

Rhena Schumann¹, Maximilian Berthold¹, Irmgard Blindow², Felix Müller³,
Martin Paar² & Hendrik Schubert⁴

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

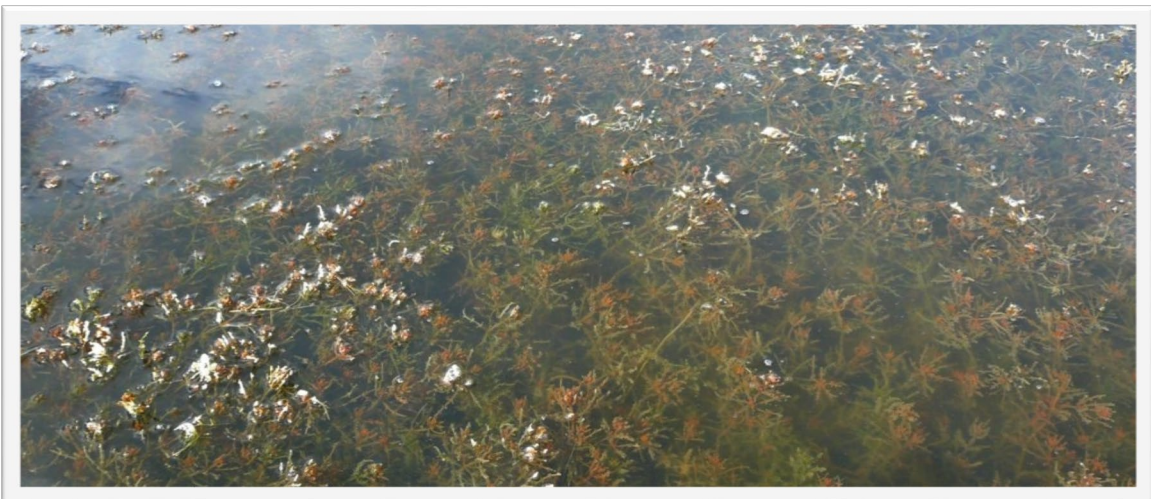
² Universität Greifswald, Biologische Station Hiddensee, Biologenweg 15, 18565 Kloster

³ Universität Kiel, Institut für Natur- und Ressourcenschutz, Abt. Ökosystemmanagement, Ols-
hausenstraße 75, 24118 Kiel

⁴ Universität Rostock, Institut für Biowissenschaften, Ökologie, A.-Einstein-Straße 3, 18059
Rostock

rhena.schumann@uni-rostock.de

Innere Küstengewässer, deren Stoffkreisläufe, Energieflüsse und Nahrungsnetze – eine Einführung



Solche prächtigen Wiesen aus Armleuchteralgen gab es bis in die 1980er Jahr an vielen Stellen. Heute sind solche Bestände immer noch selten (Kirr-Bucht der Darß-Zingster Boddenkette 2011).

Ökosysteme und ihre Biozönosen sind komplexe, sich selbst regulierende Systeme, die in ständigem Austausch mit der sie umgebenden Umwelt stehen. Die hohe Variabilität in Artenzusammensetzung, Biomasse und Produktion der Lebensgemeinschaften innerhalb eines Ökosystems wird durch jahreszeitliche Veränderung von Umweltfaktoren, wie Temperatur, Licht und Pflanzennährstoffe, beeinflusst. Ein Ökosystem wird als stabil betrachtet, wenn es trotz der genannten Schwankungen in den Umweltparametern seine Struktur (Artenzusammensetzung, Biodiversität, Biomasseverteilung) und Funktion (Effizienz des Nahrungstransfers, Organisation des Nahrungsnetzes) erhält. Kommt es zu massiven Störungen und Veränderungen in der Struktur und Funktion eines Ökosystems durch z. B. Klimaänderungen und Eutrophierung, wird ein anderer Zustand des Ökosystems erreicht, der ebenfalls wieder stabil sein kann.

