

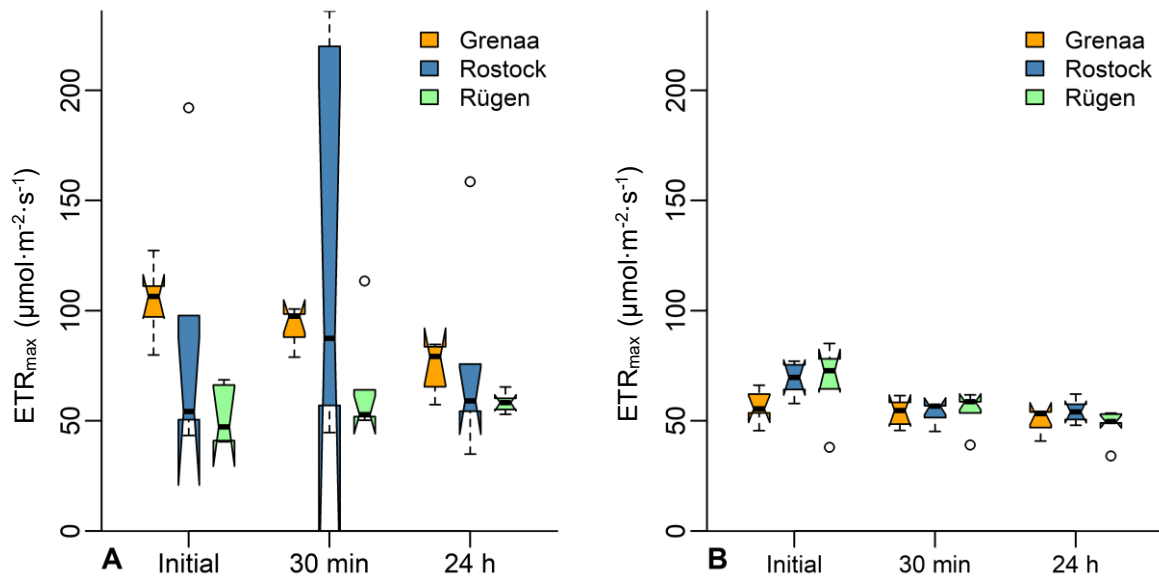


Abbildung 27: Vergleich der maximalen Elektronentransportrate von *Monostroma grevillei* (A) und *Ceramium virgatum* (B). Die Messung erfolgte initial vor dem Salzstress sowie nach 30 min und nach 24 h. Die Herkunft der Algen ist farblich gekennzeichnet.

Anders als bei *M. grevillei*, nahm ETR_{max} bei *Ceramium virgatum* von allen drei Standorten mit der Dauer des Salzstress tendenziell ab (Abbildung 27). Dabei zeigten sich für ETR_{max} keine signifikanten Unterschiede zwischen den Algen von den unterschiedlichen Standorten (ANOVA: $p=0,259$). Im Gegensatz dazu zeigte die Dauer des osmotischen Stresses für die Algen einen signifikanten Effekt (ANOVA: $p=0.001$). Dieser wird durch den Standort Rügen verursacht. Hier nahm die ETR_{max} bereits nach 30 min Inkubation in einer Salinität von 2 stark ab (Tabelle 6). Der Vergleich der Initialmessung mit der Messung nach 24 h zeigte hier eine signifikante Verringerung von ETR_{max} (Tukey HSD: $p=0,034$). Allerdings entstand durch Messprobleme ein Replikatmangel, sodass eine statistische Auswertung hier nicht möglich war. Das Verhältnis von Chlorophyll *a* zu Carotinoiden bei den Algen aus Rügen wies ein signifikant höheres Verhältnis im Vergleich zu Rostock und Grenaa auf (Tukey HSD: $p<0,05$).

Tabelle 6: Ergebnisse des Salzstress-Experiments mit *C. virgatum* und *M. grevillei*. Dargestellt sind die gemessenen Photosynthese-Parameter und der Pigmentgehalt. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Art sind fett gedruckt und mit Buchstaben gekennzeichnet (wenn $p < 0,05$; Kruskal-Wallis-Test). Dargestellt sind die maximale Elektronentransportrate ETR_{\max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) und die Lichtaffinität α für PSII, Chlorophyll *a* ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ FM), Carotinoide ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ FM) und das Verhältnis beider Pigmente zueinander.

	Messung	ETR _{max}	α(ETR)	Chl <i>a</i>	Car	Chl <i>a</i> /Car	
<i>Ceramium virgatum</i>	Grenaa	initial	55,4±8,0	0,30±0,03	229±62	66,8±19,7	a0,41±0,07
		0,5 h	54,7±6,6	0,28±0,03	202±78	60,0±27,3	N/A
		24 h	53,2±5,9	0,30±0,03	145±10	41,6±1,7	0,47±0,11
	Rostock	initial	69,6±8,0	0,25±0,02	161±28,	44,2±7,3	a0,42±0,02
		0,5 h	56,6±5,2	0,28±0,02	140±31	44,57±6,9	N/A-
		24 h	54,0±5,7	0,28±0,03	216±67	55,9±15,0	0,40±0,03
	Rügen	initial	a72,7±18,2	0,24±0,03	165±47	44,5±11,0	b0,49±0,15
		0,5 h	ab58,6±9,1	0,21±0,05	159±81	42,3±16,5	N/A-
		24 h	b49,6±8,0	0,23±0,02	178±15	47,4±7,2	0,42±0,02
<i>Monostroma grevillei</i>	Grenaa	initial	106,4±17,5	0,32±0,01	224±91	68,9±24,5	a1,35±0,22
		0,5 h	97,5±9,1	0,32±0,06	266±55	77,2±19,5	N/A
		24 h	79,2±12,1	0,31±0,06	404±81	109±18,1	0,91±0,25
	Rostock	initial	54,2±62,2	0,29±0,09	248±45	92±19,4	b0,77±0,07
		0,5 h	87,4±91,9	0,31±0,08	265±45	102±20,1	N/A-
		24 h	59,0±48,1	0,25±0,06	265±67	91,8±19,0	0,77±0,06
	Rügen	initial	47,3±13,7	0,35±0,03	167±45	59,3±17,9	a0,92±0,33
		0,5 h	52,8±26,8	0,33±0,03	176±66,	86,8±24,0	N/A-
		24 h	58,2±4,8	0,31±0,03	187±34	59,2±34,0	0,84±0,09

3.4 Diskussion

Es konnte bereits vielfach gezeigt werden, dass Brackwasser hohe physiologische Ansprüche an die in ihm lebendenden Organismen stellt, da sowohl hypo- als auch hyperosmotische Anpassungen in solchen Gebieten lebensnotwendig sein können (z.B. Remane 1955; Khlebovich 1968; Telesh and Khlebovich 2010). In dieser Arbeit wurden die Photosyntheseleistung und das Akklimationsverhalten von Algen entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee verglichen. Die autökologische Charakterisierung repräsentativer Arten sollte dabei zur Abschätzung des Salinitätseinflusses in dem Gebiet vor

dem Hütelmoor beitragen. Ferner sollte getestet werden, ob der Neophyt *F. evanescens* in diesem Gebiet an seine Verbreitungsgrenze stößt oder eine weitere Migration in die Zentrale Ostsee möglich ist.

Der Einfluss einer kurzfristig stark verringerten Salinität auf die Photosyntheseleistung wurde durch ein 24 h- Salzstressexperiment bei zwei Arten repräsentativ getestet. Durch ihr häufiges Vorkommen bei den saisonalen Untersuchungen der in dieser Arbeit durchgeführten Feldstudie wurden dafür die Grünalge *Monostroma grevillei* und die Rotalge *Ceramium virgatum* ausgewählt. An allen drei untersuchten Standorten (Grenaa, Rostock, Rügen) wies *M. grevillei* eine hohe Toleranz gegenüber einer um 5 verringerten Salinität auf. Trotz des osmotischen Stresses zeigte sich nach 24 h eine ähnlich hohe Photosynthesekapazität wie in der initialen Messung. Die Messung nach 30 min wies bei Individuen aus Rostock und Rügen auf einen geringfügigen Anstieg der maximalen Elektronentransportrate direkt nach Beginn des Salzstress hin. Auch Nellen (1966) fand heraus, dass innerhalb der Toleranzgrenze einer Art eine Veränderung der Salinität zu einer kurzfristig erhöhten Photosyntheseleistung in *Delesseria sanguinea* und *Fucus serratus* führte. Nach 24 h unter unveränderten Bedingungen kam es auch in dieser Studie zu einem Ausgleich dieser Stimulation. Bei einem Überschreiten der Salinitäts-Toleranzgrenze durch eine Inkubation in Süßwasser, zeigte sich bei *F. serratus* eine irreversible Abnahme der photosynthetischen Leistung, die auch durch eine Rückführung in eine höhere Salinität nicht ausgeglichen werden konnte (Nellen 1966). In der vorliegenden Arbeit zeigten sich bei *M. grevillei* vor und nach der Belastung durch osmotischen Stress keine signifikanten Unterschiede in der Photosyntheseleistung. Dies deutet darauf hin, dass die getesteten Salinitäten noch im Toleranzbereich der Art liegen. Dies ist besonders bemerkenswert bei den Exemplaren aus Rügen, die in einer Salinität von nur 3 inkubiert wurden und weist auf einen sehr hohen Toleranzbereich bis zu extrem niedrigen Salinitäten hin. Auch Russell (1985) untersuchte die Salz-Toleranz von Ostsee-Algen, inklusive *M. grevillei*. Er konnte zeigen, dass alle getesteten Arten bei einer Salinität von 6 zumindest ein Absterben der Zellen und bei 0,68 einen beträchtlichen Schaden zeigten. Das Ergebnis der vorliegenden Arbeit spiegelt somit nicht nur die bereits in der Literatur beschriebene große Toleranzbreite (6-34) wider, sondern zeigte für die Rügenproben sogar eine noch größere Toleranz. Diese spiegelt sich auch in der geografischen Verbreitung dieser Art wider, da sie in der Zentralen Ostsee häufig gefunden wird und bis in den Bottnischen Meerbusen vordringt

(z.B. Nielsen et al. 1995). Zudem zeigten auch viele nah verwandte Grünalgenarten, wie z.B. *Ulva prolifera* und *Ulva intestinalis* eine ähnlich hohe Toleranz gegenüber verringerten Salinitäten und vertrugen ein kurzfristiges Absenken der Salinität von 16 auf ~4 (Larsen und Sand-Jensen 2006). Ferner konnte diese Studie durch den Vergleich der Toleranz von niedrigen Salinitäten von 14 Braunalgen-, 22 Rotalgen- und 8 Grünalgenarten zeigen, dass Rotalgen eine signifikant niedrigere Toleranz aufwiesen als Grün- und Braunalgen. Zu den getesteten Arten gehörte auch *C. virgatum*. Auch in der vorliegenden Arbeit führte die Verringerung der Salinität bei *C. virgatum* tendenziell zu einer Abnahme der Photosyntheseleistung und zwar an allen drei Standorten (Grenaa, Rostock, Rügen). Die stärkste negative Auswirkung wurde an Algenproben aus Rügen verzeichnet. Hier war die maximale Elektronentransportrate signifikant niedriger als in der initialen Messung. Dies könnte ein Hinweis sein, dass die Art hier ihre untere Salinitätsgrenze erreicht. Dass die Rotalge *C. virgatum* sensibler auf ein Absenken der Salinität reagierte als die Grünalge *M. grevillei*, unterstreicht noch einmal die artspezifischen Unterschiede in der Salzakklimation.

Für das Gebiet vor Rostock und insbesondere vor dem Hütelmoor bedeutet die beobachtete Toleranz der getesteten Arten, dass es sich um an Salinitätsschwankungen angepasste Arten handelt, die dort noch nicht an ihre Salinitäts-Verbreitungsgrenze stoßen. Zudem hat das Experiment gezeigt, dass eine kurzfristige starke Verringerung der Salinität noch im Toleranzbereich der Arten liegt und so submarine Grundwasseraustritte einen zu vernachlässigen Effekt auf die getesteten Arten haben.

Das Fehlen von Vertretern der Gattung *Fucus* vor dem Hütelmoor, als auch Hinweise darauf, dass die Art *Fucus evanescens* dort an ihre Salinitäts-Verbreitungsgrenze stoßen könnte, führte zu einer Untersuchung des Akklimationspotentials dieser Art. Zusätzlich wurde *F. vesiculosus* vergleichend untersucht. Durch Probenahmen an den Standorten Grenaa, Kiel und Rostock sollte getestet werden, ob standortspezifische Unterschiede in der Salzakklimation der Arten bestehen. Diese könnten ein Anzeichen für eine Artbildung darstellen, wie sie beispielsweise für *Fucus radicans* nachgewiesen wurde (Bergström et al. 2005). Allerdings zeigte der Standort Kiel in Bezug auf die gemessenen Pigment- und Photosyntheseparameter fast durchgehend sehr hohe Standardabweichungen. Diese hohe Variabilität resultierte in nicht-signifikanten Unterschieden zu den beiden anderen

Standorten. Der Vergleich der Standorte mit der höchsten Habitatsalinität (Grenaa) und der niedrigsten (Rostock) zeigte jedoch signifikante Unterschiede in den Pigment- und Photosyntheseparametern. Die hohe Standardabweichung in Kiel könnte in den besonderen Eigenschaften des Standorts begründet liegen, die in der Planung nicht berücksichtigt wurden. Die in Kiel beprobte *F. evanescens*-Population wuchs am Nord-Ostsee-Kanal. Dieser ist stark von Schiffen befahren, sodass ein anthropogener Einfluss, wie Verschmutzung, die Physiologie der Algen beeinflusst haben könnte. Hinzu kommt, dass der Wasserstand des Kanals sowohl zur Nord- als auch zur Ostsee hin durch Schleusen kontrolliert wird, um den Gezeitengang sowie windbedingte Änderungen des Wasserstands auszugleichen. Dies könnte die Art der Salinitätsfluktuationen am Standort Kiel beeinflusst haben und erschwerte den Standortvergleich. Um sich auf die deutlichen und signifikanten Unterschiede zu fokussieren, sollen im Folgenden nur die Salinitätseffekte an den Standorten Grenaa und Rostock betrachtet werden, die die äußeren Grenzen des hier untersuchten Salinitätsgradienten darstellen.

Sowohl bei der initialen Messung der Photosyntheseparameter als auch im Akklimationsexperiment zeigten sich hauptsächlich signifikante Unterschiede im Pigmentgehalt. Die Messung der Pigmentierung von Exemplaren aus dem Feld zeigte für die beiden Arten eine entgegengesetzte Akklimation von Chlorophyll *a* und Carotinoiden entlang des Salinitätsgradienten. Während in *F. vesiculosus* Chlorophyll *a* und Carotinoidgehalt signifikant mit sinkender Salinität verringert waren, stieg der Gehalt in *F. evanescens* an. In einer Studie über Photosyntheseleistung von Nygård und Ekelund (2006) wurde bei *F. vesiculosus* aus dem Nordatlantik ein signifikant höherer Gehalt an Chlorophyll *a* und anderen Pigmenten im Vergleich zu baltischen Exemplaren nachgewiesen. Ferner sank der Pigmentgehalt wenn Algen aus dem voll marinen Milieu in niedrig-salinen Bedingungen gehalten wurden. Dahingegen stieg der Chlorophyll *a*-Gehalt in der genannten Studie in baltischen *F. vesiculosus* an, wenn sie in voll marine Bedingungen gesetzt wurden. Ein anderes Muster wurde in einer Studie von Gylle et al. (2009) gefunden. Hier wurde in einem Vergleich von zwei *F. vesiculosus*-Ökotypen aus dem Europäischen Nordmeer (Salinität: 34) und der Bottensee (Salinität: 5) ein Anstieg in Chlorophyll *a* mit abnehmender Salinität gefunden. Hier zeigte der Ökotyp aus dem Brackwasser sogar einen 25 % höheren Chlorophyll *a*-Gehalt als der marine Ökotyp. Diese Studie zeigte jedoch auch, dass die Bestrahlungsstärke einen

größeren Effekt auf den Chlorophyllgehalt hatte, und zwar besonders für *F. vesiculosus* aus dem Brackwasser. Die Feldexemplare der vorliegenden Arbeit wurden alle konsistent direkt unter der Wasseroberfläche gesammelt, sodass die Lichtbedingungen zwischen den Standorten als ähnlich angesehen werden können. Unterschiede im Lichtregime können aber in jedem Fall als Faktor beim Vergleich zwischen den beiden Arten an einem Standort ausgeschlossen werden. An dem Standort mit der höchsten Habitatsalinität (Grenaa) war der Chlorophyll *a*- und Carotinoidgehalt bei *F. vesiculosus* signifikant höher als bei *F. evanescens*. Der relative Wassergehalt unterschied sich zwischen beiden Arten allerdings nicht. Mit abnehmender Salinität, zeigten beide *Fucus*-Arten einen höheren relativen Wassergehalt, aber die Zunahme war bei *F. evanescens* höher, was zu signifikanten Unterschieden zwischen den Standorten Kiel und Rostock führte. Die Tatsache, dass der Chlorophyll *a*-Gehalt sich interspezifisch in Grenaa unterschied, in Rostock aber nicht, könnte als Ergebnis eines erhöhten Wassergehalts an dem niedrig-salinen Standort Rostock interpretiert werden. Dabei könnte dieser höhere relative Wassergehalt in *F. evanescens* aus Rostock unter anderem durch eine andere Akklimationskinetik bedingt sein und andeuten, dass *F. evanescens* näher an der unteren Toleranzgrenze für osmotische Akklimation ist. Somit wäre der erhöhte Wassergehalt hier ein Indikator für osmotischen Stress. Ferner könnte der erhöhte Wassergehalt im Vergleich zu *F. vesiculosus* die abnehmenden Unterschiede in der Pigmentierung zwischen den Arten erklären. Bei der Pigmentierung von Algen muss jedoch berücksichtigt werden, dass auch eine erhöhte Nährstoffversorgung den Chlorophyll *a*-Wert beeinflussen kann. Es wurde bereits bewiesen, dass eine Erhöhung der Nährstoffkonzentration im Wasser ebenfalls den Chlorophyll *a*-Gehalt in der Braunalge *Ascophyllum nodosum* erhöhte (Stengel und Dring 1998). Da die zwei der hier getesteten *Fucus*-Arten vom selben Standort und somit aus demselben Nährstoffregime stammten, können Unterschiede in der Pigmentierung wenigstens zwischen den Arten vom selben Standort nicht durch unterschiedliche Nährstoffkonzentrationen im Wasser erklärt werden. Überraschenderweise zeigten sich in Bezug auf die Photosyntheseleistung bei den initialen Messungen sowie beim Akklimationsexperiment (bis zu einer Salinität von 6) nur vereinzelt Unterschiede zwischen den *Fucus*-Arten *F. evanescens* und *F. vesiculosus* oder den Standorten (Grenaa, Kiel, Rostock). Die univariate Analyse der initialen Messung, als auch des Akklimationsexperiments, zeigten nur wenige signifikante Unterschiede für den Fluoreszenz-

Dark Yield, die maximale Photosyntheserate und die Lichtaffinität. Auch die Ergebnisse der multivariaten Analyse konnten keine unterschiedlichen Muster im Akklimationspotential von beiden Arten und/ oder zwischen den Standorten ermitteln. Dies deutet auf die Fähigkeit hin, auch geringeren Salinitäten als solchen widerstehen zu können, bei denen *F. evanescens* derzeit in Rostock vorkommt. Dies bedeutet im Folgenden, dass zumindest Salinität kein limitierender Faktor für eine weitere Ausbreitung von *F. evanescens* in die Zentrale Ostsee darstellt. Diese Aussage kann allerdings nur für das vegetative Stadium der Art getroffen werden. Allgemein ist *F. evanescens* eine monözische und selbst-fertile Braunalge und stellt somit eine Art mit einem hohen Invasionspotential dar (Wikström et al. 2002). In Deutschland sind die Populationen noch immer relativ klein, scheinen aber über die letzten Jahrzehnte gewachsen zu sein (Schueller und Peters 1994; Dietrich und Schubert 2017). Ob diese Ausbreitung Folge einer sexuellen oder vegetativen Reproduktion ist, bleibt vorerst ungeklärt. Niedrige Salzgehalte können als eine Reproduktionsbarriere wirken, indem sie den Befruchtungserfolg einschränken (Brawley 1992; Serrão et al. 1996) und sich negativ auf die Keimung der Zygoten auswirken (Maczassek 2009). Die Salinitätstoleranz von Reproduktionsstadien bei *F. evanescens* wurde bereits von Wikström et al. (2002) in einer Laborstudie untersucht. Hier wurde gezeigt, dass die Keimungsrate bei einer Salinität von 10 nur bei 12 %, bei einer Salinität von 8 komplett fehlschlug und sich bei einer Salinität von 6 die freigesetzten Eier schon vor der Befruchtung zersetzten. Eine solche Sensibilität der Reproduktionsstadien von *F. evanescens* würde bedeuten, dass die Art schon in der Ostsee vor Rostock ihre sexuelle Reproduktionsgrenze erreicht hätte. Es muss jedoch berücksichtigt werden, dass die Algen aus der Studie von Wikström et al. (2002) von einem Standort mit einer höheren Salinität als in Rostock gesammelt wurden. Ferner stellen *Fucus serratus* und *F. vesiculosus* Beispiele für eine gelungene Anpassung an die niedrig-salinen Bedingungen der Ostsee dar. So sind Exemplare aus Ostsee-Populationen dieser beiden Arten zur sexuellen Reproduktion unter geringen Salinitäten fähig-*F. vesiculosus* bis ~4, *F. serratus* bis ~7 (Serrão et al. 1996; Malm et al. 2001). Dies könnte auf die Ausbildung von niedrig-salinen Ökotypen hinweisen. Zudem konnte für *F. radicans* gezeigt werden, dass vegetative Reproduktion eine wichtige Form der Kolonisation darstellt (Bergström et al. 2005; Tatarenkov et al. 2005) und schließlich sogar zu der erfolgreichen Bildung von klonalen Populationen führen kann (Johannesson et al. 2011). Aufgrund all dieser gezeigten Anpassungen innerhalb der Gattung

Fucus an geringe Salinitäten, kann ein weiteres Vordringen von *F. evanescens* in die Zentrale Ostsee nicht ausgeschlossen werden.

Am Standort Rostock wird *F. vesiculosus* als dominante *Fucus*-Art vorgefunden. Anders verhält es sich in Gebieten, in denen beide Arten bereits länger anzutreffen sind. Seit 1940 wird die Ausbreitung von *F. evanescens* im Oslofjord untersucht (z. B. Rice et al 1985 als *Fucus distichus* subsp. *edentatus*, Bokn und Lein 1978). Mittlerweile ist der Neophyt dort der am weitesten verbreitete Vertreter der Gattung *Fucus* (Bokn und Lein 1978). Ähnliche Ergebnisse zeigten Untersuchungen im Öresund zwischen der Erstbeobachtung 1955 und 1972. Erneute Untersuchungen im Jahr 2000 zeigten jedoch keine weitere Ausbreitung (Wikström et al 2002). Inwiefern ein solcher Wechsel in der Dominanz der beiden *Fucus*-Arten das Ökosystem beeinflusst, ist noch Gegenstand der Forschung. Wikström und Kautsky (2004) treffen die Aussage, dass die Auswirkungen auf das Ökosystem durch eine höhere Abundanz von *F. evanescens* gering sind. Beim Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume Schleswig Holsteins wird *F. evanescens* aktuell als „Einwanderer mit bisher kaum bekannten Auswirkungen“ geführt (Lackschewitz et al. 2014), weshalb die weitere Ausbreitung Objekt zukünftiger Untersuchungen bleiben sollte. Auch, ob es bei einer weiteren Einwanderung zu einem Adaptationsprozess an die niedrig-salinen Bedingungen in der Ostsee kommt, sollte weiterhin beobachtet werden. In der vorliegenden Arbeit konnten keine Anzeichen für eine Anpassung oder Artbildung bei *F. evanescens* gefunden werden. Obwohl alle *F. evanescens*-Exemplare an den Standorten Grenaa, Kiel und Rostock morphologisch sehr ähnlich waren, zeigten die Vergleiche mit dem Morphotyp von pazifischen Populationen große Unterschiede. Dabei zeigte *F. evanescens* von Standorten aus der Ostsee einen schmalen Thallus mit einer bis zum Ende der Rezeptakel durchgehenden Mittelrippe und lange, lanzettförmige, komprimierte Rezeptakel, die sich mit der Reifung aufblähen (Dietrich und Schubert 2017). Im Vergleich dazu zeigten Exemplare aus dem Pazifik eine stärker ausgeprägte Mittelrippe, die in Richtung der Spitzen verschwindet, sowie kurze, komprimierte Rezeptakel (Agardh 1820; Powell 1957b; Dietrich und Schubert 2017). Dietrich und Schubert (2017) haben diese Unterschiede bereits im Detail diskutiert und kamen zu dem Schluss, dass trotz dieser Unterschiede in der Morphologie des in der Ostsee gefundenen Morphotyps, dies in den großen Bereich der morphologischen Variabilität des Taxons fällt. Dies wird auch von den genetischen Untersuchungen der vorliegenden Arbeit unterstützt. Die

phylogenetische Analyse konnte klar bestätigen, dass die Ostsee-Exemplare von *F. evanescens* denen vom *locus classicus* in Kamtschatka hochgradig ähnelten. Die genetische Variabilität erwies sich, mit nur vier identifizierten Haplotypen, als relativ gering. Eine Probe aus Kiel war sogar identisch mit den Proben aus Kamtschatka. Doch hauptsächlich wurden zwei andere genetische Varianten von *F. evanescens* in der Ostsee beobachtet, während der andere Haplotyp aus Sakhalin Island dort gar nicht vorgefunden wurde. Die Verteilung der Haplotypen könnte dadurch erklärt werden, dass die Probenahmemenge in der Ostsee oder auch auch im Pazifik noch zu klein war. Insgesamt deutet das Auftreten von vier Haplotypen in den Ostsee-Proben auf eine gewisse intraspezifische Variabilität hin. Dieses Ergebnis lässt den Schluss zu, dass, die Verbreitung der Arten an den untersuchten Standorten vermutlich weder auf einem klonalen Ereignis beruht noch das Kolonisierungspotential durch einen Flaschenhalseffekt reduziert wurde. Doch auch hier sind weitere Studien notwendig, um die Reproduktionsprozesse von *F. evanescens* bei geringeren Salinitäten nachvollziehen zu können.

4 Stabile Isotopensignaturen von Kohlenstoff- und Stickstoff in Rotalgen der Ostsee

4.1 Motivation

Die Eutrophierung von Gewässern stellt ein globales Phänomen dar, das als eines der gravierendsten Probleme der Umweltbelastung angesehen wird (UNEP 2006; Nausch et al. 2011). Der Begriff Eutrophierung wird von der *Baltic Marine Environment Protection Commission* (HELCOM) als eine verstärkte Zufuhr von Nährstoffen, vor allem Stickstoff (N) und/oder Phosphor (P) definiert, die zu einer erhöhten biologischen Produktivität, beschleunigtem Pflanzenwachstum und letztlich zu einer „ungewünschten Störung“ für Organismen, sowie der Qualität des betroffenen Wasserkörpers führt (HELCOM 2006). Das Phänomen der Eutrophierung ist in der Ostsee gut untersucht und betrifft alle Ebenen des marinen Ökosystems der Küstengewässer, als auch der offenen See (z.B. Cederwall und Elmgren 1980, 1990; Kautsky et al. 1986; Wulff und Rahm 1990; Kautsky 1991; Boström et al. 2002; Gustafsson et al. 2012; Andersen et al. 2017). Eine im Jahr 2009 durchgeführte einheitliche Bewertung des Eutrophierungszustandes der Ostsee durch die HELCOM zeigte, dass sich nur 11 von 172 bewerteten Küstenarealen in einem guten Zustand befanden, während die Restlichen zum Teil sehr stark von Eutrophierung beeinflusst waren (Nausch et al. 2011). Die im Jahr 2000 vom Europäischen Parlament und des Rates beschlossene Wasserrahmenrichtlinie (WRRL) forderte für alle Gewässer das Erreichen eines „guten ökologischen Zustandes“ bis 2015, welcher aber für die Küstengewässer der deutschen Ostsee als verfehlt eingestuft wurde (Völker et al. 2016). Der Eutrophierungszustand der Ostsee ist durch exzessive Einträge von N und P aus dem Einzugsgebiet bedingt, welches aus mehr als 1 700 000 km², mit einer Bevölkerung von etwa 85 Millionen Einwohnern, besteht (HELCOM 2006). Dabei gelangen ~75% der N- und 95% der P-Einträge über die Flüsse und aus direkten Quellen in die Ostsee, während im Vergleich über die Atmosphäre ~25% der N-Verbindungen eingetragen werden (Nausch et al. 2011). Der anthropogene Eintrag von Nährstoffen ist im südlichen Teil des Einzugsgebiets der Ostsee besonders hoch ausgeprägt und ergibt sich hauptsächlich aus der intensiven landwirtschaftlichen Nutzung von ~65% der Landfläche in dieser Region (Snoeijs-Leijonmalm und Andren 2017). Des Weiteren ist die Verweilzeit des Wassers in der Ostsee mit 30-40 Jahren relativ lang (Snoeijs-Leijonmalm und Andren 2017).

Folglich zirkulieren eingetragene Nährstoffe lange in der Ostsee und tragen zur Anfälligkeit des Systems für Eutrophierung bei (Wulff et al. 2001; Andersen et al. 2017). Gerade vor diesem Hintergrund ist ein tiefgehendes Verständnis der Mechanismen von Nährstoffkreisläufen und die Identifizierung von Nährstoffquellen für das zukünftige Management der Prozesse in Küstengewässern von großer Bedeutung.

Aus ökologischer Sicht sind Nährstoffe einer der Hauptfaktoren, die das Wachstum und Produktivität von Primärproduzenten beeinflussen. Viele Studien deuten darauf hin, dass das Wachstum und die Reproduktion von Autotrophen, sowie die Primärproduktion eines ganzen Ökosystems in limnischen (Hecky und Kilham 1988; Elser et al. 1990), als auch in marinen Systemen (Hecky und Kilham 1988; Vitousek und Howarth 1991) häufig durch N oder P limitiert sind (Guildford und Hecky 2000; Elser et al. 2007). Erhöhte Einträge dieser Nährstoffe können somit zu massiven Veränderungen in der biologischen Diversität, als auch in biogeochemischen Stoffkreisläufen führen (Smith et al. 1999; Provoost et al. 2010). In aquatischen Systemen fördern erhöhte Nährstoffkonzentrationen das verstärkte Wachstum von kleinen, schnell wachsenden Makroalgen sowie die Dominanz von Phytoplankton. Dies liegt darin begründet, dass es durch die Eutrophierung zu einem Wechsel von einer Nährstoff- zu einer Lichtlimitierung im System kommen kann (Duarte 1995). In ökologischen Studien werden Makrophyten als Indikatoren für den Einfluss von Nährstoffen genutzt (Cole et al. 2005; Oakes und Eyre 2015). Es konnte gezeigt werden, dass die Zusammensetzung der stabilen Isotope im Gewebe von aquatischen Pflanzen die Herkunft, sowie Konzentrationsänderungen von Nährstoffen widerspiegeln (Fry und Sherr 1984; Kendall et al. 2001; Chang et al. 2009). Dabei wird das Verhältnis von schweren zu leichten Isotopen von z.B. Stickstoff, Kohlenstoff, Sauerstoff oder Schwefel als Marker verwendet. Die am stärksten ausgeprägten Signale werden meistens in der Zusammensetzung der stabilen Isotope von Kohlenstoff (C) und N gefunden (Faganeli et al. 1988; Savage 2005; Oakes und Eyre 2015). Insbesondere konnte die N-Isotopensignatur von *Zostera marina* und *Fucus vesiculosus* als empfindlicher Bio-Anzeiger für Punktquellen von Nährstoffen genutzt werden (Savage und Elmgren 2004; Schubert et al. 2013; Viana und Bode 2013; Winde et al. 2017). Eine Analyse der stabilen N- und C-Isotopenzusammensetzung in Makrophyten kann zudem genutzt werden, um Unterschiede in der Größe des N-/C-Eintrags zwischen Standorten aufzuzeigen (Osmond et al. 1981; Costanzo et al. 2001). Beispielsweise konnten Cole et al. (2005) zeigen,

dass die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von Makrophyten bei einer erhöhten N-Belastung ebenfalls stiegen und linear den prozentualen Anteil des von Land stammenden Abwassers widerspiegeln. Auch eine Studie von Winde et al. (2017) zeigte für *Fucus vesiculosus* erhebliche Unterschiede in der C- und N-Isotopensignatur zwischen dem nord-westlichen und dem süd-östlichen Teil der Kieler Förde. Hier gab die Zusammensetzung der C-Isotope im Braunalgengewebe insgesamt die Unterschiede in der Zusammensetzung $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des Standortswassers wieder. Der N-Gehalt als auch die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von *F. vesiculosus* gaben Hinweise auf den Gehalt von gelösten Stickstoff von natürlichen und anthropogenen Quellen. Allerdings zeigte ein *in-situ* Transplantationsexperiment mit Makroalgen für 10 und 14 Tage entlang des Salinitätsgradienten der stark verschmutzten Warnow für *F. vesiculosus* keine eindeutigen Ergebnisse (Deutsch und Voss 2006). Die neu gewachsenen Gewebe der Rotalgenarten *Polysiphonia sp.* und *Ceramium virgatum* spiegelten die Nitrat-Isotopenwerte des umgebenen Wasser wider, die von *F. vesiculosus* jedoch nicht. Die Autoren vermuteten eine im Vergleich langsamere Stickstoffaufnahme, sowie Wachstumsrate der Braunalge, die zu diesem Effekt führte (Deutsch und Voss 2006). Für Makrophyten liegt der Bereich für $\delta^{15}\text{N}$ zwischen -15 und 20 ‰ (Bode et al. 2006) und für $\delta^{13}\text{C}$ zwischen -47 und -8‰, mit einem typischen Bereich von -30 und -20‰ (Kendall et al. 2001). Diese große Variabilität in den Isotopenverhältnissen von N und C in Makrophyten basieren auf verschiedenen Stoffwechselwegen der Photosynthese (C_3 vs. C_4 und Crassulaceen-Säurestoffwechsel), verschiedenen C- und N-Quellen, möglichen Fraktionierungsprozessen, sowie intrazellulären Konzentrationen (O’Leary 1981; Fry und Sherr 1984; Handley und Raven 1992; Högberg 1997; Evans 2001; Tabelle 7). Zudem deuten viele Studien darauf hin, dass die Zusammensetzung stabiler Isotope in Makrophyten saisonalen Veränderungen unterliegt (z.B. Dethier et al. 2013). Diese Faktoren können zu einer großen räumlichen, zeitlichen und artspezifischen Variabilität der Isotopenverhältnisse führen.

N-Quellen von submersen Makrophyten können allochthonen und autochthonen Ursprungs sein. Erstere sind neue Quellen, die sich aus dem terrestrischen Eintrag aus Flüssen, N-Fixierung, Grundwasser, Einträgen aus der Luft oder dem Auftrieb von Tiefenwasser ergeben. Autochthone Quellen entstehen beispielsweise aus der Regeneration von N aus Primärproduzenten während des Zersetzungsprozesses oder aus der Wiedergewinnung von N aus Sedimenten und Biota (Fong 2008). N tritt als DIN (*dissolved inorganic nitrogen*) in den

Hauptformen Ammonium (NH_4^+), Nitrat (NO_3) und Nitrit (NO_2) auf (Levinton 2011). Die am häufigsten auftretende Form von N in eutrophierten Küstengewässern, stellt meist Nitrat dar.

Tabelle 7: Charakteristische $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in Küstenökosystemen. (Tabelle verändert nach Volkmann 2016)

Quelle	$\delta^{13}\text{C}$ [‰]	$\delta^{15}\text{N}$ [‰]	Referenz
Terrestrische C3-Pflanzen	-23 bis -30	-10 bis 10	(Smith und Epstein 1971)
Terrestrische C4-Pflanzen	-10 bis -14	-10 bis 10	(Deines 1980)
Fluss-Seston	-25 bis -27		(Tan und Strain 1979)
Torfablagerungen	-12 bis -28		(Brinson und Matson 1983; Schell 1983)
C3-Marschpflanzen	-23 bis -26		(Smith und Epstein 1970; Haines 1976)
C4-Marschpflanzen	-12 bis -14		(Smith und Epstein 1970; Haines 1976)
Seegras	-3 bis -15		(McMillan et al. 1980)
Makroalgen	-8 bis -27		(Fry und Sherr 1984)
Makrophyten	-20 bis -30	-15 bis +20	(Kendall et al. 2001; Bode et al. 2006)
Benthische unizelluläre Algen	-10 bis -20		(Haines und Montague 1979)
Marines Phytoplankton	-18 bis -24		(Haines und Montague 1979; Gearing et al. 1984)
Ästuarines Phytoplankton	-24 bis -30		(Sherr 1982)
Autotrophe Schwefelbakterien	-20 bis -38		(Peterson et al. 1980)

Kohlenstoff, in Form von DIC (*dissolved inorganic carbon*), liegt im Meerwasser als Kohlenstoffdioxid (CO_2), Kohlensäure (H_2CO_3), Hydrogencarbonat- (HCO_3^-), sowie Karbonat-Ionen (CO_3^{2-}) vor. Diese verschiedenen Formen anorganischen Kohlenstoffs liegen in einem Gleichgewicht vor und ihr Anteil im Meerwasser wird durch die Alkalinität bestimmt (Kaiser et al. 2011). In Meerwasser mit einer Salinität von 35, einem typischen pH-Wert von 8,1-8,3, liegen etwa 91% des DIC als Hydrogencarbonat vor, zu 8% als Karbonat und zu 1% in Form von CO_2 (Kaiser et al. 2011). Für Küstengewässer sind diese Werte schwieriger abzuschätzen, da der pH-Wert hier durch komplexe lokale Effekte variabler ist und z.B. durch Zuflüsse von Land beeinflusst wird (Andersson et al. 2005). Für Mikro- und Makrophyten sind die beiden Komponenten des Systems CO_2 und HCO_3^- von besonderem Interesse, da sie die C-Formen darstellen, die von photosynthetischen Zellen aufgenommen und in organischen C umgewandelt werden (Falkowski und Raven 2007). Die Aufnahme von C durch die Plasmamembran ist essentiell für das Wachstum und das Überleben einer Art in ihrer Umwelt. Die Konzentration von CO_2 in natürlichem Meerwasser liegt mit $\sim 10 \mu\text{M}$ in einem ähnlichen Bereich wie der der Atmosphäre ($\sim 13 \mu\text{M}$) (Snoeijs et al. 2002). Allerdings sind die

Diffusionsraten im Wasser etwa 10.000-mal langsamer. Dies stellt eine besondere Hürde für die C-Aufnahme von aquatischen photoautotrophen Organismen dar. Durch den begrenzten Zugang zu CO_2 in ihrer natürlichen Umwelt benötigen marine Makroalgen CO_2 -konzentrierende Mechanismen. Eine verbreitete Strategie bei Algen ist hierfür die Aktivität einer periplasmatischen Carboanhydrase, die die Umwandlung von HCO_3^- in CO_2 katalysiert (Jolliffe und Tregunna 1970; Kerby und Raven 1985; Raven et al. 2012). Zu welchem Ausmaß marine Makroalgen HCO_3^- nutzen können, ist mit den Habitat-Charakteristika verknüpft, sodass Beschattung und Lage im Gezeitengradienten (intertidal/sublittoral) eine Rolle spielen (Maberly 1990; Johnston et al. 1992; Kübler und Raven 1994; Larsson und Axelsson 1999). Für die Ostsee liegen derzeit keine Studien über die saisonale Variabilität von stabilen Isotopensignaturen in Makrophyten vor, obwohl ihr Verständnis grundlegend wichtig für die Anwendung dieser Methode, z.B. für die Analyse von Nahrungsnetzen ist. In dieser Arbeit soll ein Vergleich des Standortes Hütelmoor mit Proben von Transekten in der Region Hohe Düne und Kühlungsborn über einen Jahresgang Aufschluss über standortspezifische Unterschiede, sowie die natürliche Variabilität der stabilen C- und N- Isotopensignaturen in Makroalgen an der deutschen Ostseeküste geben. Die Isotopenzusammensetzung repräsentativer Makroalgenarten soll dabei als Indikator für mögliche „zusätzliche“ Nährstoffeinträge durch das Hütelmoor dienen.

4.2 Material und Methoden

4.2.1 Makroalgen

Für die Analyse der stabilen Isotopensignaturen sowie des C- und N-Gehalts wurden die bei 20°C gelagerten Algenproben der Feldstudie verwendet (vgl. Kapitel 2). Die Biomasseproben stammten von den drei Standorten Hütelmoor, Hohe Düne und Kühlungsborn und umfassten drei Tiefenstufen (2 m, 5 m, 7-10 m). Am Standort Hütelmoor wurden zusätzlich in einem zweiten Transekt die auf dem Torf gewachsenen Algen beprobt. Aufgrund der über den Jahresgang wechselnden Artenzusammensetzung an den Standorten, wurden die stabilen C- und N-Isotope nur von denjenigen Arten analysiert, die an allen untersuchten Standorten und über mehrere Jahreszeiten vorkamen. Dies traf für die vier Rotalgenarten *Polysiphonia fucoides*, *Ceramium virgatum*, *Ceramium diaphanum* und *Delesseria sanguinea* zu.

Coccotylus truncatus wurde nur am Standort Kühlungsborn gefunden, stellte aber die einzige größer gewachsene Rotalgenart dar, die konstant über ein Jahr an einer Messstation anwesend war. Die Größe und Biomasse dieser Art ließ den Rückschluss zu, dass sie dort länger als ein paar Monate gewachsen ist. *C. truncatus* eignete sich somit als Vergleichsart zu den kleineren, kürzer anwesenden Arten. Es ist dabei wichtig zu berücksichtigen, dass für die folgenden Analysen alle Individuen einer Algenart aus jeweils einer Zählrahmenfläche (0,16 m²) zu einer Probe zusammengefasst wurden. Eine Auftrennung in einzelne Pflanzen war nicht möglich, da sich die Individuen der vornehmlich filamentösen Arten weder zuordnen, noch trennen ließen.

4.2.2 Probenaufbereitung und Bestimmung der Isotopenzusammensetzung

Für die weitere Bearbeitung wurden die gefrorenen Algenproben bei 70°C für mindestens 24 h bis zu einem konstanten Gewicht getrocknet. Anschließend wurden zwischen 2-3 mg der zuvor fein gemörserten Algenproben in Zinnkapseln eingewogen, welche dann zu Pellets geformt wurden. Diese wurden in einem nächsten Schritt in einem Elementaranalysator (Flash EA 1112, ThermoFisher) verbrannt und die Isotopenzusammensetzung der Gase in einem Isotopen-Verhältnis-Massenspektrometer (Delta S, ThermoFisher) bestimmt. Die Genauigkeit der Methode beträgt $\pm 0,2$ ‰ für die Isotopenzusammensetzung und 1 % für die Elementaranalyse.

4.2.3 Funktionsweise des Massenspektrometers

Die Isotopenzusammensetzung der Proben wird in Deltanotation erfasst. Der Deltawert entspricht dem Verhältnis des schweren zum leichten Isotop in der Probe im Vergleich zu einer Referenz und ist definiert als:

$$\delta^{15}\text{N} [\text{‰}] = \left[\frac{\left(\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \right)_{\text{Probe}}}{\left(\frac{^{15}\text{N}}{^{14}\text{N}} \right)_{\text{Referenz}}} - 1 \right] * 1000$$

$$\delta^{13}\text{C} [\text{‰}] = \left[\frac{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{Probe}}}{\left(\frac{^{13}\text{C}}{^{12}\text{C}} \right)_{\text{Referenz}}} - 1 \right] * 1000$$

Als Referenz dienten die Gase N_2 und CO_2 , welche gegen internationale Standards kalibriert wurden. Die Messung laborinterner Standards diente zur Korrektur von gerätebedingten Abweichungen und zur Quantifizierung des Signals.

Tabelle 8: Internationale und laborinterne Standards für die Messung stabiler Isotope (geändert nach Deutsch 2005). Laborinterne Standards sind mit einem Sternchen (*) gekennzeichnet.

Standard	$\delta^{15}N$ [‰]	$\delta^{13}C$ [‰]
IAEA-N1	$0,4 \pm 0,07$	
IAEA-N2	$20,3 \pm 0,09$	
IAEA C6		$-10,43 \pm 0,13$
NBS 22		$-29,74 \pm 0,12$
USGS 24		$-15,99 \pm 0,11$
Pepton*	$5,8 \pm 0,02$	$-22,11 \pm 0,17$
Acetanilid*	$-1,7 \pm 0,2$	$-29,81 \pm 0,19$
Merck- KNO_3 *	$-0,4 \pm 0,16$	

Für die Messung musste die Probe in einen gasförmigen Zustand überführt werden. Dafür wurden die in Zinnfolie verpackten Algenproben in einem Elementaranalysator (Flash EA 1112) verbrannt. Die Verbrennungstemperatur erfolgte mit der sogenannten „flash combustion“ bei $1800^\circ C$. Die Verbrennungsprodukte Kohlenstoffdioxid, elementarer Stickstoff, Stickoxide, Schwefeldioxid und Wasser wurden durch einen Heliumstrom als Trägergas in einen Reduktionsofen ($650^\circ C$) überführt. Dort wurden die Stickoxide zu elementarem Stickstoff reduziert, Schwefelbestandteile gebunden und Kohlenmonoxid zu CO_2 aufoxidiert. Das Wasser wurde anschließend mit Hilfe einer mit Trockenmittel gefüllten Wasserfalle abgetrennt. Das verbliebene N- und CO_2 -Gas wurde gaschromatographisch in einer GC-Säule ($50^\circ C$) getrennt. Ein kleiner Teil dieser Gase ($<1\%$) wurde in das Massenspektrometer transportiert. Dort wurden die Gase ionisiert, die Ionen beschleunigt und durch ein Magnetfeld entsprechend ihrer Masse zu Ladung Verhältnisses unterschiedlich stark abgelenkt, sodass sie getrennt voneinander auf den Detektor trafen. Der Farraday-Detektor erfasste die Ionen und erzeugte elektrische Impulse, die von einem PC verrechnet wurden. Zur Quantifizierung der Probensignale erfolgte eine Mehrpunktkalibrierung mit Acetanilid (C_6H_5NO , 71,09 % C und 10,36 % N). Nach jeder fünften Probe wurde Pepton ($\delta^{13}C = -22,12\text{‰}$, $\delta^{15}N = 5,75\text{‰}$) gemessen. Die Messung der internen Laborstandards

erlaubte eine Korrektur von kleinen gerätespezifischen Abweichungen und ging in einen Korrekturfaktor ein, mit dem die Werte der Proben berichtigt wurden.

4.2.4 Datenanalyse

Jede analysierte Probe umfasste Material aller Individuen einer Art innerhalb eines Zählrahmens. Falls eine Art innerhalb einer Tiefenstufe in mehr als einem Zählrahmen vorkam, wurden die gemessenen $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Proben gemittelt. Die Darstellung der Ergebnisse erfolgte mit „R“ (R Development Core Team 2014) unter Verwendung des R-Pakets „ellipse“. Die Ellipsen zeigen den 95 %-Konfidenzintervallbereich der $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte im Gewebe der beprobten Makroalgenarten. Die Berechnung dieser Ellipsen basiert auf dem Bootstrapping-Verfahren, einer Methode der Stichprobewiederholung, und erfolgte durch die Verwendung der „Cplot biv“-Funktion, wie es in Greenacre (2016) beschrieben wurde. Um die Ähnlichkeit der Isotopensignaturen jeweils zwischen den Transekten, den Tiefenstufen und den Jahreszeiten zu prüfen, wurde eine Ähnlichkeitsanalyse („one-way ANOSIM“) durchgeführt. Hierzu wurde die Ähnlichkeit der $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Signaturen (Bray-Curtis Ähnlichkeitsindex) jeweils zwischen den Transekten, den Tiefenstufen und den Jahreszeiten berechnet und getestet, ob sich zwischen den jeweiligen Faktorstufen Unterschiede ergeben. Durch einen paarweisen Mutationstest zwischen den Gruppen, liefert die ANOSIM paarweise R-Werte, die Aufschluss über die Unterschiedlichkeit der Gruppen liefern. Dabei gilt: $R > 0,75$: die Gruppen lassen sich klar voneinander trennen; $R \sim 0,5$: gute Trennbarkeit der Gruppen, jedoch mit einigen Übereinstimmungen; $R < 0,25$: die Gruppen trennen sich kaum (Clarke und Warwick 2001).

4.3 Ergebnisse

Die stabilen $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignaturen von fünf Rotalgenarten wurden im Zeitraum Frühling 2016 bis Frühling 2017 untersucht. Die $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Arten *Polysiphonia fucoides* (Abbildung 28) und *Ceramium virgatum* (Abbildung 29) sind beispielhaft dargestellt. *Polysiphonia fucoides* zeigte im Verlauf des Jahresgangs eine hohe Variabilität der $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte. Diese schwankten sowohl zwischen den Tiefenstufen innerhalb der Transekte, als auch zwischen den Transekten.