Glossar

Anoxie: Abwesenheit von Sauerstoff, Tiere sterben, Phosphat wird aus Sedimenten freigesetzt, Nitrat wird zu Luftstickstoff umgesetzt

Attenuation: Abschwächung des Lichts im Wasserkörper

Benthos: Lebensgemeinschaft auf und im Sediment

Biozönose: Lebensgemeinschaft in einem Habitat

Bottom Up Kontrolle: Steuerung trophischer Ebenen über die pelagische Primärproduktion "von unten" durch Ressourcen, insbesondere die Nährstoffverfügbarkeit

Cladoceren: Blattfußkrebse ("Wasserflöhe"), in Seen sehr beutende Vertreter des Zooplanktons

Copepoden: Ruderfußkrebse, ca. 1 mm große für die Bodden wichtige Vertreter des Zooplanktons

Cyanobakterien: Blaualgen, in eutrophierten Gewässern oft dominierend

Denitrifikation: mikrobielle Umsetzung von Nitrat zum Luftstickstoff, tritt nur bei Abwesenheit von Sauerstoff auf

Diatomeen: Kieselalgen, die in vielen Gewässern im Frühjahr eine Algenblüte bilden, auch sehr wichtige Besiedler des Sediments und von Makrophyten

Epiphyten: auf Makrophyten siedelnde Algen und Cyanobakterien

Exergie: im Ökosystem gespeicherte Energie

Habitat: ursprünglich der (gesamte) Lebensraum einer Art, heute synonym zum Biotop als Lebensraum einer Gemeinschaft

Invertebraten: Wirbellose Tiere

Klarwasserphase: stabiler Gewässerzustand mit klarem Wasser und Dominanz von Unterwasservegetation

Klarwasserstadium: nach der durch Fraßdruck des Zooplanktons beendeten Frühjahrsblüte des Phytoplanktons einsetzender Zeitraum besonders klaren Wassers

Langmuir-Zirkulation: windgetriebene Wasserbewegung, bei der parallel zur Windrichtung "Wasserwalzen" entstehen, die das Plankton in kurzer Zeit im Wasser auf- und abbewegen, zu erkennen an den langen Schaumstreifen an der Wasseroberfläche

Limitation: Begrenzung des Wachstums eines trophischen Niveaus über die Nahrungsgrundlage, d. h. über Nährstoffe beim Phytoplankton

Makrophyten: die aus höheren Pflanzen und (größeren) Algen bestehende Unterwasservegetation

Pelagial: freier Wasserkörper, darin lebende Gemeinschaft ist pelagisch

Phosphatasen: Enzyme, die bei Phosphormangel von vielen Organismen, vor allem Einzellern, sekretiert werden

photosynthetischer Quotient: Verhältnis zwischen fixiertem Kohlenstoff und produziertem Sauerstoff

Phytoplankton: Mikroalgen und Cyanobakterien des Planktons sind photosynthetisch aktiv.

Picoplankton: Plankton mit einer Größe von 0,2-2 µm, Bakterien und viele Cyanobakterien

Plankton: die im Wasser lebenden Organismen, deren Eigenbeweglichkeit nicht ausreicht, um sich gegen die Verdriftung durchzusetzen

Primärproduzenten: alle photosynthetisch aktiven Organismen, die aus Kohlendioxid Biomasse bilden

Protisten: einzellige Tiere

Redfield-Verhältnis: Empirisch beschriebenes Elementverhältnis von Plankton im Meer

Resuspension: durch bodennahe Strömung induzierte Aufwirbelung von Sedimentpartikeln

(...wird auf nächster Seite fortgesetzt)

(...Fortsetzung)

Rotatorien: Rädertiere, in inneren Küstengewässern ebenfalls sehr wichtige Zooplanktongruppe

Sedimentation: Absinken von Sestonpartikeln auf das Sediment

Seston: alle im Wasser schwebenden Partikel einschließlich des Planktons

submers: untergetaucht

Tippling Point: ein Gewässerzustand, bei dem eine zufällige Änderung äußerer Faktoren, eine sogenannte Störung, den Ökosystemzustand maßgeblich verändern können

Top Down Kontrolle: Begrenzung der trophischer Ebenen "von oben" durch den Fraßdruck (des Zooplanktons), in engerem Sinne nur des Phytoplanktons

Top-Prädatör: Raubtier an der Spitze des Nahrungsnetzes

Trichom: Faden aus vielen Zellen

Trübe Phase: stabiler Gewässerzustand mit trübem Wasser und Dominanz von Phytoplankton

Weitergabeeffizienz: von Energie bzw. Biomasse von einer trophischen Ebene zur nächst höheren durch das Nahrungsnetz, wobei der Hauptverlust durch Atmung entsteht

Zoobenthos: Tiere, die auf oder im Sediment leben, oft steht nur das Makrozoobenthos im Fokus, also Tiere > 1 mm

Zooplankton: Tiere des Planktons, in inneren