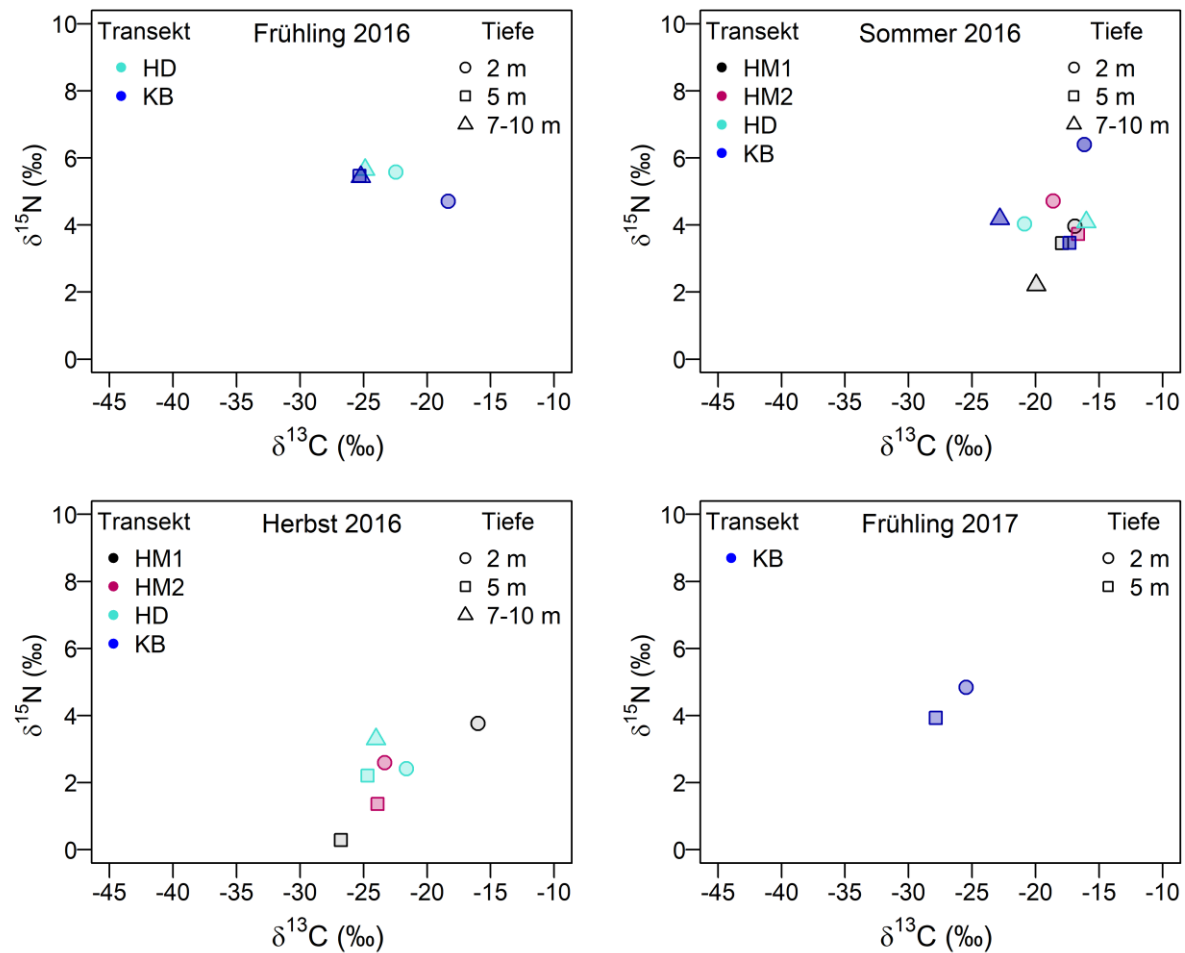


Abbildung 28: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von *Polysiphonia fucooides* über einen Jahresgang. Dargestellt sind die Mittelwerte der jeweiligen Tiefenstufe der vier Transekte (n=1-6). HM1= Hütelmoor, HM2= Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB= Kühlungsborn. Fehlende Symbole bedeuten, dass die Art in der Jahreszeit, dem Transekt oder der Tiefenstufe nicht vorgefunden wurde.

Eine vergleichbar hohe Variabilität der $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte wurde ebenfalls bei *C. virgatum*, *C. diaphanum*, *D. sanguinea* und gefunden (siehe Anhang Abbildung S6 und S7). Auch hier zeigte sich innerhalb des Tiefengradienten eines Standortes ähnlich große Schwankungen wie zwischen den Standorten.

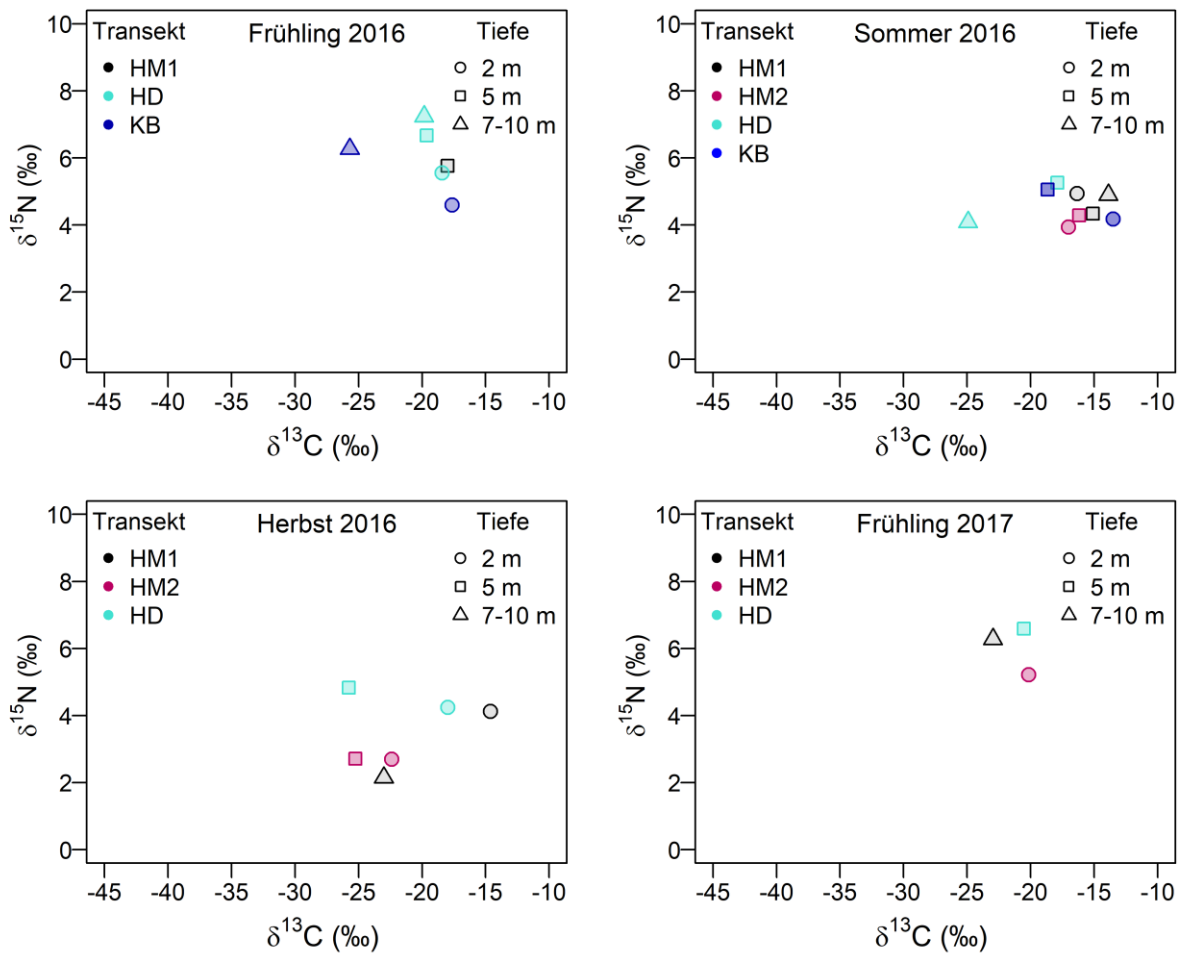


Abbildung 29: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von *Ceramium virgatum* über einen Jahresgang. Dargestellt sind die Mittelwerte der jeweiligen Tiefenstufe der vier Transekte ($n=1-6$). HM1= Hütelmoor, HM2=Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB=Kühlungsborn. Fehlende Symbole bedeuten, dass die Art in der Jahreszeit, dem Transekt oder der Tiefenstufe nicht vorgefunden wurde.

Im Verlauf des Jahresgangs lagen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von *P. fucooides* im Bereich von 0-8‰ und die der anderen vier untersuchten Rotalgenarten im Bereich von 2-8‰. Im Frühling zeigten alle vier Arten höhere Anteile an schweren N-Isotopen als im Sommer und Herbst (Kruskal-Wallis-Test: $p=0,047$). Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Arten *P. fucooides*, *C. virgatum* und *C. diaphanum* lagen in einem Bereich von etwa -30 bis -15‰. Die Art *D. sanguinea* zeigt im Vergleich niedrigere $\delta^{13}\text{C}$ -Werte, welche über den Jahresgang in einem Bereich von -36 bis -24‰ lagen. Es ließen sich keine eindeutigen Muster für Unterschiede zwischen den Transekten oder Tiefenstufen erkennen. Jedoch zeigte die flachste Tiefenstufe bei allen Arten oftmals höhere $\delta^{13}\text{C}$ -Werte. Dieser Unterschied war jedoch nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test: $p>0,05$).

Zudem fiel auf, dass die Unterschiede zwischen den Tiefenstufen innerhalb der Transekte teilweise sehr hohe Schwankungen von fast 10‰ zeigten.

Im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten zeigte die mehrjährig in Kühlungsborn vorkommende *C. truncatus* eine geringere Variabilität der $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte (Abbildung 30). Dabei lagen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in einem Bereich zwischen 4,3 und 5,7‰. Auch der Anteil der schweren N-Isotope war bei *C. truncatus* im Frühling 2016 leicht höher als im Sommer und Herbst. Im Frühling 2017 war dieser Unterschied noch vorhanden, aber weniger stark ausgeprägt. Diese Unterschiede waren allerdings nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test: $p > 0,05$). Die schweren C-Isotope lagen bei *C. truncatus* zwischen -31,4 und -34,2.

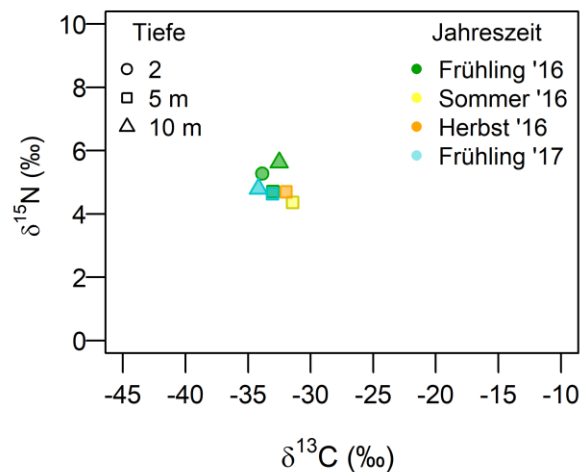


Abbildung 30: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von *Coccotylus truncatus* über einen Jahresgang. Dargestellt sind die Werte der gemessenen Proben der jeweiligen Tiefenstufe. Fehlende Punkte bedeuten, dass die Art in der Jahreszeit und/ oder der Tiefenstufe nicht vorgefunden wurde.

Abbildung 31 zeigt die Variabilität der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwerte und 95%-Konfidenz-Ellipsen) in den untersuchten Transekten über den Jahresgang, ohne eine Unterteilung in Tiefenstufen. Die Darstellung erfolgt getrennt nach Arten. Die Überlagerung der Konfidenz-Ellipsen der Transekte verdeutlicht die große Variabilität innerhalb der Transekte.

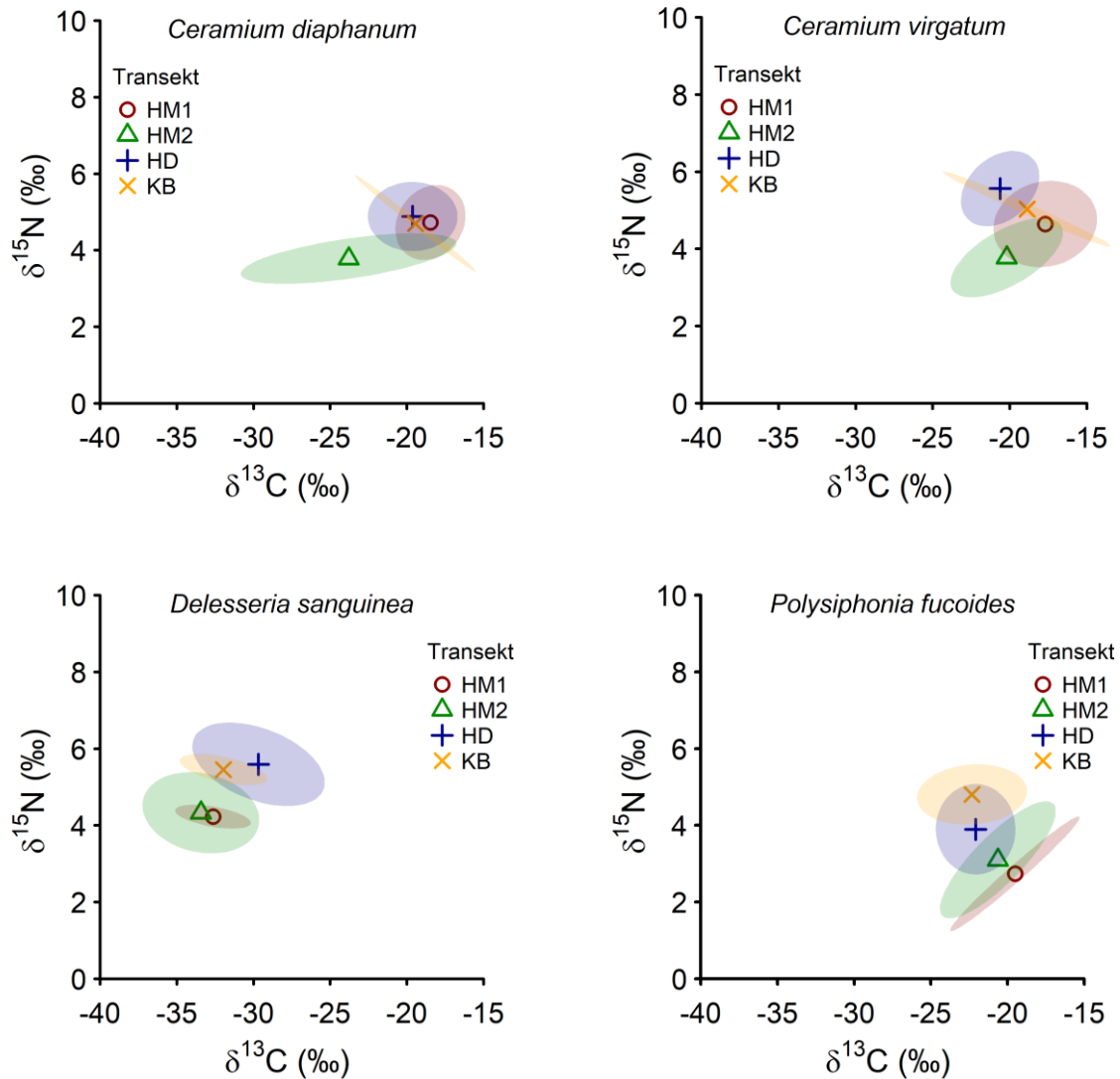


Abbildung 31: Jahresmittelwerte der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwert und 95 %-Konfidenz-Ellipsen) von Rotalgen von unterschiedlichen Standorten. HM1= Hütelmoor, HM2= Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB= Kühlungsborn.

Die Überschneidungen der Konfidenz-Ellipsen der Transekte deuten bereits auf eine große Ähnlichkeit hin. Die Ergebnisse der ANOSIM unterstützen dieses Ergebnis. Die niedrigen R-Werte des Vergleichs der Transekte zeigen keine signifikanten Unterschiede (Tabelle 9).

Tabelle 9: R-Werte der ANOSIM für den Vergleich der Transekte basierend auf den $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der untersuchten Rotalgen. HM1= Hütelmoor, HM2=Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB=Kühlungsborn. $R < 0,25$: Gruppen ähneln sich; $R > 0,5$: Gruppen sind unterschiedlich; $R > 0,75$: Gruppen sind hochgradig unterschiedlich.

	<i>C. diaphanum</i>	<i>C. virgatum</i>	<i>D. sanguinea</i>	<i>P. fucooides</i>
Transekt				
HM1, HM2	0,155	0,122	0,238	-0,094
HM1, HD	-0,117	-0,101	0,058	0,143
HM1, KB	-0,147	0,005	0,29	0,299
HM2, HD	0,119	0,022	0,091	-0,071
HM2, KB	0,074	0,228	-0,278	0,164
HD, KB	-0,139	0,056	0,025	-0,04
Tiefe				
2 m, 5 m	0,035	0,026	-0,053	0,097
2 m, 7-10 m	-0,167	0,05	-0,071	0
5 m, 7-10 m	-0,077	0,392	-0,097	-0,067
Jahreszeit				
Frühling'16, Sommer'16	0,622	0,32	0,796	0,537
Frühling'16, Herbst'16	0,491	0,55	NA	0,707
Frühling'16, Frühling'17,	0,145	-0,154	0,319	0,255
Sommer'16, Herbst'16	0,335	0,34	NA	0,448
Sommer'16, Frühling'17	0,929	0,554	0,67	0,793
Herbst'16, Frühling'17	0,188	0,438	NA	0,435

Vergleicht man den Anteil an schweren C-Isotopen zwischen den Tiefenstufen (Abbildung 32), zeigten die Arten *C. virgatum* und *P. fucooides* in 2 m tendenziell höhere $\delta^{13}\text{C}$ -Werte. Dieses Muster wurde bei den Arten *C. diaphanum* und *D. sanguinea* nicht wiedergefunden. Zudem deutete die große Überschneidung der 95%-Konfidenz-Ellipsen der untersuchten Tiefen stark darauf hin, dass die drei untersuchten Tiefenstufen eine hohe Ähnlichkeit aufwiesen. Die fehlenden Unterschiede werden durch das Ergebnis der ANOSIM unterstützt (Tabelle 9).

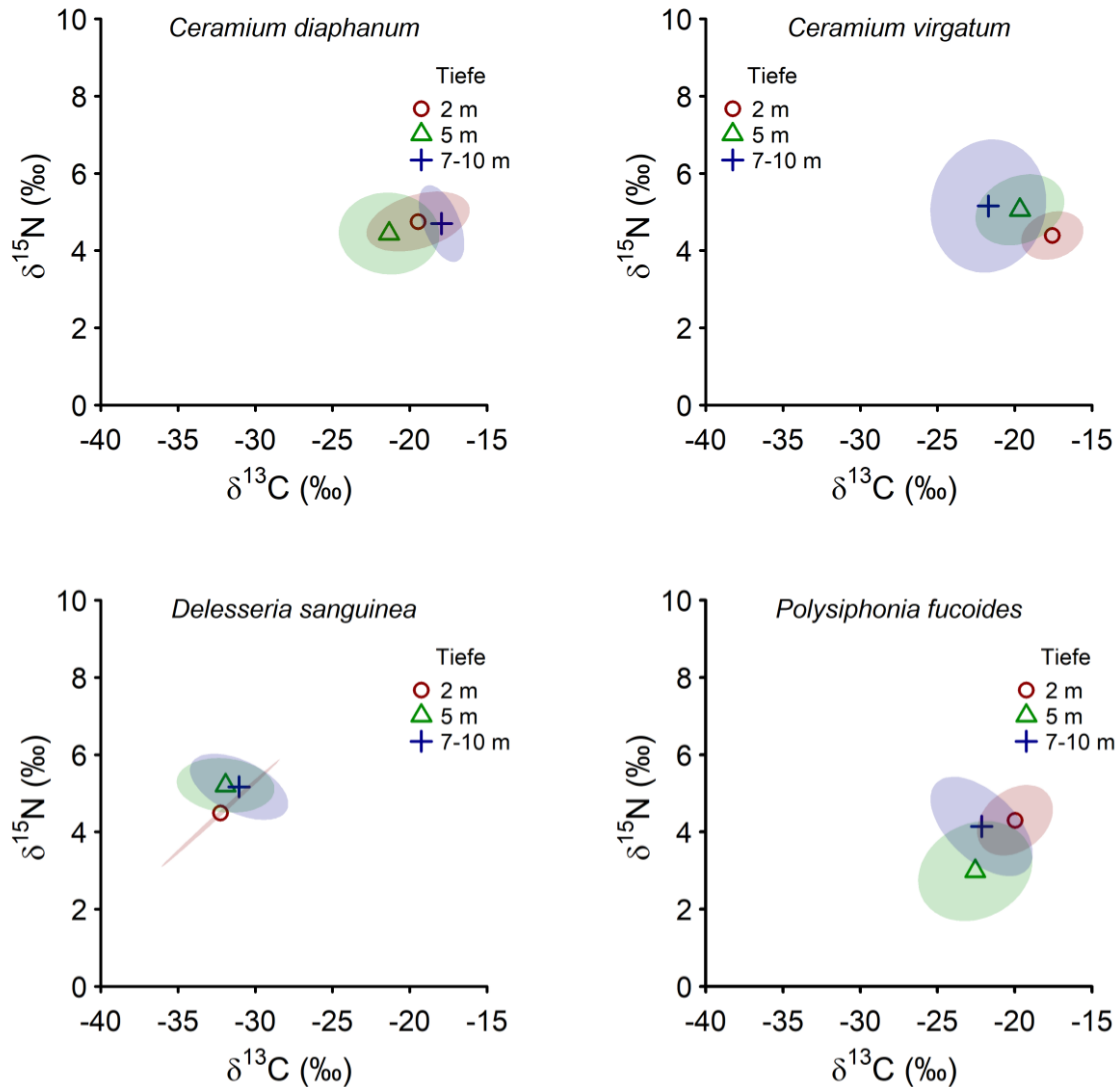


Abbildung 32: Jahresmittelwerte der für die vier Transekte zusammen gefassten $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwert und 95 %-Konfidenz-Ellipsen) der untersuchten Rotalgen getrennt nach Tiefe.

Bei allen vier untersuchten Rotalgenarten zeigten sich große saisonale Unterschiede in den $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werten (Abbildung 33). Im Frühjahr 2016 und 2017 wiesen die untersuchten Makroalgen die höchsten Anteile an schwerem Stickstoffs auf, während sie im Herbst am niedrigsten waren. Im Sommer war der Anteil an schwerem Kohlenstoff im Algengewebe höher als im Frühling oder Herbst. Die ANOSIM zeigte, dass sich die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von Algen, die im Frühjahr 2016 gesammelt wurden, sich signifikant ($R > 0,5$) bei den Arten *C. diaphanum*, *D. sanguinea* und *P. fucoides* von Exemplaren, die im Sommer beprobt wurden,

unterschieden. *C. virgatum* und *P. fucoides* zeigten zudem signifikante Unterschiede ($R > 0,5$) zwischen den Jahreszeiten Frühling 2016 und Herbst 2016. Auch unterschieden sich bei allen Arten die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im Frühling 2017 von denen im Sommer 2016. Auch hier zeigten sich große Unterschiede zwischen den Tiefenstufen an den einzelnen Transekten.

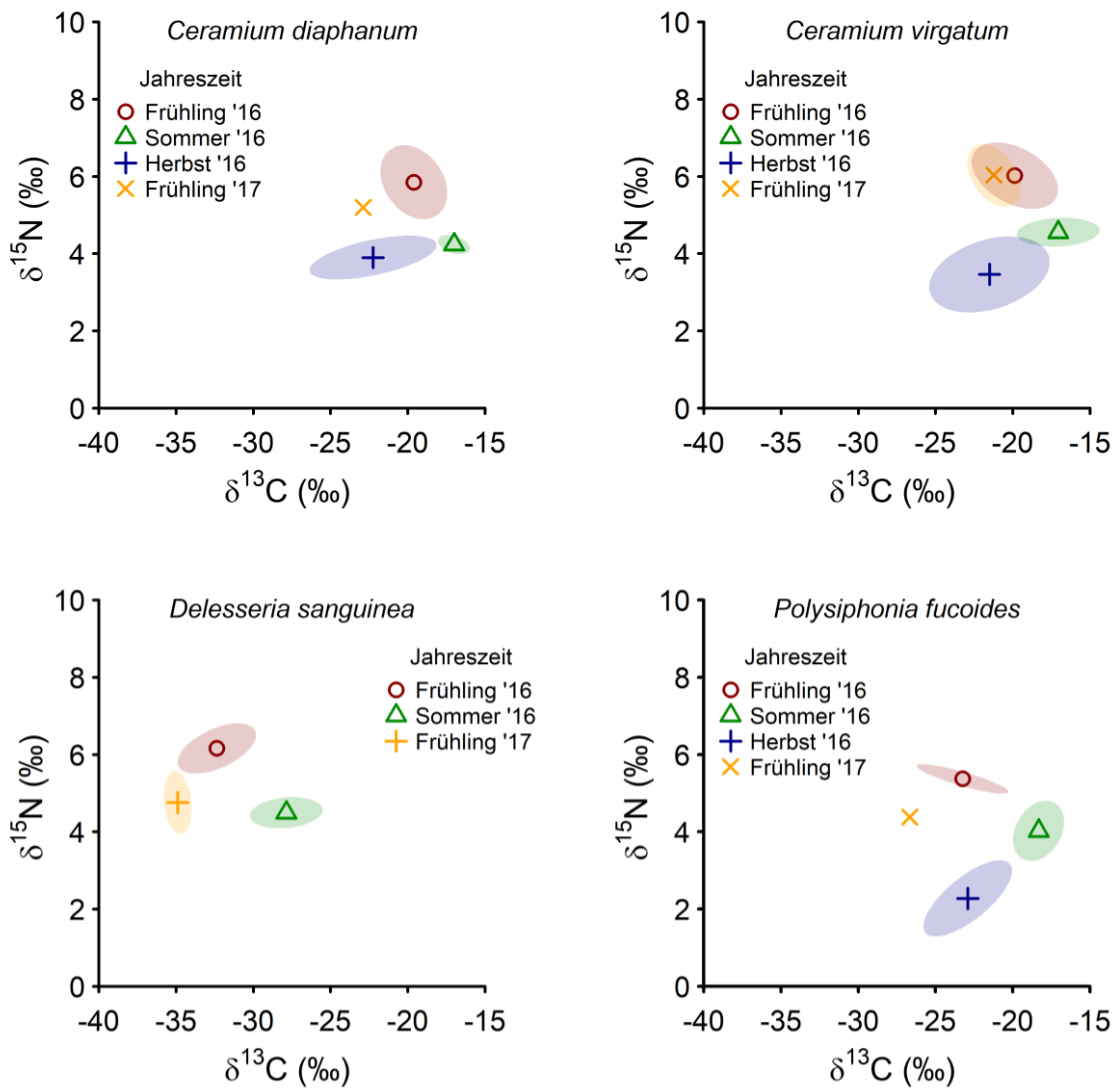


Abbildung 33: $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwert und 95 %-Konfidenz-Ellipsen) der untersuchten Rotalgen getrennt nach Jahreszeiten.

Auch das C/N-Verhältnis der untersuchten Rotalgen zeigte jahreszeitliche Unterschiede (Abbildung 34).

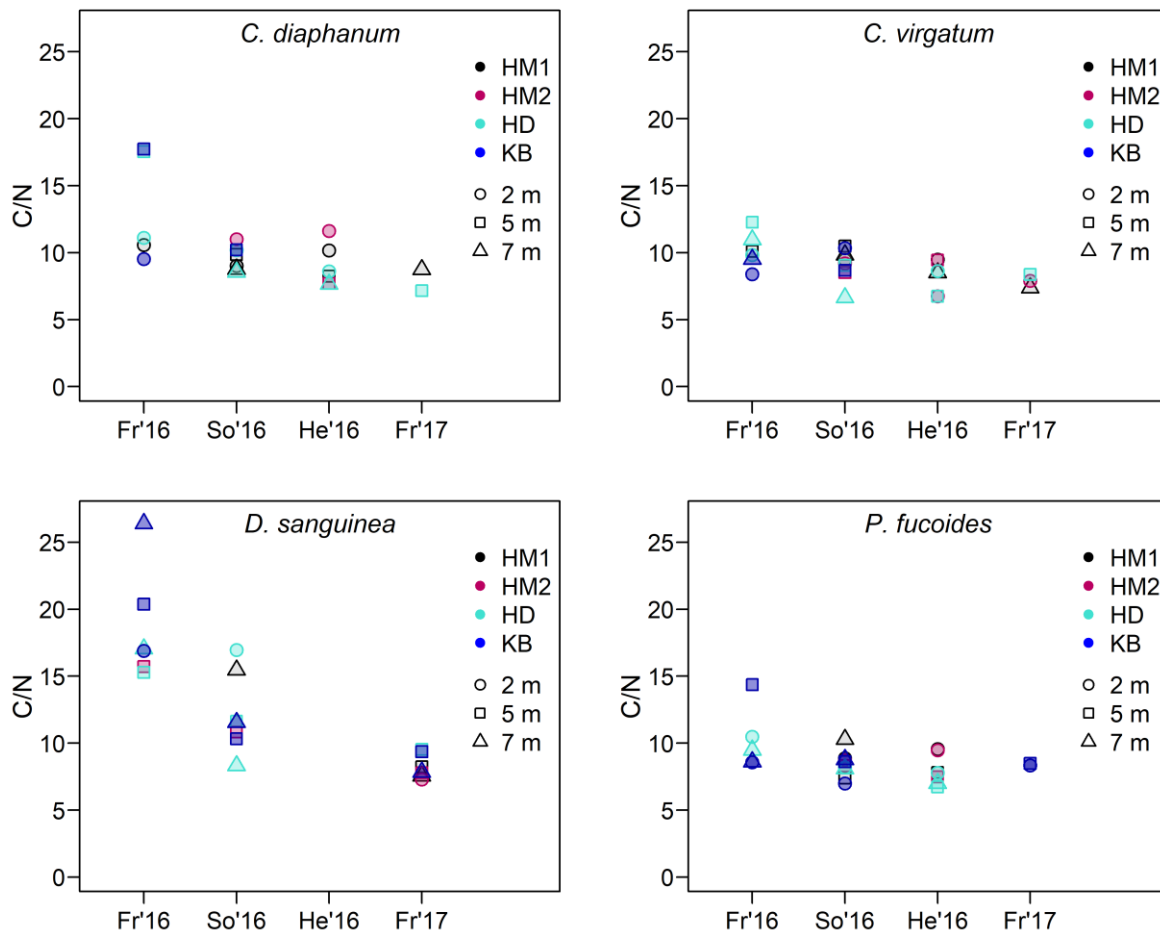


Abbildung 34: C/N-Werte von vier Rotalgenarten über einen Jahresgang. Dargestellt sind die Mittelwerte der jeweiligen Tiefenstufe getrennt nach Transekten (n=1-6). HM1= Hütelmoor, HM2=Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB=Kühlungsborn.

Um das saisonale Muster genauer zu untersuchen wurden die C- und N-Daten der Arten zusammen betrachtet. Insgesamt lagen die gefundenen Werte einem Bereich von 5,4 bis 35,9. Das C/N-Verhältnis zeigte sich im Frühjahr 2016 bei allen Arten am höchsten, nahm danach über den Jahresgang ab, ohne im Frühjahr 2017 wieder anzusteigen. Die Mittelwerte lagen bei $13,8 \pm 6,4$ im Frühjahr (n=60), $9,5 \pm 1,8$ im Sommer (n=107), $8,4 \pm 1,5$ im Herbst (n=42) und $8,2 \pm 0,9$ im Frühjahr 2017 (n=34). Das C/N-Verhältnis zwischen den Jahreszeiten unterschied sich signifikant (Kruskal-Wallis-Test: $p < 0,01$), außer zwischen Herbst 2016 und Frühjahr 2017.

Das hohe C/N-Verhältnis im Frühjahr 2016 deutet auf ein im Vergleich zu den anderen Jahreszeiten verringertes Vorhandensein von verfügbarem N für die untersuchten

Makroalgen hin. Dies lässt sich in den durchgeführten Nährstoffmessungen nicht wiederfinden (Abbildung 35). Allerdings muss an dieser Stelle berücksichtigt werden, dass es sich bei den Messungen um Momentaufnahmen handelt und Nährstoffkonzentrationen hoch dynamischen Prozessen unterliegen.

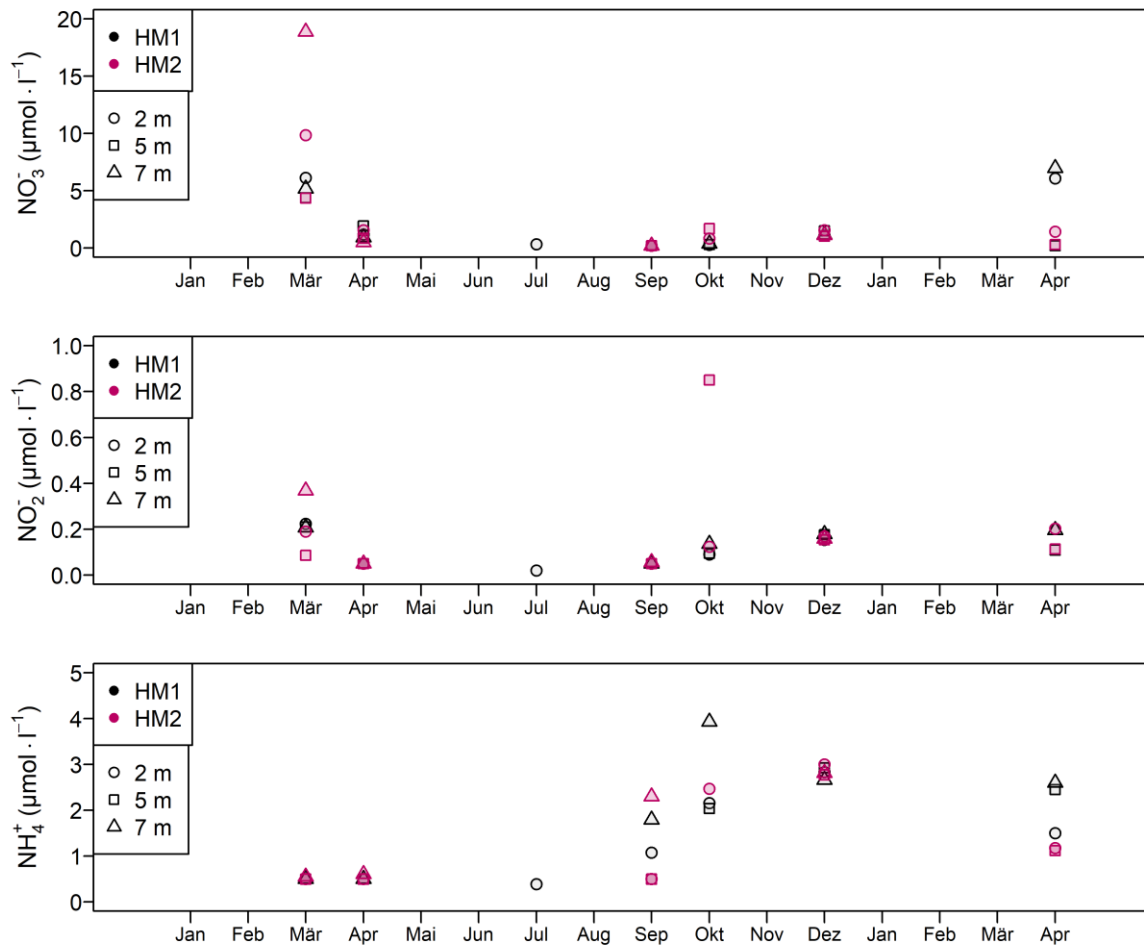


Abbildung 35: Nährstoffdaten. Exemplarisch für den Standort Hütelmoor dargestellt für das Jahr 2016 bis April 2017. Die dargestellten Nährstoffdaten stellen Einzelmessungen vom Tag der Probenahme dar. Die Daten der Monate März, September und Dezember wurden von Matthias Kreuzburg, Leibniz-Institut für Ostseeforschung Warnemünde zur Verfügung gestellt.

4.4 Diskussion:

Um den Einfluss von landseitigen Nährstoffeinträgen in die Ostsee vor dem Hütelmoor abschätzen zu können, wurden die stabilen C- und N-Isotope von Makroalgen analysiert und mit denen von den Standorten Hohe Düne und Kühlungsborn verglichen.

Über den Jahresgang zeigten die fünf untersuchten Rotalgenarten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im Bereich von 0,3 bis 7,2 ‰. In vielen Studien werden ^{15}N -Isotopenwerte von 4-8 ‰ in Makroalgen als indikativ für ungestörte Zustände angenommen (Jones et al. 2001; Barr et al. 2013; Orlandi et al. 2014), so dass auch diese Proben offenbar unbelastet sind. Verunreinigungen durch Abwasser oder Gülle gehen oft mit ^{15}N -Anreicherungen einher, da in den bakteriellen Abbauprozessen ^{14}N enzymatisch bevorzugt wird und das zurückbleibende Nitrat isotopisch angereichert wird (Heaton 1986; McClelland und Valiela 1998). Allerdings muss man in der Ostsee auch andere N-Quellen berücksichtigen, wie atmosphärische Deposition, die niedrigere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von -12 bis +5 ‰ (Russell et al. 1998) aufweist. Düngemittel werden ebenso aus atmosphärischen Stickstoff synthetisiert (Haber- Bosch Verfahren) und haben $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von -3 bis +3 (Kreitler und Browning 1983). N-Quellen aus anorganischen Düngemitteln sowie atmosphärischer Deposition können in Makrophyten niedrigere N-Signaturen von meist <4 ‰ verursachen, wenn sie assimiliert werden (Lemesle et al. 2016). Somit fallen die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der untersuchten Makroalgen eher in einen niedrigeren Bereich, als sie bereits von Makroalgen aus dem Warnow-Ästuar bekannt sind. Hier zeigte ein Transplantations-Experiment mit Algen von einem unbelasteten Standort (Hiddensee), dass die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Rotalgen *Polysiphonia sp.* und *Ceramium virgatum* nach zweiwöchiger Inkubation die höheren Isotopenwerte des Umgebungswassers widerspiegeln (Deutsch und Voss 2006). Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der beiden untersuchten Rotalgen lagen zwischen 6,2-9,7 ‰, was auf den Einfluss von anthropogenen N-Quellen hindeutet, wie sie für die Warnow nachgewiesen sind (Thäns 2012). Dieses Ergebnis bestätigt indirekt auch den in der vorliegenden Arbeit bereits vermuteten geringen Einfluss der Warnow-Flussfahne auf die untersuchten Standorte Hütelmoor, Hohe Düne und Kühlungsborn.

Es überraschte, dass die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte innerhalb eines Standorts und einer Jahreszeit Schwankungen von bis zu 10 ‰ aufwiesen und zwar nicht nur vor dem Hütelmoor, sondern auch vor Hohe Düne und Kühlungsborn. Eine solch hohe Variabilität überlagert womöglich standortspezifische Effekte und erschwert eine Interpretation. In der Vergangenheit haben

sich isotonenbasierte Ansätze als wertvolle Werkzeuge erwiesen, um biochemische Prozesse zu erfassen und Verbindungen zwischen Nährstoffeinträgen und Primärproduktion aufzudecken. Für solche Schlussfolgerungen sind jedoch eindeutige Isotonen-Signale erforderlich. Es ist zu berücksichtigen, dass die großen Schwankungen nicht nur das Ergebnis von räumlichen und zeitlichen Mustern sind (Matuszak et al. 2011; Mayr et al. 2011), sondern auch durch abiotische und biotische Faktoren beeinflusst werden. So kann beispielsweise eine verringerte Wasserturbulenz den diffusen Grenzschrift-Widerstand erhöhen und somit für erhöhte $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in Periphyton (France 1995) und *Chara fibrosa* (Ellawala et al. 2012) sorgen. Cooper (1989) zeigte, dass höhere innere CO_2 -Konzentrationen in Blättern von *Zostera marina* zu einer verringerten Diskriminierung von ^{13}C führen können. Der innere CO_2 -Pool von submersen Makrophyten kann dabei durch CO_2 -Recycling aus der Atmung oder durch aktive Konzentrationsmechanismen aus dem Meerwasser erhöht werden (Raven 1997; Axelsson und Beer 2001). Die Variabilität der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in dieser Untersuchung könnte auch in Schwankungen der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DIC begründet liegen. Terrestrisches DIC weist im Vergleich zu DIC marinen Ursprungs sehr niedrige $\delta^{13}\text{C}$ -Werte auf. Folglich könnte eine Mischung von marinem und terrestrischem DIC im Küstenbereich für die vorgefundene Variabilität der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Makroalgen verantwortlich sein. Dies wird von einer Studie von Sackett et al. (1997) unterstützt, welche in einem Ästuar bei Florida (USA) Schwankungen des ^{13}C -Gehalts im DIC von -10-0 ‰ fand.

In der vorliegenden Arbeit sollten die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Makroalgen auch dazu verwendet werden, um mögliche Unterschiede in der N-Verfügbarkeit zwischen den untersuchten Standorten anzuzeigen. Dies ist möglich, da Ammonium in der Regel niedrigere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte aufweist als das vorliegende Nitrat aufweist, da es ein Regenerationsprodukt ist (Horrigan et al. 1990). Die Analyse der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der vier Rotalgenarten deutete jedoch nicht auf standort-spezifische Unterschiede zwischen den Transekten vor dem Hütelmoor, Hohe Düne oder Kühlungsborn hin. Die gemessenen C/N-Werte waren leicht höher, als die in unbeeinflussten und niedriger, als die von der Warnow beeinflussten Makroalgen gemessen wurden (Deutsch und Voss 2006). Auch hier zeigte der Standort Hütelmoor keine Auffälligkeiten. Obwohl das vor dem Hütelmoor austretende Grundwasser 2016/2017 relativ hohe Konzentrationen von bis zu 4 mmol/l Ammonium aufwies (Westphal und Böttcher, unveröffentlicht), war die Menge an SGD so gering (Miegel et al. 2016), dass eine starke

Vermischung im Wasserkörper der Ostsee vermutet wird. Somit lässt sich anhand der stabilen C- und N-Signaturen kein Einfluss des Küstenmoores auf das Makrophytobenthos nachweisen. Erwartungsgemäß wurden zwischen den untersuchten Tiefenstufen keine signifikanten Unterschiede gefunden. Damit bestätigt sich die vermutete starke Durchmischung des Wasserkörpers im Flachwasser. Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Rotalgen eine hohe Variabilität innerhalb der Standorte aufwiesen und daher Nährstoffe und DIC unterschiedlicher Signatur aufgenommen haben könnten. Hohe Schwankungen der stabilen C- und N-Signaturen wurden auch 2014 in den inneren Küstengewässern der Darß-Zingster-Boddenkette vorgefunden (Volkman 2016). Während dort jedoch kein saisonales Muster gefunden wurde, zeigten sich in vorliegender Arbeit ausgeprägte jahreszeitliche Unterschiede der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte. Die Makroalgen hatten im Frühling generell höhere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte. Diese sanken im Sommer und Herbst deutlich ab. Fraktionierung während der N-Aufnahme und -Assimilierung gilt bei den in Meerwasser üblichen Konzentrationen von gelöstem anorganischen N (DIN) bei Makroalgen als ein zu vernachlässigbarer Aspekt (Cohen und Fong 2005; Deutsch und Voss 2006; Ochoa-Izaguirre und Soto-Jiménez 2015). Es kann folglich davon ausgegangen werden, dass die Algen den ^{15}N -Wert des Wasserkörpers abbildeten. Die höchsten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte wurden im Frühling 2016 gefunden und lagen bei $\sim 6\text{‰}$. Wenn dies auch dem Nitrat $\delta^{15}\text{N}$ -Wert im Umgebungswasser entspricht, dann entsprechen diese Werte fast denen im Ozean bzw. Werten der Ostsee im Golf von Finnland (Korth et al. 2014). Auch beispielsweise Cole et al. (2005) fand steigende $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in submersen Makrophyten mit steigenden DIN-Anteilen aus Abwässern, die per se hohe $\delta^{15}\text{N}$ -Werte mitbringen. Die hohen, im Frühling 2016 gefundenen, $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in der vorliegenden Arbeit könnten somit aus landseitigen N-Einträgen resultieren. Durch den hohen Anteil an landwirtschaftlich genutzten Flächen kommt es in Mecklenburg-Vorpommern im Frühjahr mit dem Einsetzen der Frühjahrsdüngung in Kombination mit starken Niederschlägen oft zu erhöhten N-Frachten in den Flüssen (LUNG 2015). Die Nährstoffmessung zeigte besonders im März 2016 einen hohen Nitratwert von $\sim 5\text{--}20\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$ und könnte auf einen solchen Eintrag hindeuten. Eine hohe Verfügbarkeit von N passt auch zu dem Ergebnis aus Kapitel 2, bei dem die größte Biomasseproduktion über den Jahresgang im Frühjahr 2016 stattfand. Das Absinken der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte über den Jahresgang könnte darauf hindeuten, dass die Nährstoffquelle zum Herbst hin schon stark durch Regeneration geprägt

ist und zu diesen Jahreszeiten das Recycling von N überwiegt. Dies würde für die untersuchten Standorte bedeuten, dass der Stickstoff-Pool im Laufe des Jahres 2016 leichter wurde. Nur bei hohen NH_4^+ -Konzentrationen wurde in anderen Küstengebieten beobachtet, dass NH_4^+ aufgrund von Nitrifizierung isotopisch schwerer wurde (Horrigan et al. 1990). Auch eine Studie von Ostrom et al. (1997) konnte zeigen, dass in einem Küstengewässer vor Neufundland (Kanada) mit den Jahreszeiten zu einem Wechsel von Nitrat zu regenerierten Ammonium als Stickstoffquelle für Phytoplankton kam. Dies führte zu niedrigeren Anteilen an ^{15}N im Seston, das in der genannten Studie als Anzeiger für die Phytoplanktonproduktivität und Nährstoffnutzung verwendet wurde. Auch Lemesle et al. (2016) fand in einer zweijährigen Studie an der französischen Küste des Ärmelkanals große saisonale Unterschiede in den ^{15}N -Werten von sowohl annuellen als auch mehrjährigen Makroalgenarten. Insgesamt lagen die gemessenen $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der fünf untersuchten Grün-, Braun- und Rotalgen in einem Bereich von $\sim 2\text{--}15\text{‰}$ (Lemesle et al. 2016). Das allgemeine saisonale Muster zeigte allerdings, entgegengesetzt zu der vorliegenden Arbeit, die niedrigsten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im April und die höchsten in den Sommermonaten. Die Autoren führten die niedrigen $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im Frühling auf den Einfluss von N-Düngemitteln, die in das Küstengewässer eingetragen wurden zurück, während die hohen Werte im Sommer durch die Zersetzung von organischem Material aus gestrandeten Algen erklärt wurde (Lemesle et al. 2015).

In der vorliegenden Arbeit zeigten die untersuchten Makroalgen von den gleichen Standorten artenübergreifend ähnliche $\delta^{15}\text{N}$ -Werte, was auf eine ähnliche Nutzung der N-Quellen schließen lässt. Trotzdem muss berücksichtigt werden, dass sich an den untersuchten Standorten die dynamischen und variablen Umweltbedingungen auf die stabilen Isotopensignaturen in den Makroalgen auswirken können. Die Dominanz von fädigen ephemeren sowie das Fehlen von mehrjährigen Arten (vgl. Kap.1), deuteten auf eine immer wieder einsetzende Neubesiedlung nach Störungsereignissen hin. Als Folge dessen handelte es sich bei der Bestimmung der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in den Algen eher um Momentaufnahmen der vorangegangenen Wochen oder Monate. Dies würde auch erklären, warum die annuellen Arten (*Ceramium virgatum*, *Ceramium diaphanum*, *Polysiphonia fucoides*) über die Jahreszeiten größere Schwankungen zeigten, während die mehrjährigen Arten *Delesseria sanguinea* und vor allem *Coccotylus truncatus* eine geringere Variabilität

aufwiesen. Die Art *C. truncatus* stellte die einzige über den Jahresgang vorgefundene mehrjährige Art dar, die eine beständige Population in Kühlungsborn bildete. Es fiel auf, dass die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von *C. truncatus* eine deutlich geringere Variabilität im Vergleich zu den anderen Rotalgen aufwiesen, was auf eine langfristige „Balancierung“ hindeutet. Dies könnte damit im Zusammenhang stehen, dass annuelle Arten durch ihr höheres Verhältnis von Oberfläche zu Volumen schnellere metabolische Reaktionen auf sich ändernde Umweltbedingungen aufzeigen. Somit weisen diese meist filamentösen Arten eine schnellere Nährstoffaufnahme und folglich schnellere Wachstumsraten auf, als mehrjährige Arten (Pedersen und Borum 1996; Thornber et al. 2008; Pérez-Mayorga et al. 2011). Raimonet et al. (2013) kam beim Vergleich der $\delta^{15}\text{N}$ -Werte von annuellen Grünalgen (*Ulva sp.*, *Enteromorpha sp.*) und mehrjährigen Braunalgen (*Fucus vesiculosus*, *Fucus serratus*) zu einem sehr ähnlichen Ergebnis. Dies bedeutet, dass opportunistische Algenarten, die eine schnelle N-Aufnahme und Wachstumsrate aufweisen, auch schnell die genutzten N-Quellen widerspiegeln. Dahingegen bilden mehrjährige Arten eher den N-Zustand integriert über einen längeren Zeitraum ab, was sie zu geeigneteren Kandidaten als Bioindikatoren für inter-annuelle Vergleiche macht (Viana und Bode 2015).

Zudem muss beim Vergleich der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte zwischen Makroalgenarten berücksichtigt werden, dass es hier artspezifische Unterschiede gibt, die im Zusammenhang mit der C-Aufnahmemechanismus der Art sowie Fraktionierungsprozessen entstehen können (Snoeijs et al. 2002; Swart et al. 2014). In der vorliegenden Arbeit wurden die fünf Rotalgenarten *Ceramium diaphanum*, *Ceramium virgatum*, *Polysiphonia fucooides*, *Delesseria sanguinea* und *Coccotylus truncatus* untersucht. Die letzteren beiden Arten wiesen einen deutlich niedrigeren ^{13}C -Gehalt auf. Dieser Unterschied lässt sich mit dem C-Aufnahmeprozess der Arten begründen. Bikarbonat weist einen δ -Wert von 0 ‰ auf, während CO_2 einen δ -Wert von 7 ‰ besitzt. *Delesseria sanguinea* und *Coccotylus truncatus* sind nicht in der Lage direkt HCO_3^- aufzunehmen (Johnston et al. 1992; Snoeijs et al. 2002). Die fehlende Nutzung von HCO_3^- als C-Quelle ist typisch für sublittorale Rotalgen. Viele Studien deuten darauf hin, dass die Effektivität der C-Aufnahme von littoralen zu sublittoralen Algen als Gradient verläuft (Snoeijs et al. 2002). Hierbei weisen die tiefer wachsenden Arten eine weniger effektive Aufnahme und littorale Algen die höchsten auf. Arten, die typischerweise in einer mittleren Position wachsen, zeigten auch eine intermediäre Fähigkeit für die HCO_3^- -Nutzung und CO_2 -Akkumulation (Surif

und Raven 1989; Larsson und Axelsson 1999; Snoeijs et al. 2002; Raven und Osmond 2006). Somit führte die Nutzung von Bikarbonat der in dieser Arbeit untersuchten Arten *C. diaphanum*, *C. virgatum* und *P. fucoides* vermutlich zu einem höheren Anteil an ^{13}C .

Abschließend stellt sich die Frage, ob die vorgefundene Variabilität der stabilen C- und N-Isotope in Makrophyten ein spezifisches Phänomen von Küstengewässern darstellt, das ihre variablen und dynamischen Prozesse widerspiegelt. Weitere Langzeitstudien sind notwendig, um den Zusammenhang der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in Makrophyten mit variablen Umweltfaktoren noch tiefergehend zu erfassen, besonders in hochvariablen Systemen wie der Ostsee. Dabei wäre es wichtig die abiotischen Faktoren, die Nährstoffdaten und C- und N-Isotopenwerte der Wassersäule hochaufgeschlüsselt zu erheben.

5 Zusammenfassende Diskussion

Ziel der vorliegenden Arbeit war es zu untersuchen, inwiefern landseitige Stoffeinträge und Salinitätsschwankungen einen Einfluss auf die Zusammensetzung und Produktivität des Makrophytobenthos besitzen. Da in dem Meeresgebiet vor dem Küstenmoor „Hütelmoor“ submarine Grundwasseraustritte (SGD) vermutet wurden, sollte ein Vergleich des Gebiets mit benachbarten Standorten mögliche Einflüsse auf die Makrophytengemeinschaft ermitteln. Als Untersuchungsgebiete dienten das Flachwasser der Ostsee vor dem Hütelmoor, sowie zwei nahe gelegene Vergleichsstandorte vor Hohe Düne und Kühlungsborn. Das Auftreten von SGD kann durch Faktoren wie der Menge an Niederschlag, dem Grundwasser und dem Meeresspiegel abhängen, womit es sich um ein saisonal auftretendes Phänomen handeln könnte. Auch die Artenzusammensetzung und das Wachstum von Makrophyten in der Ostsee können großen saisonalen Unterschieden unterliegen (Kiirikki und Lehvo 1997; Schumann et al. 2006; Luhtala et al. 2016). Folglich wurden die Artenzusammensetzung und die gebildete Biomasse der Makrophyten über einen Jahresgang erfasst. Es stellte sich die Frage, ob die vermuteten Salinitätsunterschiede vor dem Hintergrund der Saisonalität, die treibende Kraft sind, die die Makrophytobenthos-Gemeinschaft formen. Die in dieser Arbeit durchgeführte Feldstudie zeigte, dass die aufgetretenen Unterschiede in der Artenzusammensetzung und der Menge an Makroalgenbiomasse zwischen den Standorten nicht zeitlich persistent waren. Die Makroalgenzusammensetzung vor dem Hütelmoor, scheint eher die Oberflächensalinität der Ostsee widerzuspiegeln, als lokale Effekte von submarinen Grundwasseraustritten. Es fiel zudem auf, dass in den vier untersuchten Transekten opportunistische Arten dominierten und langsamer wachsende, mehrjährige Arten selten vorkamen. Dies führte zu der Schlussfolgerung, dass die untersuchten Standorte eine hohe Dynamik aufzuweisen und es innerhalb eines Jahres zu wiederholt einsetzenden Sukzessionsprozess kam. Ein auffallendes Ergebnis war auch das völlige Fehlen von Vertretern der Gattung *Fucus* in den hier untersuchten Transekten. Ein zweiwöchiges Akklimationsexperiment mit den Braunalgenarten *Fucus evanescens* und *Fucus vesiculosus*, sowie Salzchockexperimente mit der Rotalge *Ceramium virgatum* und der Grünalge *Monostroma grevillei* sollten die Salinitätstoleranz der Arten testen. Ziel dieser Experimente war es mögliche physiologische Unterschiede zwischen den Arten als auch zwischen Standorten entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee (Dänemark bis Rügen) zu untersuchen, sowie zu klären

inwiefern Salinitätsschwankungen für die Ab- und Anwesenheit von Arten verantwortlich sein könnten. Für die Tangart *F. vesiculosus* ist bereits bekannt, dass ihre nördliche geographische Verbreitungsgrenze in der Zentralen Ostsee bei einem Salzgehalt um 4 liegt (HELCOM 2009) und die Art an niedrige Salinitäten angepasst ist. Ob dies auch für den Neophyten *F. evanescens*, der sich in den letzten Jahrzehnten entlang des Salinitätsgradienten der Ostsee bis nach Rostock ausgebreitet hat, ebenfalls gilt, wurde anhand von Photosynthese-Akklimatisierungsexperimenten mit verringerten Salinitäten für beide Arten untersucht. In dieser Arbeit konnte erstmalig gezeigt werden, dass eine verringerte Salinität wahrscheinlich nicht der limitierende Faktor für eine weitere Ausbreitung in die Zentrale Ostsee des vegetativen Stadiums von *F. evanescens* darstellt. Die nur marginalen Unterschiede in der Photosyntheseleistung bei verringerten Salinitäten bei *F. evanescens* und *F. vesiculosus* weisen darauf hin, dass beide Arten in der Ostsee vor Rostock noch nicht an ihre Akklimatisierungsgrenze gelangt sind. Ein ähnliches Ergebnis zeigte sich auch in Salzchockexperimenten mit *Ceramium virgatum* und *Monostroma grevillei*. Auch diese untersuchten Arten zeigten eine hohe Toleranz gegenüber kurzzeitigem Absenken der Salinität um 5 (PSU). Der Vergleich der Arten von den Standorten Grenaa (Dänemark), Rostock und Rügen verdeutlichte dabei, dass auch keine (photosynthetisch) physiologischen Unterschiede bei einer der untersuchten Arten gefunden wurden, die auf eine standortspezifische Anpassung oder Besonderheit hinweisen. Da in der Pflanzenphysiologie auch terrestrische Einflüsse eine bedeutende Rolle spielen können, wurden die stabilen Kohlenstoff und Stickstoffisotope der beprobten Makroalgen analysiert. Auch hier zeigte sich wie bei der Biomasseverteilung, ein starker Einfluss der Jahreszeiten auf die $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im Makroalgenewebe, doch auch hier konnte aufgrund der Variabilität aller Standorte kein Unterschied zwischen den Standorten vor dem Hütelmoor, Hohe Düne und Kühlungsborn gefunden werden. Das Fehlen standortspezifischer Unterschiede am Standort Hütelmoor auf sowohl steinigem Hartsubstrat, als auch auf dem Torfsubstrat, deutet darauf hin, dass das Küstenmoor und potentielle SGDs keinen messbaren Effekt auf die Makrophytengemeinschaft hatten. Eine Vielzahl von Studien konnten den Einfluss von SGDs auf den Küstenbereich zum Beispiel in Form von Nährstoffeinträgen und/ oder einer Verringerung der Salinität, auf Phytoplankton-, Meio- und Makrobenthosorganismen nachweisen (Johannes 1980; Lapointe et al. 1990; Kotwicki et al. 2014; Encarnação et al. 2015). Nahe der Halbinsel Yucatan, im

Südosten von Mexiko, führte SGD zu einer gesteigerten Primärproduktion und spielte eine Rolle im Wechsel von einer Seegras-dominierten (*Thalassia testudinum*) Makrophyten-Gemeinschaft, zu einer Dominanz von Grünalgen (Herrera-Silveira und Morales-Ojeda 2009). Ferner deuteten erhöhte $\delta^{15}\text{N}$ -Werte im Gewebe verschiedener marinen Makroalgen darauf hin, dass terrestrisch abgeleitete und durch SGD transportierte Nährstoffe auftretende Algenblüten vor Hawaii wahrscheinlich fördern (Smith et al. 2005; Amato et al. 2016). Gerade für tropische Riffe scheint SGD eine wesentliche Nährstoff- und Kohlenstoffquelle darzustellen. Der starke Einfluss von SGD in diesen tropischen Gebieten, lässt sich u.a. durch die oligotrophe Bedingungen erklären, die dazu führen, dass die Primärproduktion in Küstengewässern typischerweise durch niedrige Nährstoffkonzentrationen limitiert ist (Larned 1998; Downing et al. 1999; Kim et al. 2011). In tropischen und subtropischen Regionen verringert der Einfluss von terrestrischem Grundwasser jedoch auch häufig die Temperatur und die Salinität des küstennahen Wassers. Beispielsweise untersuchte Amato et al. (2018) die physiologischen Reaktionen zweier Rotalgenarten, und zwar der endemischen *Gracilaria coronopifolia*, sowie der entlang eines SGD-Gradienten vor Oahu (Hawaii). Es zeigte sich, dass die invasive Art *Gracilaria salicornia*, die extrem variable Temperatur, Nährstoffkonzentration und Salinität, die durch SGD verursacht wird, tolerieren konnte. Im Gegensatz dazu, erlitten 50% der nativen *G. coronipifolia*-Individuen an SGD-reichen Standorten Gewebeverluste oder starben ab. Dies führt vor Oahu zu einer Dominanz der invasiven Rotalgenart auf den küstennahen Riffen, während küstenfernere Riffe eine höhere Diversität an nativen Algenarten aufwiesen. Dies belegte eine durch SGD hervorgerufene starke Beeinflussung der Makrophytengemeinschaft. Die wenigen existierenden Studien, die den Einfluss von SGD auf Makrophytobenthos bisher untersuchten, wurden unter vollmarinen und oft oligotrophen Bedingungen durchgeführt. Im Gegensatz dazu muss im Fall der Ostsee ihr Brackwassercharakter besonders berücksichtigt werden. Die Ostsee vor Rostock befindet sich mit einer Salinität von ~ 12 im alpha-mesohalinen Bereich ($\sim 8-18$ PSU) und ist durch große natürliche Salinitätsschwankungen geprägt (Telesh et al. 2013). Das Untersuchungsgebiet vor dem Hütelmoor und auch die Vergleichsstandorte Hohe Düne und Kühlungsborn liegen im Bereich des *Horohalinikums* und damit schon in einer verarmten Artenzone (Schubert et al. 2011). Die hier gefundenen Arten indizieren, dass es sich um eine an Salinitätsschwankungen vorangepasste Flora handelt. Die an den untersuchten Standorten

vorkommenden Arten sind somit noch nicht an ihrer jeweiligen Salinitätsgrenze angelangt und die natürlichen großen Salinitätsschwankungen in diesem Bereich der Ostsee sind wahrscheinlich größer, als solche die durch SGD verursacht werden könnten. Auch die Nähe der Standorte zur Warnowmündung muss besonders berücksichtigt werden. Lange (2018) konnte zeigen, dass die Süßwasserflussfahne der Warnow, je nach Wind- und Wellenrichtung, bis zu den Untersuchungsgebieten vordringen kann und einen großen Einfluss auf das Salinitätsregime der gesamten Region nimmt. Es stellt sich weiterhin die Frage, warum es im Untersuchungsgebiet vor dem Hütelmoor zum Ausfall wesentlicher, Habitat-bildender Arten kommt. Die ebenfalls in der Ostsee vorkommende Art *Fucus serratus* erreicht bei dem Salinitätsregime vor Rostock ihre Toleranzgrenze und zeigt nach Kautsky et al. (2017) eine starke Brackwassersubmergenz. Auch das Vorkommen von Vertretern der Gattung *Laminaria* wird durch die niedrige Salinität in der süd-westlichen Ostsee bereits stark eingeschränkt. Beispielsweise lässt sich *Saccharina latissima* noch in geringen Dichten auf den natürlichen Riffstrukturen des FFH-Gebiets Adlergrund zwischen Rügen und Bornholm (Arkonabecken) vorfinden (Zettler und Gosselck 2006). Allerdings führt die niedrige Salinität hier bereits zu Zwergformen (Bartsch et al. 2008; Schubert und Schories 2008). Dahingegen liegen die Schwankungen im Salinitätsregime vor dem Hütelmoor im Toleranzbereich der Art *F. vesiculosus*. So zeigten Exemplare aus der nördlichen Ostsee auch bei einer Salinität von 6 noch eine positive Wachstumsbilanz (Russell 1988) und die nördliche geografische Verbreitungsgrenze in der Ostsee liegt erst bei einer Salinität von ~ 4 (HELCOM 2009). Auch für *F. evanescens* scheinen solche Salinitätsschwankungen tolerierbar zu sein, zumindest für das vegetative Stadium dieser Art (Romoth et al. 2019), auch wenn es durch verringerte Salinitäten zu einer Beeinträchtigung der sexuellen Reproduktion kommen könnte. Auf diese beiden Arten sollte SGD im Untersuchungsgebiet keinen Einfluss haben und erklärt nicht ihre Abwesenheit. Auch ein nennenswerter zusätzlicher Nährstoffeinfluss konnte am Standort Hütelmoor nicht nachgewiesen werden. Die großen intraspezifischen saisonalen Unterschiede in den $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werten der untersuchten Rotalgenarten resultieren vermutlich durch Abflussbedingte Schwankungen der Nährstoffe in der Wassersäule. Erschwerend kommt beim Versuch der Identifikation von Nährstoffquellen in Küstengewässern hinzu, dass diese in der Ostsee bereits starkem terrestrischem Einfluss unterliegen und stark von Eutrophierung betroffen sind.

Fazit und Ausblick

Die in der Ostsee herrschenden Gradienten machen sie zu einem sehr speziellen Lebensraum. Auch die vorliegende Arbeit verdeutlicht, dass die Salinität einen besonderen Faktor darstellt, an den sich die Makrophytobenthos-Gemeinschaften angepasst haben. Im vorliegenden Fall führte diese generelle Voranpassung an Salinitätsschwankungen im Endergebnis dazu, dass lokale Einflüsse vor dem Hintergrund der großräumigen Salzgehaltsschwankungen untergehen. Ein ähnliches Bild ergab sich für die Nährstoffakquise. Schon allein der Brackwassercharakter der Ostsee verdeutlicht den starken terrestrischen Einfluss über die hohen Zuflüsse von Land. In den eutrophen Küstengewässern der Mecklenburger Bucht war eine Trennung von Standorten anhand von stabilen C- und N-Isotopen im Gewebe von Makrophyten nicht möglich. Ferner schienen (mechanische) Störungen an den untersuchten Standorten dafür zu sorgen, dass sich kein typisches Phytal ausbilden konnte. Die Ergebnisse der Feldstudie deuteten stark darauf hin, dass es über den Jahresgang immer wieder zur Erfassung früher Sukzessionsstadien kam. Dies zeigte sich vor allem in der Dominanz von annuellen, filamentösen Arten und im weitgehenden Fehlen von mehrjährigen Algen, insbesondere Vertretern der Gattung *Fucus*. Dass dieser Ausfall von Arten nicht durch Schwankungen der Salinität verursacht wurde, zeigten die Akklimationsexperimente. Alle getesteten Arten waren gut an den herrschenden Salzgehalt sowie dessen Schwankungen an den Standorten angepasst. Es wurden keine Hinweise darauf gefunden, dass sich diese Arten bereits ihrer Akklimationsgrenze nähern. Für den Neophyten *F. evanescens* bedeutet dieses Ergebnis sogar, dass eine Einwanderung in die Zentrale Ostsee vermutlich nicht durch den Faktor Salinität begrenzt wird. Es lässt sich zusammenfassen, dass die untersuchten Standorte dieser Arbeit in einem Salinitätsbereich liegen, in welchem viele Arten schon ausgefallen sind und es sich bei den anwesenden Arten um angepasste Populationen handelt. Weitere Studien sollten an den Salinitäts-Verbreitungsgrenzen von Arten ansetzen und dort den Einfluss von submarinen Süßwassereinträgen untersuchen. Gerade solchen Grenzgebiete sind von besonderer Bedeutung, da die Arten dort schon an ihrer Akklimationsgrenze leben. So erreichen beispielsweise viele der Habitat-bildenden Kelp-Arten in der Ostsee ihre Verbreitungsgrenze, an der sie zuletzt ihre bestandsspezifische Funktion erfüllen, vor Kiel. Gerade hier könnten unter Umständen bereits minimalen Schwankungen der Salinität drastische Veränderungen in der Struktur des Makrophytobenthos auslösen.

Literatur

- Agardh, C. A. 1820. *Species algarum rite cognitae, cum synonymis, differentiis specificis et descriptionibus succinctis*. 1. Aufl. Lund: Gryphiswaldiae, Sumtibus Ernesti Mauritii.
- Amato, D., C. Smith und T. Duarte. 2018. Submarine Groundwater Discharge Differentially Modifies Photosynthesis, Growth, and Morphology for Two Contrasting Species of *Gracilaria* (Rhodophyta). *Hydrology* 5: 65.
- Amato, D., J. Bishop, C. Glenn, H. Dulai und C. Smith. 2016. Impact of submarine groundwater discharge on marine water quality and reef biota of Maui. *PLoS ONE* doi: 10.1371/journal.pone.0165825.
- Andersen, J., J. Carstensen, D. Conley, K. Dromph, V. Fleming-Lehtinen, B. Gustafsson, A. Josefson, A. Norkko, A. Villnäs und C. Murray. 2017. Long-term temporal and spatial trends in eutrophication status of the Baltic Sea. *Biological Reviews* 92: 135-149.
- Andersson, A., F. MacKenzie und A. Lerman. 2005. Coastal ocean and carbonate systems in the high CO₂ world of the anthropocene. *American Journal of Science* 305: 875-918.
- Appeltans, W., S. Ahyong, G. Anderson, M. Angel, T. Artois, N. Bailly, R. Bamber, A. Barber, I. Bartsch, A. Berta et al. 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology* 22: 2189-2202.
- Axelsson, L. und S. Beer. 2001. Carbon limitation. In *Algal Adaptation to Environmental Stresses*. Hrsg. L.C. Rai und J.P. Gaur. Berlin: Springer-Verlag. 21-43.
- Babin, M., D. Stramski, G. Ferrari, H. Claustre, A. Bricaud, G. Obolensky und N. Hoepffner. 2003. Variations in the light absorption coefficients of phytoplankton, nonalgal particles, and dissolved organic matter in coastal waters around Europe. *Journal of Geophysical Research* 108(4): 1-19.
- Bäck, S., J. Collins und G. Russell. 1992. Effects of Salinity on Growth of Baltic and Atlantic *Fucus vesiculosus*. *British Phycological Journal* 27: 39-47.
- Barr, N., B. Dudley, K. Rogers und C. Cornelisen. 2013. Broad-scale patterns of tissue- $\delta^{15}\text{N}$ and tissue-N indices in frondose *Ulva* spp.: Developing a national baseline indicator of nitrogen-loading for coastal New Zealand. *Marine Pollution Bulletin* 67: 203-216.
- Bartsch, I. und I. Tittley. 2004. The rocky intertidal biotopes of Helgoland: Present and past. *Helgoland Marine Research* 58: 289-302.

- Bartsch, I., C. Wiencke, K. Bischof, C. Buchholz, B. Buck, A. Eggert, P. Feuerpfeil, D. Hanelt, S. Jacobsen, R. Karenz et al. 2008. The genus *Laminaria* sensu lato: recent insights and developments. *European Journal of Phycology* 43(1): 1–86.
- Beilby, M., C. Cherry und V. Shepherd. 1999. Dual turgor regulation response to hypotonic stress in *Lamprothamnium papulosum*. *Plant, Cell and Environment* 22: 347–359.
- Benedetti-Cecchi, L. und F. Cinelli. 1993. Early patterns of algal succession in a midlittoral community of the Mediterranean sea: a multifactorial experiment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 169: 15–31.
- Berglund, B., P. Sandgren, L. Barnekow, G. Hannon, H. Jiang, G. Skog und S. Yu. 2005. Early Holocene history of the Baltic Sea, as reflected in coastal sediments in Blekinge, southeastern Sweden. *Quaternary International* 130: 111–139.
- Berglund, J., J. Mattila, O. Rönnerberg, J. Heikkilä und E. Bonsdorff. 2003. Seasonal and inter-annual variation in occurrence and biomass of rooted macrophytes and drift algae in shallow bays. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56 (5-6): 1167–1175.
- Bergström, L., A. Tatarenkov, K. Johannesson, R. Jönsson und L. Kautsky. 2005. Genetic and morphological identification of *Fucus radicans* sp. nov. (Fucales, Phaeophyceae) in the brackish Baltic Sea. *Journal of Phycology* 41: 1025–1038.
- Bisson, Mary A. und Gunter O. Kirst. 1995. Osmotic acclimation and turgor pressure regulation in algae. *Naturwissenschaften* 82: 461–471.
- Björck, S. 1995. A review of the history of the Baltic Sea, 13.0–8.0 ka BP. *Quaternary International* 27:19–40.
- Bleich, S., M. Powilleit, T. Seifert und G. Graf. 2011. β -diversity as a measure of species turnover along the salinity gradient in the Baltic Sea, and its consistency with the Venice System. *Marine Ecology Progress Series* 436: 101–118.
- Bode, A., M. Alvarez-Ossorio und M. Varela. 2006. Phytoplankton and macrophyte contributions to littoral food webs in the Galician upwelling estimated from stable isotopes. *Marine Ecology Progress Series* 318: 89–102.
- Bohne, B. und K. Bohne. 2008. Monitoring zum Wasserhaushalt einer auf litoralem Versumpfungsmoor gewachsenen Regenmoorkalotte- Beispiel Naturschutzgebiet „Hütelmoor“ bei Rostock. In *Südemann, O. : Aspekte der Geoökologie*. Berlin: Weißensee Verlag. 313–338.

- Bokn, T. und T. Lein. 1978. Long-term changes in furoid association of the inner Oslofjord, Norway. *Norwegian Journal of Botany* 25: 9–14.
- Boström, C., E. Bonsdorff, P. Kangas und A. Norkko. 2002. Long-term changes of a Brackish-water eelgrass (*Zostera marina* L.) Community indicate effects of coastal eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 795–804.
- Braune, W. und M. Guiry. 2011. *Seaweeds- A colour guide to common benthic green, brown and red algae of the world's oceans*. Ruggell: A.R.G. Ganter Verlag K.G.
- Brawley, S. 1992. Fertilization in natural populations of the dioecious brown alga *Fucus ceranoides* and the importance of the polyspermy block. *Marine Biology* 113: 145–157.
- Breitburg, D. 1985. Development of a subtidal epibenthic community: factors affecting species composition and the mechanisms of succession. *Oecologia* 65: 173–184.
- Brinson, M. und E. Matson. 1983. Carbon isotope distribution in the Pamlico River Estuary, North Carolina, and tributaries. *Estuaries* 6: 306.
- Burnett, W., H. Bokuniewicz, W. Moore und M. Taniguchi. 2003. Groundwater and porewater inputs to the coastal zone. *Biogeochemistry* 66: 3–33.
- Cederwall, H. und R. Elmgren. 1980. Biomass increase of benthic macrofauna demonstrates eutrophication of the Baltic Sea. *Ophelia* Suppl.1: 31–48.
- Cederwall, H. und R. Elmgren. 1990. Biological effects of eutrophication in the Baltic Sea, particularly the coastal zone. *Ambio* 19: 109–112.
- Chalmer, P. 1982. Settlement patterns of species in a marine fouling community and some mechanisms of succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 58: 73–85.
- Chambers, P. und E. Prepas. 1988. Underwater Spectral Attenuation and Its Effect on the Maximum Depth of Angiosperm Colonization. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1010–1017.
- Chambers, P. und J. Kalff. 1985. Depth Distribution and Biomass of Submersed Aquatic Macrophyte Communities in Relation to Secchi Depth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 701–709.
- Chang, C., P. McCormick, S. Newman und E. Elliott. 2009. Isotopic indicators of environmental change in a subtropical wetland. *Ecological Indicators* 9: 825–836.

- Church, J., N. White, C. Domingues, D. Monselesan und E. Miles. 2013. Sea-level and ocean heat-content change. *International Geophysics* 103: 697-725.
- Clarke, K. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.
- Clarke, K. und R. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd editio. Plymouth, UK.
- Cohen, R. und P. Fong. 2005. Experimental evidence supports the use of $\delta^{15}\text{N}$ content of the opportunistic green macroalga *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) to determine nitrogen sources to estuaries. *Journal of Phycology* 41: 287-293.
- Cole, M., K. Kroeger, J. McClelland und I. Valiela. 2005. Macrophytes as indicators of land-derived wastewater: Application of a $\delta^{15}\text{N}$ method in aquatic systems. *Water Resources Research* 41, W01014, doi:10.1029/2004WR003269.
- Connell, J. und R. Slatyer. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Cooper, L.. 1989. Patterns of carbon isotopic variability in eelgrass, *Zostera marina* L., from Izembek Lagoon, Alaska. *Aquatic Botany* 34: 329-339.
- Costanzo, S., M. O'Donohue, W. Dennison, N. Loneragan und M. Thomas. 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marine Pollution Bulletin* 42(2): 149-156.
- Cyberski, J. und A. Wróblewski. 2000. Riverine water inflows and the Baltic Sea water volume 1901-1990. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 4 (1): 1-11.
- Deines, P. 1980. The isotopic composition of reduced organic carbon. In *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*, Hrsg. P. Fritz und J. Fontes. Amsterdam: Elsevier. 329-406.
- Dethier, M., E. Sosik, A. Galloway, D. Duggins und C. Simenstad. 2013. Addressing assumptions: Variation in stable isotopes and fatty acids of marine macrophytes can confound conclusions of food web studies. *Marine Ecology Progress Series* 478: 1-14.
- Deutsch, B. 2005. *Identification and quantification of diffuse nitrogen inputs by means of stable nitrogen and oxygen isotopes in nitrate: Investigations in the Warnow River system*. Dissertationsschrift, Universität Rostock.

- Deutsch, B. und M. Voss. 2006. Anthropogenic nitrogen input traced by means of $\delta^{15}\text{N}$ values in macroalgae: Results from in-situ incubation experiments. *Science of the Total Environment* 366(2-3):799-808.
- Dietrich, A. und H. Schubert. 2017. *Fucus evanescens* or *Fucus edentatus*? Taxonomic problems with a non-indigenousspecies, which arrived at the coast of Mecklenburg-Vorpommern. *Rostock. Meeresbiol. Beitr.* 27: 117–126.
- Downing, J., M. McClain, R. Twilley, J. Melack, J. Elser, N. Rabalais, W. Lewis, R. Turner, J. Corredor, D. Soto, A. Yanez-Arancibia, J. Kopaska und R. Howarth. 1999. The impact of accelerating land-use change on the N-cycle of tropical aquatic ecosystems: Current conditions and projected changes. *Biogeochemistry* 46:109–148.
- Duarte, C.. 1991. Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40: 363–377.
- Duarte, C.. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41(1): 87-112.
- Duarte, C. und J. Kalff. 1987. Latitudinal influences on the Depths of Maximum Colonization and Maximum Biomass of Submerged Angiosperms in Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1759–1764.
- Ellawala, C., T. Asaeda und K. Kawamura. 2012. The effect of flow turbulence on growth, nutrient uptake and stable carbon and Nitrogen isotope signatures in *Chara fibrosa*. *Annales de Limnologie* 48 (3): 349–354.
- Elser, J., E. Marzolf und C. Goldman. 1990. Phosphorus and Nitrogen Limitation of Phytoplankton Growth in the Freshwaters of North America: A Review and Critique of Experimental Enrichments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47(7): 1468-1477.
- Elser, J., M. Bracken, E. Cleland, D. Gruner, S. Harpole, H. Hillebrand, J. Ngai, E. Seabloom, J. Shurin und J. Smith. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* 10(12): 1135-1142.
- Emerson, S. und J. Zedler. 1978. Recolonization of intertidal algae: An experimental study. *Marine Biology* 44: 315–324.
- Encarnação, J., F. Leitaó, P. Range, D. Pilo, A. Chícharo und L. Chícharo. 2015. Local and temporal variations in near-shore macrobenthic communities associated with submarine groundwater discharges. *Marine Ecology* 36: 926–941.

- Evans, R. 2001. Physiological mechanisms influencing plant nitrogen isotope composition. *Trends in Plant Science* 6(3):121-126.
- Faganeli, J., A. Malej, J. Pezdic und V. Malacic. 1988. C : N : P ratios and stable C isotopie ratios as indicators of sources of organic matter in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *Oceanologica Acta* 11(4): 377-382.
- Falkowski, P. und J. Raven. 2007. *Aquatic photosynthesis*. 2nd edn. Princeton New York: Princeton University Press.
- Feistel, R., G. Nausch und E. Hagen. 2006. Unusual Baltic inflow activity in 2002-2003 and varying deep-water properties. *Oceanologia* 48 (S): 21-35.
- Feistel, R., G. Nausch und N. Wasmund (Hrsg.). 2008. *State and Evolution of the Baltic Sea, 1952-2005: A Detailed 50-Year Survey of Meteorology and Climate, Physics, Chemistry, Biology, and Marine Environment*. Hoboken: Wiley-Interscience. 703 S.
- Fletcher, R. und M. Callow. 1992. The settlement, attachment and establishment of marine algal spores. *British Phycological Journal*. 27(3): 303-329.
- Fong, P. 2008. Macroalgal dominated ecosystems. In *Nitrogen in the marine environment*. Elsevier, 2. Auflage. 917-948.
- Foster, M. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine Biology* 32: 313-329.
- France, R. 1995. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography* 40 (7): 1310-1313.
- Fry, B. und E. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* 27:13-47.
- Gearing, J., P. Gearing, D. Rudnick, A. Requejo und M. Hutchins. 1984. Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48: 1089-1098.
- Gräwe, U., M. Naumann, V. Mohrholz und H. Burchard. 2015. Anatomizing one of the largest saltwater inflows into the Baltic Sea in December 2014. *Journal of Geophysical Research: Oceans* 120(11): 7676-7679.
- Greenacre, M.. 2016. Data reporting and visualization in ecology. *Polar Biology* 39: 2189-2205.
- Guildford, S. und R. Hecky. 2000. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? *Limnology and Oceanography* 45(6): 1213-1223.

- Guiry, M. und G. Guiry. 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org/>. Abgerufen am 06.08.2019.
- Gustafsson, B., F. Schenk, T. Blenckner, K. Eilola, M. Meier, B. Müller-Karulis, T. Neumann, T. Ruoho-Airola, O. Savchuk und E. Zorita. 2012. Reconstructing the development of baltic sea eutrophication 1850-2006. *Ambio* 41(6): 534-548.
- Gylle, M., C. Nygard und N. Ekelund. 2009. Desiccation and salinity effects on marine and brackish *Fucus vesiculosus*. *Phycologia* 48: 156–164.
- Hagen, E. und R. Feistel. 2005. Climatic turning points and regime shifts in the Baltic Sea region: The Baltic winter index (WIBIX) 1659-2002. *Boreal Environment Research* 10: 211–224.
- Hahn, J., S. Köhler, S. Glatzel und G. Jurasinski. 2015. Methane exchange in a coastal fen in the first year after flooding - A systems shift. *PLoS ONE* 10(10): e0140657.
- Haines, E.. 1976. Stable carbon isotope ratios in the biota, soils and tidal water of a Georgia salt marsh. *Estuarine and Coastal Marine Science* 4: 609–616.
- Haines, E. und C. Montague. 1979. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology* 60: 48–56.
- Hall, T.. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Handley, L. und J. Raven. 1992. The use of natural abundance of nitrogen isotopes in plant physiology and ecology. *Plant, Cell & Environment* 15(9): 965-985.
- Hänninen, J., I. Vuorinen und P. Hjelt. 2000. Climatic factors in the Atlantic control the oceanographic and ecological changes in the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 45(3): 703-710.
- Hansson, D., C. Eriksson, A. Omstedt und D. Chen. 2011. Reconstruction of river runoff to the Baltic Sea, AD 1500-1995. *International Journal of Climatology* 31(5): 696-703.
- Harlin, M. und J. Lindbergh. 1977. Selection of substrata by seaweeds: Optimal surface relief. *Marine Biology* 40(1): 33-40.
- Hawkins, S.. 1981. The influence of season and barnacles on the algal colonization of patella vulgata exclusion areas. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 62: 1–15.

- Heaton, T.. 1986. Isotopic studies of nitrogen pollution in the hydrosphere and atmosphere: A review. *Chemical Geology: Isotope Geoscience Section* 59: 87–102.
- Hecky, R. und P. Kilham. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography* 33(4):796-822.
- HELCOM (Helsinki Commission). 1986. Water Balance of the Baltic Sea- A Regional Cooperation Project of the Baltic Sea States International Summary Report. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 16: 1–97.
- HELCOM (Helsinki Commission). 2006. Development of tools for assessment of eutrophication in the Baltic Sea. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 104: 5-33.
- HELCOM (Helsinki Commission). 2009. Diversity in the Baltic Sea – An integrated thematic assessment on biodiversity and nature conservation in the Baltic Sea. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 116b: 8-58.
- HELCOM (Helsinki Commission). 2012. Checklist of Baltic Sea macro-species. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 130: 1–203.
- HELCOM (Helsinki Commission). 1998. Red List of marine and coastal biotopes and biotope complexes of the Baltic Sea, Belt Sea and Kattegat. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 75: 1-5.
- HELCOM (Helsinki Commission). 2013. Red List of Baltic Sea underwater biotopes, habitats and biotope complexes. *Baltic Sea Environmental Proceedings* 138: 1-49.
- Herlemann, D., M. Labrenz, K. Jürgens, S. Bertilsson, J. Waniek und A. Andersson. 2011. Transitions in bacterial communities along the 2000 km salinity gradient of the Baltic Sea. *ISME Journal* 5(10): 1571-1579.
- Herrera-Silveira, J. und S. Morales-Ojeda. 2009. Evaluation of the health status of a coastal ecosystem in southeast Mexico: Assessment of water quality, phytoplankton and submerged aquatic vegetation. *Marine Pollution Bulletin* 59(1-3): 72-86.
- Hoffmann, C.. 1932. Zur Frage der Osmotischen Zustandsgrößen bei Meeresalgen. *Planta* 17(4): 805-809.
- Hoffmann, C.. 1943. Der Salzgehalt des Seewassers als Lebensfaktor mariner Pflanzen. *Kieler Blätter: Veröffentlichungen der Wissenschaftlichen Akademie des NSD* 3: 160–176.
- Högberg, P.. 1997. ¹⁵N natural abundance in soil – plant systems. *New Phytologist* 137(2): 179-203.

- Hop, H., C. Wiencke, B. Vögele und N. Kovaltchouk. 2012. Species composition, zonation, and biomass of marine benthic macroalgae in Kongsfjorden, Svalbard. *Botanica Marina* 55: 399-414.
- Horrigan, S., J. Nevins, J. McCarthy, H. Ducklow, R. Goericke und T. Melone. 1990. Nitrogenous nutrient transformations in the spring and fall in the Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30: 369-391.
- Ikels, L. 2011. *Bodenwasserhaushalt einer Salzwiese der Vorpommerschen Boddenlandschaft unter sich verändernden Klimabedingungen*. Dissertationsschrift, Technische Universität Berlin.
- Jansson, AM. und N. Kautsky. 1977. Quantitative Survey of Hard Bottom Communities in a Baltic Archipelago. *Biology of Benthic Organisms*: 359-366.
- Jerlov, N.. 1976. *Marine Optics*. 2. Auflage. Amsterdam: Elsevier Scientific Publications.
- Johannes, R. 1980. The Ecological Significance of the Submarine Discharge of Groundwater. *Marine Ecology Progress Series* 3: 365-373.
- Johannesson, K., D. Johansson, K. Larsson, C. Huenchunir, J. Perus, H. Forslund, L. Kautsky und R. Pereyra. 2011. Frequent clonality in fucoids (*Fucus radicans* and *Fucus vesiculosus*; Fucales, Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *Journal of Phycology* 47(5): 990-998.
- Johansson, M., H. Pellikka, K. Kahma und K. Ruosteenoja. 2014. Global sea level rise scenarios adapted to the Finnish coast. *Journal of Marine Systems* 129: 35-46.
- Johnston, A., S. Maberly und J. Raven. 1992. The acquisition of inorganic carbon by four red macroalgae. *Oecologia* 92: 317-326.
- Jolliffe, E. und B. Tregunna. 1970. Studies on HCO_3^- ion uptake during photosynthesis in benthic marine algae. *Phycologia* 9: 293-303.
- Jones, A., M. O'Donohue, J. Udy und W. Dennison. 2001. Assessing ecological impacts of shrimp and sewage effluent: Biological indicators with standard water quality analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52: 91-109.
- Joosten, H. 2009. The Global Peatland CO_2 picture. Peatland status and drainage related emissions in all countries of the world. *Wetlands International* 36: 3-9.

- Jurasinski, G., M. Janssen, M. Voss, M. Böttcher, M. Brede, H. Burchard, S. Forster, L. Gosch, U. Gräwe, S. Gründling-Pfaff et al. 2018. Understanding the Coastal Ecocline: Assessing Sea-Land Interactions at Non-tidal, Low-Lying Coasts Through Interdisciplinary Research. *Frontiers in Marine Science* 5: Artikel 342.
- Kaiser, M und M. Attrill. 2011. *Marine Ecology: Processes, Systems, and Impacts*. 2. Auflage. Oxford NY: Oxford University Press. 33-89.
- Kautsky, H.. 1989. Quantitative distribution of plant and animal communities of the phytobenthic zone in the Baltic Sea. *Contributions from the Askö Laboratory, Stockholm University* 35: 1-80.
- Kautsky, H.. 1991. Influence of Eutrophication on the Distribution of Phytobenthic Plant and Animal Communities. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 76(3): 423-432.
- Kautsky, H., G. Martin und P. Snoeijs-Leijonmalm. 2017. The phytobenthic zone. In *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Snoeijs-Leijonmalm, P., Schubert, H., Radziejewska, T. (Hrsg.), Dordrecht: Springer. 387-457.
- Kautsky, N., H. Kautsky, U. Kautsky und M. Waern. 1986. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 28: 1-8.
- Kendall, C., S. Silva und V. Kelly. 2001. Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States. *Hydrological Processes* 15(7): 1301-1346.
- Kerby, N. und J. Raven. 1985. Transport and Fixation of Inorganic Carbon by Marine Algae. *Advances in Botanical Research* 11: 71-123.
- Khlebovich, V.. 1968. Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters. *Marine Biology* 2(1): 47-49.
- Kiirikki, M. und A. Lehvo. 1997. Life strategies of filamentous algae in the northern baltic proper. *Sarsia* 82: 259-267.
- Kim, G., JS. Kim und DW. Hwang. 2011. Submarine groundwater discharge from oceanic islands standing in oligotrophic oceans: Implications for global biological production and organic carbon fluxes. *Limnology and Oceanography* 56(2): 673-682.
- Kinne, O.. 1971. *Marine Ecology*. 1. Auflage. Kinne, O. (Hrsg.). London: Wiley Interscience. 705-820.

- Kirk, John T.O. 2010. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. 3. Auflage. Cambridge: Cambridge University Press. 50-61.
- Kirst, G.. 1990. Salinity Tolerance of Eukaryotic Marine Algae. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 40: 21-53.
- Klughammer, C. und U. Schreiber. 2008. Complementary PS II quantum yields calculated from simple fluorescence parameters measured by PAM fluorometry and the Saturation Pulse method. *PAM Application Notes* 1: 27–35.
- Koch, M., F. Koebsch, J. Hahn und G. Jurasinski. 2017. From meadow to shallow lake: Short-term secondary succession after rewetting of a coastal fen. *Mires & Peat* 19: 1–17.
- Koebsch, F., S. Glatzel und G. Jurasinski. 2013. Vegetation controls methane emissions in a coastal brackish fen. *Wetlands Ecology and Management* 21: 323–337.
- Koebsch, F., S. Glatzel, J. Hofmann, I. Forbrich und G. Jurasinski. 2013. CO₂ exchange of a temperate fen during the conversion from moderately rewetting to flooding. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 118: 940–950.
- Kornmann, P. und P. Sahling. 1977. Meeresalgen von Helgoland- Benthische Grün-, Braun- und Rotalgen. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 29(1-2): 1-289.
- Korth, F., B. Deutsch, C. Frey, C. Moros und M. Voss. 2014. Nitrate source identification in the Baltic Sea using its isotopic ratios in combination with a Bayesian isotope mixing model. *Biogeosciences* 11: 4913–4924.
- Kotwicki, L., K. Grzelak, M. Czub, O. Dellwig, T. Gentz, B. Szymczycha und M. Böttcher. 2014. Submarine groundwater discharge to the Baltic coastal zone: Impacts on the meiofaunal community. *Journal of Marine Systems* 129: 118–126.
- Kreitler, C. und L. Browning. 1983. Nitrogen-isotope analysis of groundwater nitrate in carbonate aquifers: Natural sources versus human pollution. *Journal of Hydrology* 61: 285–301.
- Kreuzburg, M., M. Ibenthal, M. Janssen, G. Rehder, M. Voss, M. Naumann und P. Feldens. 2018. Sub-marine Continuation of Peat Deposits From a Coastal Peatland in the Southern Baltic Sea and its Holocene Development. *Frontiers in Earth Science* 6: Artikel 103.
- Kübler, J. und J. Raven. 1994. Consequences of light limltation for carbon acquisition in three rhodophytes. *Marine Ecology Progress Series* 110: 202–209.

- Kumar, S., G. Stecher und K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular biology and evolution* 33: 1870–1874.
- Küster, A., R. Schaible und H. Schubert. 2004. Light acclimation of photosynthesis in three charophyte species. *Aquatic Botany* 79: 111–204.
- Lackschewitz, D., K. Reise und C. Buschbaum. 2013. *Neobiota. Monitoring und Bewertung des Benthos, der Lebensraumtypen/ Biotope und der Gebietsfremden Arten (Cluster 4, Benthosmonitoring, Synthetischer Jahresbericht)*.
- Lackschewitz, D., K. Reise, C. Buschbaum und R. Karenz. 2014. Neobiota in deutschen Küstengewässern- Eingeschleppte und kryptogene Tier- und Pflanzenarten an der deutschen Nord- und Ostseeküste. *Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume Schleswig-Holstein*.
- Lampe, R., M. Naumann, H. Meyer, W. Janke und R. Ziekur. 2011. Holocene Evolution of the Southern Baltic Sea Coast and Interplay of Sea-Level Variation, Isostasy, Accommodation and Sediment Supply: 10.1007/978-3-642-17220-5_12.
- Lange, Xaver. 2018. *The impact of wind forcing on estuarine circulation*. Dissertationsschrift, Universität Rostock.
- Lange, X. und H. Burchard. 2019. The Relative Importance of Wind Straining and Gravitational Forcing in Driving Exchange Flows in Tidally Energetic Estuaries. *Journal of Physical Oceanography* 49: 723-736.
- Lapointe, B., J. O'Connell und G. Garrett. 1990. Nutrient couplings between on-site sewage disposal systems, groundwaters, and nearshore surface waters of the Florida Keys. *Biogeochemistry* 10(3): 289-307.
- Lappalainen, J., E. Virtanen, K. Kallio, S. Junttila und M. Viitasalo. 2019. Substrate limitation of a habitat-forming genus *Fucus* under different water clarity scenarios in the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 218: 31-38.
- Larned, S.. 1998. Nitrogen- versus phosphorus-limited growth and sources of nutrients for coral reef macroalgae. *Marine Biology* 132(3): 409-421.
- Larsen, A. und K. Sand-Jensen. 2006. Salt tolerance and distribution of estuarine benthic macroalgae in the Kattegat–Baltic Sea area. *Phycologia* 45(1): 13-23.
- Larsson, C. und L. Axelsson. 1999. Bicarbonate uptake and utilization in marine macroalgae. *European Journal of Phycology* 34: 79–86.

- Lass, H. und L. Magaard. 1996. Wasserstandsschwankungen und Seegang. In *Meereskunde der Ostsee*, Berlin: Springer Berlin Heidelberg. 68–74.
- Lass, H. und W. Matthäus. 2008. General Oceanography of the Baltic Sea. In *State and Evolution of the Baltic Sea, 1952-2005: A Detailed 50-Year Survey of Meteorology and Climate, Physics, Chemistry, Biology, and Marine Environment*. Feistel, R., Nausch, G., Wasmund, N. (Hrsg.). Hoboken: Wiley-Interscience. 5–43.
- Lemesle, S., I. Mussio, A. Rusig, F. Menet-Nédélec und P. Claquin. 2015. Impact of seaweed beachings on dynamics of $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures in marine macroalgae. *Marine Pollution Bulletin* 97: 241–254.
- Lemesle, S., A. Erraud, I. Mussio, A. Rusig und P. Claquin. 2016. Dynamics of $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures of different intertidal macroalgal species: Assessment of bioindicators of N sources in coastal areas. *Marine Pollution Bulletin* 110: 470–483.
- Levinton, J.. 2011. *Marine biology: Function, biodiversity, ecology*. Internationale 3. Auflage. New York-Oxford: Oxford University Press. 309–320.
- Librado, P. und J. Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452.
- Luhtala, H., H. Tolvanen und R. Kalliola. 2013. Annual spatio-temporal variation of the euphotic depth in the SW-Finnish archipelago, Baltic Sea. *Oceanologia* 55: 359–373.
- Luhtala, H., N. Kulha, H. Tolvanen und R. Kalliola. 2016. The effect of underwater light availability dynamics on benthic macrophyte communities in a Baltic Sea archipelago coast. *Hydrobiologia* 776(1): 277–291.
- Lund, S. 1949. Immigration of algae into Danish waters. *Nature* 164: 616.
- LUNG (Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie). 2015. *Das Landesmessnetz zur Güteüberwachung des Grundwassers in Mecklenburg-Vorpommern- Untersuchungsergebnisse 2007-2013 und Bewertung des chemischen Zustandes*.
- Lüning, Klaus. 1985. *Meeresbotanik: Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen*. Stuttgart- New York: Georg Thieme Verlag. 208–237.
- Maberly, S.. 1990. Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae. *Journal of Phycology* 26: 439–449.

- MacKenzie, B. und D. Schiedek. 2007. Long-term sea surface temperature baselines-time series, spatial covariation and implications for biological processes. *Journal of Marine Systems* 68: 405-420.
- Macknight, A.. 1994. Principles of cell volume regulation. *Renal physiology and biochemistry* 11(3-5): 114-141.
- Maczassek, K. 2009. *Germination of the bladder wrack Fucus vesiculosus L. under thermal and salinity stress (2008/2009)*. Flintbek-Kiel: Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und Ländliche Räume. 1-34.
- Malm, T., L. Kautsky und R. Engkvist. 2001. Reproduction, recruitment and geographical distribution of *Fucus serratus* L. in the Baltic sea. *Botanica Marina* 44: 101–108.
- Malm, T. und M. Isaeus. 2005. Distribution of macroalgal communities in the central Baltic Sea. *Annales Botanici Fennici*. 42: 257-266.
- Matthäus, W.. 2006. The history of investigation of salt water inflows into the Baltic Sea - from the early beginning to recent results. *Meereswissenschaftliche Berichte Marine Science Reports* 65: 3-65.
- Mattsson, J.. 1996. Some comments on the barotropic flow through the Danish Straits and the division of the flow between the Belt Sea and the Öresund. *Tellus, Series A: Dynamic Meteorology and Oceanography* 48(3): 456-464.
- Matuszak, A., C. Voigt, I. Storch, H. Bauer und P. Quillfeldt. 2011. Depth-specific and spatiotemporal variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in Charophytes of Lake Constance: Implications for food web studies. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 25 (14): 2089–2094.
- Mayr, C., F. Günter, V. Haeussermann, A. Wunderlich, J. Grau, M. Zieringer und A. Altenbach. 2011. Stable isotope variability in a chilean fjord food web: Implications for N- and C-cycles. *Marine Ecology Progress Series* 428: 89–104.
- McClelland, J. und I. Valiela. 1998. Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnology and Oceanography* 42: 577–585.
- McMillan, C., P. Parker und B Fry. 1980. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in seagrasses. *Aquatic Botany* 9: 237–249.
- Middelboe, A. und S. Markager. 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 37: 553–568.

- Miegel, K., T. Graeff, B. Selle, T. Salzmänn, C. Franck und A. Bronstert. 2016. Untersuchung eines renaturierten Niedermoores an der mecklenburgischen Ostseeküste – Teil I: Systembeschreibung und hydrologische Grundcharakterisierung. *Hydrologie und Wasserbewirtschaftung* 60 (4): 242–258.
- MLU MV (Ministerium für Landwirtschaft und Umwelt Mecklenburg Vorpommern). 2009. *Konzept zum Schutz und zur Nutzung von Mooren. Fortschreibung des Konzeptes zur Bestandssicherung und zur Entwicklung der Moore*. Schwerin.
- Munda, I. 1978. Salinity Dependent Distribution of Benthic Algae in Estuarine Areas of Icelandic Fjords. *Botanica Marina* 21: 451–468.
- Munda, I. und B. Kremer. 1997. Morphological variation and population structure of *Fucus* spp. (Phaeophyta) from Helgoland. *Nova Hedwigia* 78(3): 985–1001.
- Munda, I. 2004. The Structure and Distribution of Fucacean Associations in the Icelandic Coastal Area. *Acta Botanica Islandica* 4: 103–159.
- Nausch, G., A. Bachor, T. Petenati, J. Voss und M. Von Weber. 2011. Nährstoffe in den deutschen Küstengewässern der Nord- und Ostsee und angrenzenden Gebieten. *Meeresumwelt Aktuell Nord- und Ostsee*: 1–16.
- Neiva, J., G. Pearson, M. Valero und E. Serrão. 2010. Surfing the wave on a borrowed board: Range expansion and spread of introgressed organellar genomes in the seaweed *Fucus ceranoides* L. *Molecular Ecology* 19: 4812–4822.
- Nellen, U. 1966. Über den Einfluß des Salzgehaltes auf die photosynthetische Leistung verschiedener Standortformen von *Delesseria sanguinea* und *Fucus serratus*. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen* 13: 288–313.
- Nerem, R., B. Beckley, B. Hamlington, D. Masters und G. Mitchum. 2018. Climate-change-driven accelerated sea-level rise detected in the altimeter era. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115(9): 2022–2025.
- Nielsen, R., A. Kristiansen, L. Mathiesen und H. Mathiesen. 1995. Distributional index of the benthic macroalgae of the Baltic Sea area. *Acta Botanica Fennica* 155.
- Nienhuis, P. 1969. The Significance of the Substratum for Intertidal Algal Growth on the Artificial Rocky Shore of the Netherlands. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 54(2): 207–215.
- Nixon, S. 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41(1): 199–219.

- Nowak, P.. 2015. *Artkonzepte bei Makroalgen - Anwendbarkeit genetischer Methoden zur Unterstützung morphologischer Artabgrenzungen an den Gattungen Chara und Fucus*. Dissertationsschrift, Universität Rostock.
- Nygård, C. und N. 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.
- Nygard, C. und M. Dring. 2008. Influence of salinity, temperature, dissolved inorganic carbon and nutrient concentration on the photosynthesis and growth of *Fucus vesiculosus* from the Baltic and Irish Seas. *European Journal of Phycology* 43(3): 253-262.
- O'Leary, M.. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20(4): 553-567.
- Oakes, J. und B. Eyre. 2015. Wastewater nitrogen and trace metal uptake by biota on a high-energy rocky shore detected using stable isotopes. *Marine Pollution Bulletin* doi: 10.1016/j.marpolbul.2015.08.013.
- Oakes, Joanne & Eyre, Bradley. (2015). Wastewater nitrogen and trace metal uptake by biota on a high-energy rocky shore detected using stable isotopes. *Marine Pollution Bulletin* 100(1): 406-413.
- Ochoa-Izaguirre, M. und M. Soto-Jiménez. 2015. Variability in nitrogen stable isotope ratios of macroalgae: Consequences for the identification of nitrogen sources. *Journal of Phycology* 51: 46-65.
- Orlandi, L., F. Bentivoglio, P. Carlino, E. Calizza, D. Rossi, M. Costantini und L. Rossi. 2014. $\delta^{15}\text{N}$ variation in *Ulva lactuca* as a proxy for anthropogenic nitrogen inputs in coastal areas of Gulf of Gaeta (Mediterranean Sea). *Marine Pollution Bulletin* 84: 76-82.
- Osmond, C., N. Valaane, S. Haslam, P. Uotila und Z. Roksandic. 1981. Comparisons of $\delta^{13}\text{C}$ values in leaves of aquatic macrophytes from different habitats in Britain and Finland; some implications for photosynthetic processes in aquatic plants. *Oecologia* 50: 117-124.
- Ostrom, N., S. Macko, D. Deibel und R. Thompson. 1997. Seasonal variation in the stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry of a coastal cold ocean environment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61: 2929-2942.
- Paavola, M., S. Olenin und E. Leppäkoski. 2005. Are invasive species most successful in habitats of low native species richness across European brackish water seas? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64(4): 738-750.
- Pankow, H., V. Kell, N. Wasmund und B. Zander. 1990. *Ostsee-Algenflora*. Jena: Gustav Fischer Verlag.

- Pearson, G., L. Kautsky und E. Serrao. 2000. Recent evolution in Baltic *Fucus vesiculosus*: Reduced tolerance to emersion stresses compared to intertidal (North Sea) populations. *Marine Ecology Progress Series* 202: 67-79.
- Pedersén, M. und P. Snoeijs. 2001. Patterns of macroalgal diversity, community composition and long-term changes along the swedish west coast. *Hydrobiologia* 459(1-3): 83-102.
- Pedersen, M. und J. Borum. 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* 142: 261-272.
- Pérez-Mayorga, D., L. Ladah, J. Zertuche, J. Leichter, A. Filonov und M. Lavín. 2011. Nitrogen uptake and growth by the opportunistic macroalga *Ulva lactuca* (Linnaeus) during the internal tide. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 406: 108-115.
- Peterson, B., R. Howarth, F. Lipschultz und D. Ashendorf. 1980. Salt Marsh Detritus: An Alternative Interpretation of Stable Carbon Isotope Ratios and the Fate of *Spartina alterniflora*. *Oikos* 34: 173-177.
- Porra, R., W. Thompson und P. Kriedemann. 1989. Determination of Accurate Extinction Coefficients and Simultaneous-Equations for Assaying Chlorophyll-a and Chlorophyll-b Extracted with 4 Different Solvents - Verification of the Concentration of Chlorophyll Standards by Atomic-Absorption Spectroscopy. *Biochimica et biophysica acta* 975: 384-394.
- Powell, H.. 1957a. Studies in the Genus *Fucus* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 36: 663-693.
- Powell, H.. 1957b. Studies in the genus *Fucus* L. I. *Fucus distichus* L. Emend. Powell. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 36: 407-432.
- Provoost, P., S. Van Heuven, K. Soetaert, R. Laane und J. Middelburg. 2010. Seasonal and long-term changes in pH in the Dutch coastal zone. *Biogeosciences* 7: 3869-3878.
- Raimonet, M., G. Guillou, F. Mornet und P. Richard. 2013. Macroalgae $\delta^{15}\text{N}$ values in well-mixed estuaries: Indicator of anthropogenic nitrogen input or macroalgae metabolism? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 119: 126-138.
- Raven, J. und C. Osmond. 2006. Inorganic C acquisition processes and their ecological significance in inter- and sub-tidal macroalgae of North Carolina. *Functional Ecology* 6: 41-47.

- Raven, J.. 1997. Putting the C in phycology. *European Journal of Phycology* 32: 319–333.
- Raven, J., M. Giordano, J. Beardall und S. Maberly. 2012. Algal evolution in relation to atmospheric CO₂: Carboxylases, carbon-concentrating mechanisms and carbon oxidation cycles. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 367:493–507.
- Reinke, J.. 1889. *Algenflora der westlichen Ostsee deutschen Anteils. IV. Bericht der Commission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel*. Parey, Berlin.
- Remane, A. 1934. Die Brackwasserfauna. *Zoologischer Anzeiger* 77: 34–74.
- Remane, A. 1955. Die Brackwasser-Submergenz und die Umkomposition der Coenosen in Belt- und Ostsee. *Kieler Meeresforschungen* 11: 59–73.
- Remmert, H.. 1968. Über die Besiedlung des Brackwasserbeckens der Ostsee durch Meerestiere unterschiedlicher ökologischer Herkunft. *Oecologia* 1(4): 296–303.
- Rice, E. und A. Chapman. 1985. A numerical taxonomic study of *Fucus distichus* (phaeophyta). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 65: 433–459.
- Rice, E., T. Kenchington und A. Chapman. 1985. Intraspecific geographic-morphological variation patterns in *Fucus distichus* and *F. evanescens*. *Marine Biology* 88: 207–215.
- Du Rietz, GE. 1930. *Algbälten och vattenstandsväxlingar vid svenska Östersjökusten*. Botanisk Notiser.
- Romoth, K., P. Nowak, D. Kempke, A. Dietrich, C. Porsche und H. Schubert. 2019. Acclimation limits of *Fucus evanescens* along the salinity gradient of the southwestern Baltic Sea. *Botanica Marina* 62: 31–42.
- Russell, G. 1985. Recent evolutionary changes in the algae of the Baltic Sea. *British Phycological Journal* 20: 87–104.
- Russell, G. 1988. The seaweed flora of a young semi-enclosed sea: The Baltic. Salinity as a possible agent of flora divergence. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 42(2): 243–250.
- Russell, K., J. Galloway, S. MacKo, J. Moody und J. Scudlark. 1998. Sources of nitrogen in wet deposition to the Chesapeake bay region. *Atmospheric Environment* 32: 2453–2465.
- Ruuskanen, A. und S. Bäck. 1999. Morphological variation of northern baltic sea *Fucus vesiculosus* L. *Ophelia* 50: 43–59.

- Sackett, W., T. Netratanawong und E. Holmes. 1997. Carbon-13 variations in the dissolved inorganic carbon in estuarine waters. 24: 21–24.
- Savage, C.. 2005. Tracing the Influence of Sewage Nitrogen in a Coastal Ecosystem Using Stable Nitrogen Isotopes. *AMBIO: A Journal of the Human Environment* 34(2): 145-150.
- Savage, C. und R. Elmgren. 2004. Macroalgal (*Fucus vesiculosus*) $\delta^{15}\text{N}$ values trace decrease in sewage influence. *Ecological Applications* 14(2): 517-526.
- Schell, D.. 1983. Carbon-13 and carbon-14 abundances in Alaskan aquatic organisms: delayed production from peat in Arctic food webs. *Science* 219: 1068–1071.
- Schiewer, U.. 2008. *Ecology of Baltic Coastal Waters*. Ecological. Hrsg. Ullrich Schiewer. Berlin-Heidelberg: Springer-Verlag.
- Schlüter, M., E. Sauter, C. Andersen, H. Dahlgaard und P. Dando. 2004. Spatial distribution and budget for submarine groundwater discharge in Eckernförde Bay (Western Baltic Sea). *Limnology and Oceanography* 49(1): 157-167.
- Schories, D., U. Selig und H. Schubert. 2009. Species and synonym list of the German marine macroalgae based on historical and recent records. *Rostock.Meeresbiolog.Beitr.* 21: 7–135.
- Schories, D. und G. Niedzwiedz. 2012. Precision, accuracy, and application of diver-towed underwater GPS receivers. *Environmental Monitoring and Assessment* 184(4): 2359–2372.
- Schramm, W. 1996. Pflanzen. In *Meereskunde der Ostsee*, Hrsg. Gerhard Rheinheimer. Berlin-Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. 202–209.
- Schubert, H. und D. Schories. 2008. Macrophytobenthos. In *State and Evolution of the Baltic Sea 1952-2005: a detailed 50-year survey of meteorology and climate, physics, chemistry, biology, and marine environment*. Feistel, R., Nausch, G. und Wasmund, N. (Hrsg.). Hoboken-New Jersey: Wiley & Sons Inc. 483–516.
- Schubert, H., P. Feuerpfeil, R. Marquardt, I. Telesh und S. Skarlato. 2011. Macroalgal diversity along the Baltic Sea salinity gradient challenges Remane's species-minimum concept. *Marine Pollution Bulletin* 62: 1948–1956.
- Schubert, H., D. Schories, B. Schneider und U. Selig. 2017. Brackish water as an environment. In *Biological Oceanography of the Baltic Sea*, Snoeijers-Leijonmalm, P., Schubert, H., Radziejewska, T. (Hrsg.). Dordrecht: Springer. 3–22.

- Schubert, P., R. Karez, T. Reusch und J. Dierking. 2013. Isotopic signatures of eelgrass (*Zostera marina* L.) as bioindicator of anthropogenic nutrient input in the western Baltic Sea. *Marine Pollution Bulletin* 72(1): 64-70.
- Schueller, G. und A. Peters. 1994. Arrival of *Fucus evanescens* (Phaeophyceae) in Kiel Bight (Western Baltic). *Botanica Marina* 37: 471-478.
- Schumann, R., H. Baudler, Ä Glass, K. Dümcke und U. Karsten. 2006. Long-term observations on salinity dynamics in a tideless shallow coastal lagoon of the Southern Baltic Sea coast and their biological relevance. *Journal of Marine Systems* 60(3): 330-334.
- Schwarz, A., I. Hawes und H. Williams. 1996. The role of photosynthesis/light relationships in determining lower depth limits of Characeae in South Island, New Zealand lakes. *Freshwater Biology* 35: 69-80.
- Schwarz, J., P. Kowalczyk, S. Kaczmarek, G. Cota, B. Mitchell, M. Kahru, A. Cunningham, F. Chavez, D. McKee, P. Gege et al.. 2002. Two models for absorption by coloured dissolved organic matter (CDOM). *Oceanologia* 44: 209-241.
- Schwenke, H.. 1996. Phytobenthos. In *Meereskunde der Ostsee*. Rheinheimer, G. (Hrsg.). Berlin-Heidelberg: Springer. 163-172.
- Selig, U., D. Schories, C. Pehlke und H. Schubert. 2008. Bewertungsverfahren für die biologische Qualitätskomponente „Makroalgen und Angiospermen“ an der deutschen Ostseeküste. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 20: 25-44.
- Serisawa, Y., S. Taino, M. Ohno und Y. Aruga. 1998. Succession of seaweeds on experimental plates immersed during different seasons in Tosa Bay, Japan. *Botanica Marina* 41: 321-328.
- Serrão, E., L. Kautsky und S. Brawley. 1996. 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.
- Sherr, E.. 1982. Carbon isotope composition of organic seston and sediments in a Georgia salt marsh estuary. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 46: 1227-1232.
- Simmons, H.. 1889. Algologiska notiser. II. Einige Algenfunde bei Drøbak. *Botaniska Notiser*.
- Smith, B. und S. Epstein. 1970. Biogeochemistry of the Stable Isotopes of Hydrogen and Carbon in Salt Marsh Biota. *Plant Physiology* 46: 738-742.
- Smith, B. und S. Epstein. 1971. Two categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology* 47: 380-384.

- Smith, J., J. Runcie und C. Smith. 2005. Characterization of a large-scale ephemeral bloom of the green alga *Cladophora sericea* on the coral reefs of West Maui, Hawai'i. *Marine Ecology Progress Series* 302: 77-91.
- Smith, V., G. Tilman und J. Nekola. 1999. Eutrophication: Impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100: 179-196.
- Snøeijls-Leijonmalm, P. und E. Andren. 2017. Why is the baltic sea so special to live in? In *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Snøeijls-Leijonmalm, P., Schubert, H., Radziejewska, T. (Hrsg.), Dordrecht: Springer. 23-87.
- Snøeijls, P., M. Klenell, K. Choo, I. Comhaire, S. Ray, M. Pedersen. 2002. Strategies for carbon acquisition in the red marine macroalga *Coccotylus truncatus* from the Baltic Sea. *Marine Biology* 140: 435-44.
- Sousa, W.. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918-1935.
- Sousa, W.. 1979. Experimental Investigations of Disturbance and Ecological Succession in a Rocky Intertidal Algal Community. *Ecological Monographs* 49: 227-254.
- Steinhagen, S. und F. Weinberger. 2017. *Ulva und ähnlich aussehende Grünalgen an Schleswig-Holsteins Küsten- Eine Bestimmungshilfe*. Kiel.
- Stengel, D. und M. Dring. 1998. Seasonal variation in the pigment content and photosynthesis of different thallus regions of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyta) in relation to position in the canopy. *Phycologia* 37(4): 259-268.
- Strong, J. und M. Dring. 2011. Macroalgal competition and invasive success: Testing competition in mixed canopies of *Sargassum muticum* and *Saccharina latissima*. *Botanica Marina* 54(3): 223-229.
- Surif, M. und J. Raven. 1989. Exogenous inorganic carbon sources for photosynthesis in seawater by members of the Fucales and the Laminariales (Phaeophyta): ecological and taxonomic implications. *Oecologia* 78: 97-105.
- Swart, P., S. Evans, T. Capo und M. Altabet. 2014. The fractionation of nitrogen and oxygen isotopes in macroalgae during the assimilation of nitrate. *Biogeosciences* 11: 6147-6157.
- Szymczycha, B., S. Vogler und J. Pempkowiak. 2012. Nutrient fluxes via submarine groundwater discharge to the Bay of Puck, southern Baltic Sea. *Science of the Total Environment* 438: 86-93.

- Tan, F. und P. Strain. 1979. Organic carbon isotope ratios in recent sediments in the St Lawrence Estuary and the Gulf of St Lawrence. *Estuarine and Coastal Marine Science* 8: 213–225.
- Tatarenkov, A., L. Bergström, R. Jönsson, E. Serrão, L. Kautsky und K. Johannesson. 2005. Intriguing asexual life in marginal populations of the brown seaweed *Fucus vesiculosus*. *Molecular Ecology* 14: 647–651.
- Telesh, I., H. Schubert und S. Skarlato. 2013. Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 135: 317–327.
- Telesh, I. und V. Khlebovich. 2010. Principal processes within the estuarine salinity gradient: A review. *Marine Pollution Bulletin* 61: 149–155.
- Telesh, I., H. Schubert und S. Skarlato. 2011a. Protistan diversity does peak in the horohalimum of the Baltic Sea: Reply to Ptacnik et al. (2011). *Marine Ecology Progress Series* 432: 293–297.
- Telesh, I., H. Schubert und S. Skarlato. 2011b. Revisiting Remane's concept: Evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohalimum of the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 432: 293–297.
- Thäns, M. 2012. *Sommerliche Nährstoffdynamik von Stickstoff- und Phosphorverbindungen eines eutrophierten Ostseezuflusses am Beispiel des Warnowästuars*. Diplomarbeit, Universität Rostock.
- The BACC II Author Team (Hrsg.). 2015. *Second Assessment of Climate Change for the Baltic Sea Basin. Regional Climate Studies*. Berlin: Springer.
- Thornber, C., P. DiMilla, S. Nixon und R. McKinney. 2008. Natural and anthropogenic nitrogen uptake by bloom-forming macroalgae. *Marine Pollution Bulletin* 56: 261–269.
- Torn, K., G. Martin und T. Paalme. 2006. Seasonal changes in biomass, elongation growth and primary production rate of *Chara tomentosa* in the NE Baltic Sea. *Annals of Botanical and Fennici* 43(4): 276–283.
- Turner, M., W. Baker, C. Peterson und R. Peet. 1998. Factors influencing succession: Lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511–523.
- Umweltministerium Mecklenburg-Vorpommern (Hrsg.). 2003. *Die Naturschutzgebiete in Mecklenburg-Vorpommern*. Schwerin: Demmler Verlag.

- UNEP. 2006. Challenges to International Waters- Regional Assessments in a Global Perspective. In: *The Giwa Final Report*. Nairobi, Kenya: Global International Water Assessment.
- Vant, W, R. Davies-Colley, J. Clayton und B. Coffey. 1986. Macrophyte depth limits in North Island (New Zealand) lakes of differing clarity. *Hydrobiologia* 137(1): 55-60.
- Viana, I. und A. Bode. 2013. Stable nitrogen isotopes in coastal macroalgae: Geographic and anthropogenic variability. *Science of the Total Environment* 443: 887-895.
- Viana, I. und Antonio Bode. 2015. Variability in $\delta^{15}\text{N}$ of intertidal brown algae along a salinity gradient: Differential impact of nitrogen sources. *Science of the Total Environment* 512–513: 167–176.
- Vitousek, P. und R. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13(2): 87-115.
- Viventsova, E. und A. Voronov. 2003. Groundwater discharge to the Gulf of Finland (Baltic Sea): Ecological aspects. *Environmental Geology* 56(2): 327-347.
- Voigtländer, U., J Schmidt und W Scheller. 1996. *Pflege- und Entwicklungsplan NSG Heiligensee und Hütelmoor*. Gutachten.
- Völker, J., V. Mohaupt, J. Arle, . Baumgarten, K. Blondzik, D. Borchardt, F. Hilliges, C. Mathan, S. Naumann, D. Osiek et al. 2016. *Die Wasserrahmenrichtlinie- Deutschlands Gewässer 2015*. Umweltbundesamt.
- Volkman, C. 2016. *The impact of organic material for macrophytes in coastal waters of the Baltic Sea*. Dissertationsschrift, Universität Rostock.
- Wærn, M.. 1965. A vista on the marine vegetation. *Acta Phytogeographica Suecica* 50: 13–27.
- Waern, M.. 1952. *Rocky-shore Algae in the Öregrund Archipelago*. Almqvist & Wiksells Boktr 30.
- Wallentinus, I.. 1979. Environmental influences on benthic macrovegetation in the Trosa-Askö area, northern Baltic Proper II. The ecology of macroalgae and submersed phanerogams. *Contributions from the Askö Laboratory, Stockholm University* 25: 1–210.
- Wallentinus, I.. 1991. The Baltic Sea gradient. In *Ecosystems of the World*. Mathieson, A. und Nienhus, P.(Hrsg.). Amsterdam: Elsevier. 24
- Walsby, A. 1997. Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column. *New Phytologist* 136: 189–209.

- Weisner, E. und G. Schernewski. 2013. Adaptation to climate change: A combined coastal protection and re-alignment scheme in a Baltic tourism region. *Journal of Coastal Research* 65(2): 1963-1963.
- Weisner, S.. 1991. Within-lake patterns in depth penetration of emergent vegetation. *Freshwater Biology* 26: 133–142.
- Westphal, J., I. Schmiedinger, J. Scholten, W. Moore F. Hsu und M. Böttcher. 2018. Water and material exchange at the seawater - freshwater interface, southern Baltic Sea. In *Grundwasser-Oberflächenwasser Interaktionen: Prozesse und Methoden*. Konferenzbeitrag der DGGV(e.V.), Bochum, März 2018.
- Wikström, S., T. Von Wachenfeldt und L. Kautsky. 2002. Establishment of the exotic species *Fucus evanescens* C. Ag. (Phaeophyceae) in Öresund, Southern Sweden. *Botanica Marina* 45: 510–517.
- Winde, V., M. Böttcher, M. Voss und A. Mahler. 2017. Bladder wrack (*Fucus vesiculosus*) as a multi-isotope bio-monitor in an urbanized fjord of the western Baltic Sea. *Isotopes in Environmental and Health Studies* 53(6): 563-579.
- Winter, U. und G. Kirst. 1991. Partial Turgor Pressure Regulation in *Chara canescens* and its Implications for a Generalized Hypothesis of Salinity Response in Charophytes. *Botanica Acta* 104(1): 37-46.
- Wolfstein, K. und P. Hartig. 1998. The photosynthetic light dispensation system: Application to microphytobenthic primary production measurements. *Marine Ecology Progress Series* 166: 63–71.
- Wulff, F., L. Rahm, AK. Hallin und J. Sandberg. 2001. A nutrient budget model of the Baltic Sea. In *A Systems Analysis of the Baltic Sea*. Wulff, F., Rahm, L. und Larsson, P. (Hrsg.), Berlin: Springer-Verlag. 353–372.
- Wulff, F. und L. Rahm. 1990. Nutrient Dynamics of the Baltic Sea. *Ambio* 19: 126-133.
- Yu, Z., D. Beilman, S. Frolking, G. MacDonald, N. Roulet, P. Camill, D. Charman. 2011. Peatlands and Their Role in the Global Carbon Cycle. *Eos* 92: 97–108.
- Zettler, M. und F. Gosselck. 2006. Benthic assessment of marine areas of particular ecological importance within the German Baltic Sea EEZ. In *Progress in Marine Conservation in Europe- NATURA 2000 sites in German offshore waters*. Von Nordheim, H. (Hrsg.), Boedeker, D. und Krause, J. Berlin: Springer-Verlag. 141–156.

Anhang

Zusätzliche Tabellen und Abbildungen

Tabelle S1: Zeitpunkt der jeweiligen Probenahme an den Standorten Hütelmoor (HM1, HM2), Hohe Düne (HD) und Kühlungsborn (KB).

	HM1 & HM2	HD	KB
Frühling 2016	28. April	19. Mai	16. Mai
Sommer 2016	28. Juli	06. August	12. August
Herbst 2016	26. November	11. November	25. November
Frühling 2017	04. April	20. April	09. April

Tabelle S2: Signifikante Unterschiede (Tukey HSD-Test) der Photosynthese-Parameter und des Pigmentgehalts in Abhängigkeit des Standorts. Dargestellt sind die Parameter: Chlorophyll *a* (chl *a*), Carotinoide (car), Verhältnis von chl *a*/car, relative maximale Elektronentransportrate (ETR_{max}), der Wassergehalt (wg) und der Dark Yield (Y_{II0}). Signifikante Unterschiede ($p < 0,05$) sind fett hervorgehoben.

		Rostock x Kiel	Grenaa x Kiel	Grenaa x Rostock
<i>F. evanescens</i>	chl <i>a</i>	0,0466	0,1855	0,0017
	car	0,1006	0,1716	0,0033
	chl <i>a</i> / car	0,1347	0,7997	0,0449
	ETR _{max}	0,0285	0,189	0,5247
<i>F. vesiculosus</i>	chl <i>a</i>	0,7557	0,0176	0,0633
	car	0,7221	0,0061	0,0247
	Y _{II0}	0,8844	0,1049	0,0463

Table S3: Median und Standardabweichung des Akklimationsexperimentes für *Fucus evanescens* und *Fucus vesiculosus* vom Standort Kiel. Untersuchte Parameter (jeweils n=5) waren die maximale Photosyntheserate (P_{\max}), die Lichtaffinität (α_{LiPi} ; α_{PAM}), die relative maximale Elektronentransportrate (ETR_{\max}), der Gehalt an Chlorophyll *a* (chl *a*), Carotinoiden (car) und der Dark Yield (Y_{II0}).

		P_{\max} [mmol $\text{O}_2 \text{ h}^{-1}$ g chl a^{-1}]	alpha (LiPi)	ETR_{\max} [μmol $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]	chl <i>a</i> [μg /g FM]	alpha (ETR)	wg (%)	Car [μg /g FM]	Y_{II0}	
Kiel	<i>F. vesiculosus</i>	20	42,6	0,47	29,1	906,6	0,32	82,0	313,3	0,76
			± 17,4	± 0,18	± 10,7	± 181,9	± 0,04	± 3,7	± 38,0	± 0,05
		12	64,2	0,51	34,7	623,5	0,27	83,5	270,4	0,70
			± 11,8	± 0,16	± 13,8	± 184,6	± 0,08	± 3,2	± 68,0	± 0,07
		9	41,4	0,46	33,5	554,9	0,28	83,8	251,1	0,73
			± 30,7	± 0,17	± 9,9	± 314,6	± 0,06	± 3,7	± 80,4	± 0,06
		6	29,0	0,27	28,4	915,8	0,29	81,2	358,7	0,72
		± 23,1	± 0,23	± 9,9	± 326,5	± 0,11	± 3,4	± 73,2	± 0,04	
	<i>F. evanescens</i>	20	40,3	0,44	22,0	1040,7	0,31	82,8	401,4	0,72
			± 17,9	± 0,11	± 14,8	± 285,6	± 0,10	± 2,5	± 87,1	± 0,14
		12	36,1	0,56	28,5	1042,2	0,21	81,8	390,5	0,62
			± 27,3	± 0,24	± 8,6	± 383,4	± 0,14	± 2,9	± 133,8	± 0,11
		9	39,6	0,49	29,6	959,1	0,31	83,6	372,2	0,76
			± 12,6	± 0,09	± 8,6	± 221,5	± 0,05	± 1,8	± 67,7	± 0,03
6		31,5	0,43	25,7	1106,0	0,28	82,0	412,9	0,71	
	± 19,2	± 0,25	± 12,5	± 171,4	± 0,09	± 2,6	± 53,4	± 0,02		

Tabelle S4: Signifikante Unterschiede zwischen *F. evanescens* und *F. vesiculosus* vom Standort Grenaa und Rostock für das Akklimationsexperiment.

Herkunft	Salinität	Parameter	Stat.Test	<i>p</i> -Wert
Grenaa	20	P_{\max}	ANOVA	0,0106
	20	α_{LiPi}	ANOVA	0,0235
	12	chl <i>a</i>	ANOVA	0,0104
	12	car	ANOVA	0,0065
	12	Y_{II0}	ANOVA	0,0422
	9	chl <i>a</i>	ANOVA	0,0012
	9	car	ANOVA	0,0079
	9	chl <i>a</i> /car	ANOVA	0,0002
	6	chl <i>a</i>	ANOVA	0,0007
	6	car	ANOVA	0,0018
	6	chl <i>a</i> / car	Mann-Whitney-U	0,0159
Rostock	20	chl <i>a</i>	ANOVA	0,0092
	20	car	ANOVA	0,001
	12	chl <i>a</i> / car	ANOVA	0,0153
	9	chl <i>a</i>	ANOVA	0,027
	9	car	ANOVA	0,0005
	6	chl <i>a</i>	ANOVA	0,0152
	6	car	ANOVA	0,0033

Tabelle S5: Für die genetische Analyse verwendete *Fucus*-Proben mit Namen, Probenahmedatum und – Standort. Die Abkürzung „Site ID“ bezieht sich auf die geografische Information für Abbildung 26. Die Proben, die für die in dieser Arbeit durchgeführten Experimente verwendet wurden, sind fett hervorgehoben und mit einem Stern markiert.

Site ID	Field ID	Datum	Land	Standort
<i>F. evanescens</i>				
Ki*	FE159-Ki	06.06.2017	Germany	Kiel
Ki*	FE1-Ki01	18.04.2017	Germany	Kiel
Ki*	FE2-Ki01	18.04.2017	Germany	Kiel
Ki*	FV1-Ki01	18.04.2017	Germany	Kiel
Ki*	FV2-Ki01	18.04.2017	Germany	Kiel
Ro*	FE82-HD	16.05.2017	Germany	Hohe Düne
Ro*	FE83-HD	16.05.2017	Germany	Hohe Düne
Ro*	FE94-HD	16.05.2017	Germany	Hohe Düne
Ro*	FE112-HD	16.05.2017	Germany	Hohe Düne
HD	D-W1	Mrz 2016	Germany	Hohe Düne
HD	D-W2	Mrz 2016	Germany	Hohe Düne
HD	D-W3	Mrz 2016	Germany	Hohe Düne
BE	D-W4	Mrz 2016	Germany	Börgerende
Gr*	FE63-DK	16.05.2017	Denmark	Grenaa
DK	DK-FD1	09.04.2016	Denmark	Strandby
DK	DK-FD2	09.04.2016	Denmark	Strandby
DK	DK-FD3	09.04.2016	Denmark	Strandby
DK	DK-FD4	09.04.2016	Denmark	Strandby
DK	DK-FD5	09.04.2016	Denmark	Strandby
S	SO1-W1	23.07.2016	Sweden	Ulvöns
N	N-E4	22.09.2010	Norway	Holmsbu
N	N-E6	22.09.2010	Norway	Holmsbu
N	NO3-W3-4	03.08.2016	Norway	Løp
N	NO1-W1	24.07.2016	Norway	Moss
N	NO2-W1-3	02.08.2016	Norway	Geitvagen
N	NO2-W2-2	02.08.2016	Norway	Geitvågen
N	NO3-W2-5	03.08.2016	Norway	Løp
RusKa	RUS01-N1	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N2	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N4	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N5	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N6	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N7	23.06.2016	Russia	Kamchatka

RusKa	RUS01-N8	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N9	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N10	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N11	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N12	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusKa	RUS01-N13	23.06.2016	Russia	Kamchatka
RusIs	RUS02-N15	01.07.2016	Russia	Sakhalin Island
RusIs	RUS02-N17	01.07.2016	Russia	Sakhalin Island
RusIs	RUS02-N18	01.07.2016	Russia	Sakhalin Island
<i>F. vesiculosus</i>				
Ki*	FV121-Ki	06.06.2017	Germany	Kiel
Ki*	FV134-Ki	06.06.2017	Germany	Kiel
Ro*	FV99-HD	16.05.2017	Germany	Hohe Düne
D	BA73-GWa	Sep 2011	Germany	Warnemünde
D	BA65-GRü	Sep 2011	Germany	Rügen West
D	BA68-GRü	Sep 2011	Germany	Rügen West
D	SY01	01.06.2011	Germany	Sylt
GHe	BA101-GKr	Sep 11	Germany	Helgoland
GHe	Fu17	14.07.2010	Germany	Helgoland
GHe	Fu24	14.07.2010	Germany	Helgoland
GHe	Fu35	14.07.2010	Germany	Helgoland
Gr*	FV75-DK	23.04.2017	Denmark	Grenaa
DK	BA55-DKHo	Sep 2011	Denmark	Horsens
Est	BA3-Eer	Sep 11	Estonia	Eru
Est	BA4-EKo	Sep 11	Estonia	Kõiguste
Est	BA6-EKo	Sep 11	Estonia	Kõiguste
Est	BA8-EKü	Sep 11	Estonia	Küdema
Est	BA9-EKü	Sep 11	Estonia	Küdema
Est	ES2-Est	28.08.2010	Estonia	Saaremaa
Fi	BA19B-FPa	Sep 11	Finland	Päiuäkarit
Fi	BA21-FPäi	Sep 2011	Finland	Päiuäkarit
Fi	BA22-FPar	Sep 2011	Finland	Paraistenportti
Fi	BA24B-FPa	Sep 11	Finland	Paraistenportti
N	BA74-NVer	Sep 11	Norway	Verdens Ende
N	N-A2	21.09.2010	Norway	Ula
S	BA25-STj	Sep 2011	Sweden	Tjärnö
S	BA54-SBa	Sep 11	Sweden	Barsebäck
S	BA79-SBo	Sep 2011	Sweden	Bönhamm
S	BA84-SSin	Sep 11	Sweden	Singö

F. ceranoides

E	GQ385138 ¹		Spain	Asturias
E	GQ385139 ¹		Spain	Cantabria
F	GQ385140 ¹		France	Aquitaine
F	GQ385141 ¹		France	Brittany
GB	EK57H1	26.09.2010	Great Britain	Lossiemouth
GB	EK57H2	26.09.2010	Great Britain	Lossiemouth
<i>F. spiralis</i>				
F	F-B18	28.07.2010	France	Plouha
D	F39	14.07.2010	Germany	Helgoland
D	FU14	14.07.2010	Germany	Helgoland
GB	GBCJ6	24.09.2010	Great Britain	Arbroath
N	N-K6	25.09.2010	Norway	Grodem
GB	NT01	28.09.2010	Great Britain	South Uist
<i>F. serratus</i>				
F	F-Q5ser	30.07.2010	France	Benodet

Abbildung S6: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von *Ceramium diaphanum* über einen Jahresgang. Dargestellt sind die Mittelwerte der jeweiligen Tiefenstufe der vier Transekte (n=1-6). HM1= Hütelmoor, HM2= Hütelmoor (Torf), HD= Hohe Düne, KB= Kühlungsborn. Fehlende Symbole bedeuten, dass die Art in der Jahreszeit, dem Transekt oder der Tiefenstufe nicht vorgefunden wurde.

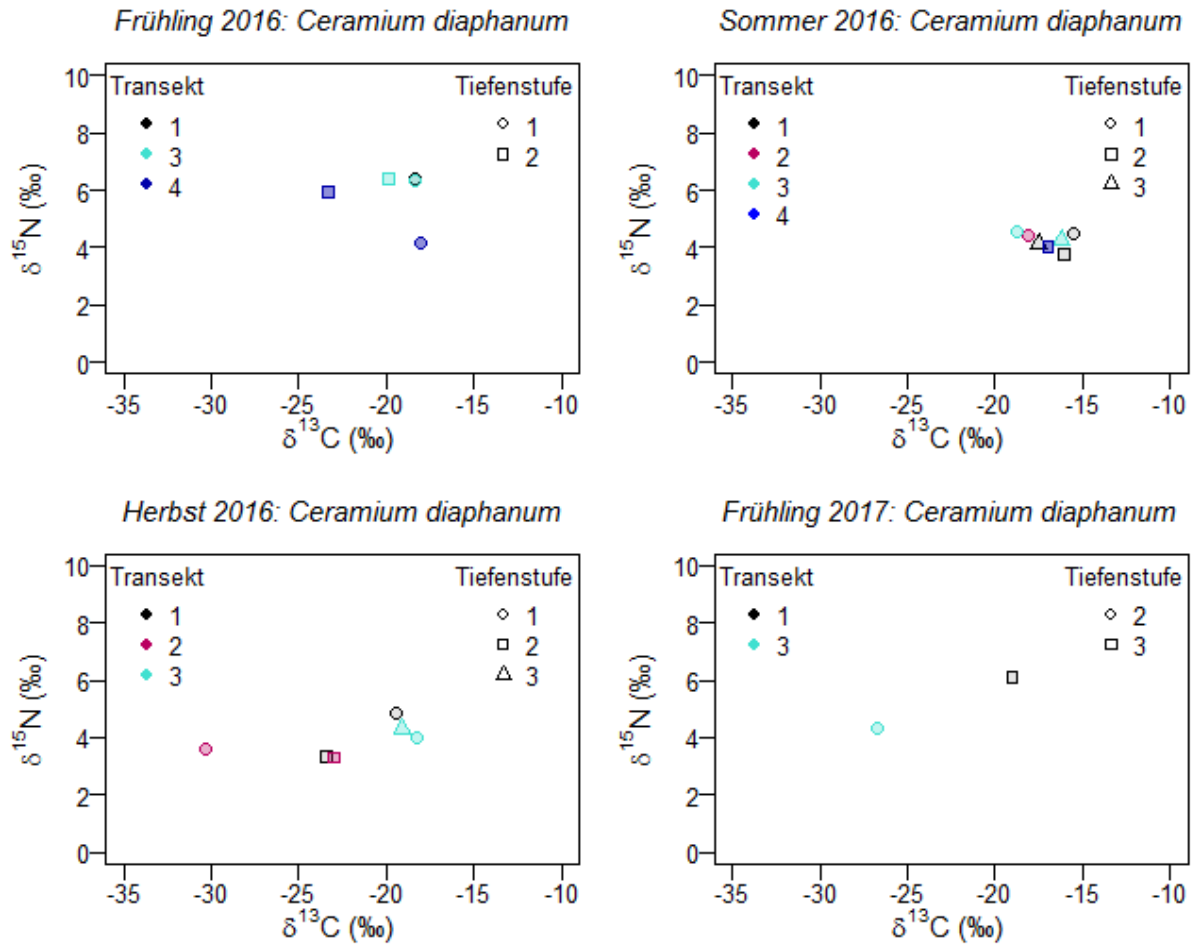
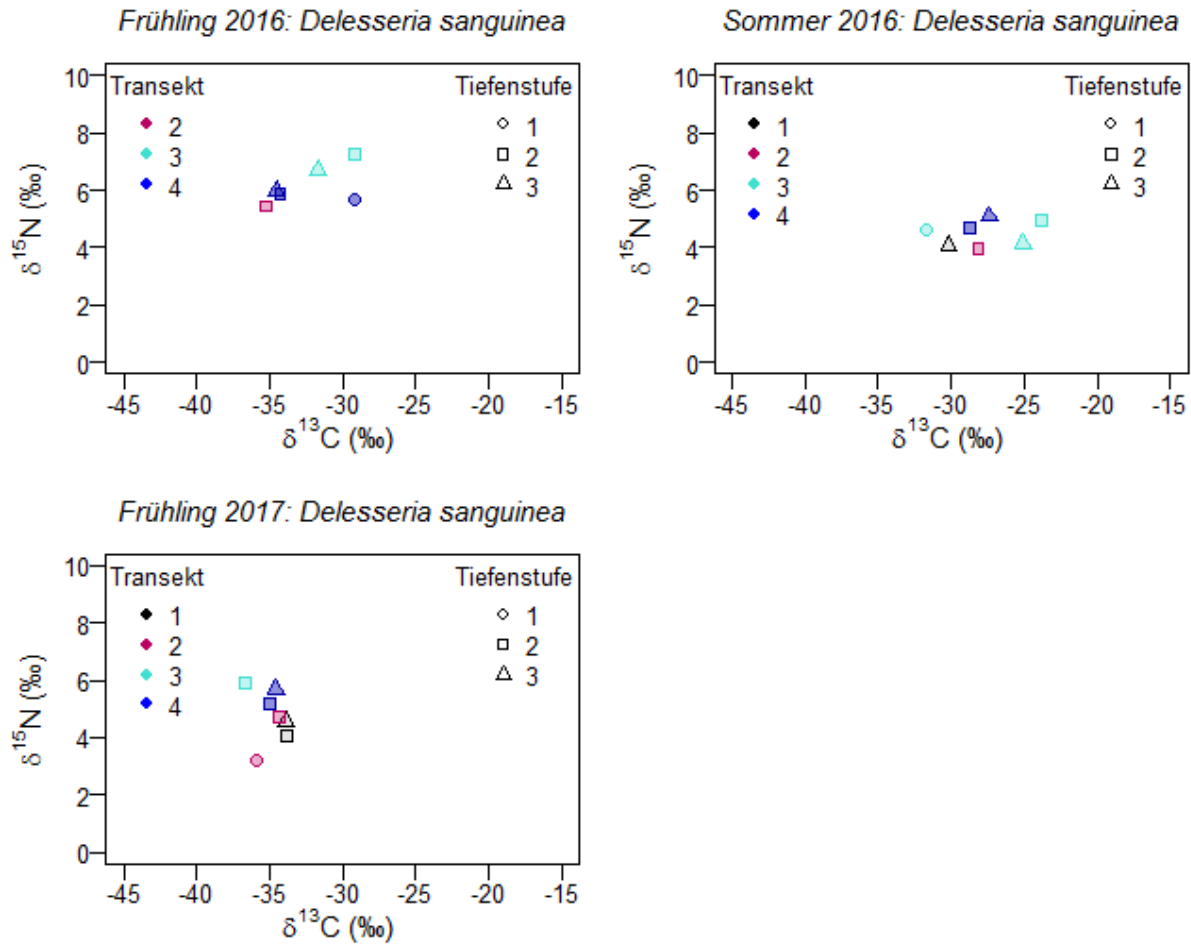


Abbildung S7. $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von *Delesseria sanguinea* über einen Jahresgang. Dargestellt sind die Mittelwerte der jeweiligen Tiefenstufe der vier Transekte (n=1-6). T1= Hütelmoor, T2= Hütelmoor (Torf), T3= Hohe Düne, T4= Kühlungsborn. Fehlende Symbole bedeuten, dass die Art in der Jahreszeit, dem Transekt oder der Tiefenstufe nicht vorgefunden wurde.



Abkürzungsverzeichnis

ANOSIM	Analysis of similarities
ANOVA	Analysis of variance
bp	Basenpaare
bzw.	beziehungsweise
C	Kohlenstoff
car	Carotinoide
CDOM	gefärbte gelöste organische Materie
chl <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
CO ₂	Kohlenstoffdioxid
DIC	Gelöster anorganischer Kohlenstoff
DIN	Gelöster anorganischer Stickstoff
DMF	N,N-Dimethylformamid
DNA	Desoxyribonukleinsäure
ETR _{max}	Maximale Elektronentransportrate
EZG	Einzugsgebiet
FFH	Flora-Fauna-Habitat-Richtlinie
M \pm SD	Mittelwert \pm Standardabweichung
HELCOM	Helsinki Kommission
HD	Hohe Düne
HM1	Hütelmoor (Steinsubstrat)
HM2	Hütelmoor (Torf)
Kap.	Kapitel
KB	Kühlungsborn
MDS	Multidimensionale Skalierung
ML	Maximum-Likelihood
MU [%]	Mittlere Unähnlichkeit
NSG	Naturschutzgebiet
PAM	Pulse Amplitude Modulated Fluorometer
PAR	Photosynthetisch aktive Strahlung
PCoA	Principal Coordinates Analysis

PCR	Polymerasekettenreaktion
PDI	intronreiche Region einer Disulfidisomerase
P_{\max}	Maximale Photosyntheserate
PSII	Photosystem II
PSU	Practical Salinity Unit
SGD	Submarine Grundwasseraustritte
UV	Ultraviolett
vgl.	Vergleiche
wg	Wassergehalt
WRRL	Wasserrahmenrichtlinie
Y_{II0}	Dark yield
z.B.	Zum Beispiel
Ψ	Wasserpotential

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Perspektivaufnahme von Nordosten auf die Ostsee und das dahinterliegende Küstenmoor im Naturschutzgebiet „Heiligensee und Hütelmoor“ im Mai 2014.	3
Abbildung 2: Zonierung von Makrophytobenthos in der mittleren und westlichen Ostsee.	5
Abbildung 3: Vergleich der Artenzahlen entlang des Salinitätsgradienten.	8
Abbildung 4: Schematische Darstellung der transaktionalen Struktur des Küstenbereichs am Standort Hütelmoor.	11
Abbildung 5: Mit Rotalgen bewachsenes Torfsubstrat in der Ostsee vor dem Hütelmoor im Juli 2016.	14
Abbildung 6: Karte der Untersuchungsgebiete Hütelmoor, Hohe Düne, Kühlungsborn (von Osten nach Westen).	17
Abbildung 7: Probenahme unter Wasser.	19
Abbildung 8: Makroalgen-Frischmasse in 2-7 m vor dem Hütelmoor über einen Jahresgang.	24
Abbildung 9: Makroalgen-Frischmasse in 2-10 m vor Hohe Düne (A) und Kühlungsborn (B) über einen Jahresgang.	25
Abbildung 10: Monatsmittelwerte der Oberflächensalinität in den Transekten.	26
Abbildung 11: Saisonale Attenuationsspektren nahe des Hütelmoors.	27
Abbildung 12: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Frühling 2016).	29
Abbildung 13: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Frühling 2016.	31
Abbildung 14: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Sommer 2016).	32
Abbildung 15: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Sommer 2016.	33
Abbildung 16: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Herbst 2016).	34
Abbildung 17: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Herbst 2016.	35

Abbildung 18: Vergleich der Braunalgen-, Grünalgen- und Rotalgenfrischmasse zwischen den Transekten (Frühling 2017).	36
Abbildung 19: Dendrogramm der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe im Frühling 2017.	37
Abbildung 20: MDS-Plot der Zusammensetzung der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse in 2 m Tiefe über einen Jahresgang.	38
Abbildung 21: Beprobungsstationen und Oberflächensalinität (0-10 m) für 2017.	49
Abbildung 22: Ergebnisse der Initialmessung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von <i>F. evanescens</i>	57
Abbildung 23: Ergebnisse der Initialmessung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von <i>F. vesiculosus</i>	58
Abbildung 24: MDS-Plot der Initialmessungen getrennt nach Herkunft der Algen und nach Arten.	59
Abbildung 25: MDS-Plot des Akklimationsexperiments, sortiert nach Salzgehalt der Inkubation und nach Arten.	61
Abbildung 26: Phylogenie der Gattung <i>Fucus</i> , basierend auf 553 Basenpaaren der PDI-Sequenzdaten.	62
Abbildung 27: Vergleich der maximalen Elektronentransportrate von <i>Monostroma grevillei</i> (A) und <i>Ceramium virgatum</i> (B).	64
Abbildung 28: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von <i>Polysiphonia fucoides</i> über einen Jahresgang.	81
Abbildung 29: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von <i>Ceramium virgatum</i> über einen Jahresgang.	82
Abbildung 30: $\delta^{15}\text{N}$ - und $\delta^{13}\text{C}$ -Isotopensignatur von <i>Coccotylus truncatus</i> über einen Jahresgang.	83
Abbildung 31: Jahresmittelwerte der $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwert und 95 %-Konfidenz-Ellipsen) von Rotalgen von unterschiedlichen Standorten.	84
Abbildung 32: Jahresmittelwerte der für die vier Transekte zusammen gefassten $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwert und 95 %-Konfidenz-Ellipsen) der untersuchten Rotalgen getrennt nach Tiefe.	86

Abbildung 33: $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte (Mittelwert und 95 %-Konfidenz-Ellipsen) der untersuchten Rotalgen getrennt nach Jahreszeiten.....	87
Abbildung 34: C/N-Werte von vier Rotalgenarten über einen Jahresgang.....	88
Abbildung 35: Nährstoffdaten.	89

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Artenliste. Dargestellt sind die im Zeitraum 2016-2017 gefundenen Makroalgenarten an den Standorten Hütelmoor (HM1, HM2), Hohe Düne (HD) und Kühlungsborn (KB).....	22
Tabelle 2: Ergebnis des Paarweisen Vergleichs (Kruskal-Wallis-Test) der Braun-, Grün- und Rotalgenbiomasse der vier Transekte.....	29
Tabelle 3: Paarweise R-Werte (ANOSIM) und mittlere Unähnlichkeit (MU) für den Jahresgang Frühling 2016-Frühling 2017.....	30
Tabelle 4: Ergebnisse der Initialmessung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von <i>F. evanescens</i> und <i>F. vesiculosus</i>	56
Tabelle 5: Ergebnisse der Messung der photosynthetischen Parameter und des Pigmentgehalts von <i>Fucus evanescens</i> und <i>Fucus vesiculosus</i> nach zweiwöchiger Akklimation in Salinitätsstufen von 6-20.....	60
Tabelle 6: Ergebnisse des Salzstress-Experiments mit <i>C. virgatum</i> und <i>M. grevillei</i>	65
Tabelle 7: Charakteristische $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte in Küstenökosystemen.	76
Tabelle 8: Internationale und laborinterne Standards für die Messung stabiler Isotope (geändert nach Deutsch 2005).....	79
Tabelle 9: R-Werte der ANOSIM für den Vergleich der Transekte basierend auf den $\delta^{13}\text{C}$ - und $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der untersuchten Rotalgen.	85

Curriculum Vitae

Persönliche Angaben

Katharina Romoth

Talstr. 4, 18055 Rostock

E-Mail: katharina.romoth@uni-rostock.de

geboren am 19.09.1986 in Göttingen

Ausbildung

- 01/2016 – 01/2020* **Promotion** im DFG-Graduiertenkolleg Baltic TRANSCOAST, AG Aquatische Ökologie, Universität Rostock
Titel: *Einfluss landseitiger Stoffeinträge und Salinitätsschwankungen auf das Makrophytobenthos im Flachwasser der Ostsee*
- 10/2010 – 10/2015* **Masterstudium Marine Umweltwissenschaften** mit Schwerpunkt Biologie/Ökologie, Institut für Chemie und Biologie des Meeres (ICBM), Carl-von-Ossietzky-Universität Oldenburg; Abschluss: Master of Science (Note: 1,24)
- 02/2013 -09/2014* **Forschungsaufenthalt und Masterarbeit** im Marine Ecology Lab der Saint Francis Xavier University, Antigonish, Nova Scotia, Kanada in Zusammenarbeit mit dem Alfred-Wegener-Institut für Meeres- und Polarforschung Bremerhaven
Titel: *"Effects of Dogwhelk Predator Cues and Adult Barnacle Density on Barnacle Recruitment"*
- 10/2010 – 10/2012* **Ausbildung zum Forschungstaucher** am ICBM, Oldenburg
- 10/2006 - 03/2010* **Bachelorstudium Biologie**, Georg-August-Universität Göttingen; Abschluss: Bachelor of Science (Note: 2,3)
Bachelorarbeit in der AG Structural and Functional Analysis of Microbial Consortia:
Titel: *"Interaktion von Biomineralen mit Zellhüllen von Bakterien"*

Arbeitserfahrung

- Seit 04/2019* **Wissenschaftliche Mitarbeiterin** im Projekt LEGRA, AG Benthos, Leibniz-Institut für Ostseeforschung Warnemünde

10/2015 – 11/2015	Wissenschaftliche Hilfskraft , AG Planktologie, ICBM, Universität Oldenburg
10/2012 - 01/2013	Mitbetreuung der Forschungstaucherausbildung der Universität Oldenburg (Leitung: Frank Donat)
10/2012	Tutorin , AG Geoökologie, ICBM, Universität Oldenburg
10/2011	Wissenschaftliche Hilfskraft auf dem Forschungsschiff Heincke, AG Marine Sensorsysteme, ICBM, Universität Oldenburg
07/2010	Wissenschaftliche Mitarbeiterin bei einer Probenahme auf Sizilien (Italien), AG Structural and Functional Analysis of Microbial Consortia, Universität Göttingen
04/2010 – 07/2010	Tutorin für die Grundvorlesung Mikrobiologie, Institut für Mikrobiologie und Genetik, Universität Göttingen

Praktische Erfahrung

09/2018	KÜNO Summer School: <i>Coastal dynamics- consequences for coastal protection and ecology</i> , Biologische Station Hiddensee, Universität Greifswald
10/2017	Summer School: <i>Subsurface and Coastal Water Dynamics and Peat Ecology</i> , Hyytiälä Forestry Field Station/ Tvärminne Zoological Station, Universität Helsinki, Finnland
08/2016	Internationaler Kurs: Forschungstauchen und Dokumentationstechniken, Sven Lovén Center for Marine Sciences, Universität Göteborg, Schweden

Konferenzen

<i>Baltic Sea Science</i> , 06/2017	Romoth, K., Voss, M., Schubert, H. 2017. <i>Distribution of Macroalgae Biomass in the Baltic Sea in front of a coastal peatland</i> , Rostock.
<i>11th International Phycological Congress</i> , 08/2017	Romoth, K., Dietrich, A., Kempke, D., Schubert, H. 2017. <i>Morphological Plasticity and Acclimation Limits of Fucus evanescens along the Salinity Gradient of the Baltic Sea</i> , Stettin, Polen.
<i>Ocean Science Meeting</i> , 02/2018	Romoth, K., Voss, M., Schubert, H. 2018. <i>Peat in Shallow Waters of the Baltic Sea as a Unique Substrate for Macrophytes</i> . Portland, USA.

Publikationen

Kokoschka, S., Dreier, A., **Romoth, K.**, Taviani, M., Schäfer, N., Reitner, J., Hoppert, M. (2015). *Isolation of Anaerobic Bacteria from Terrestrial Mud Volcanoes (Salse di Nirano, Northern Apennines, Italy)*. Geomicrobiology Journal, 32, (3-4), 355-364.

Ellrich, J., Scrosati, R., **Romoth, K.**, Molis, M. (2016). *Adult Prey Neutralizes Predator Nonconsumptive Limitation of Prey Recruitment*. PLoS One. 2016 Apr 28; 11 (4): e0154572.

Jurasinski, G., Janssen, M., Voss, M., Böttcher, M.E., Brede, M., Burchard, H., Forster, S., Gosch, L., Gräwe, U., Gründling-Pfaff, S., Haider, F., Ibenthal, M., Karow, N., Karsten, U., Kreuzburg, M., Lange, X., Leinweber, P., Massmann, G., Ptak, T., Rezanezhad, F., Rehder, G., **Romoth, K.**, Schade, H., Schubert, H., Schulz-Vogt, H., Sokolova, I.M., Strehse, R., Unger, V., Westphal, J. and Lennartz, B. (2018). *Understanding the Coastal Ecocline: Assessing Sea–Land Interactions at Non-tidal, Low-Lying Coasts through Interdisciplinary Research*. Front. Mar. Sci. 5:342

Romoth, K., Nowak, P., Kempke, D., Dietrich, A., Porsche, C., Schubert, H. (2019). *Acclimation limits of *Fucus evanescens* along the salinity gradient of the southwestern Baltic Sea*. Botanica Marina 62(1):31-42.
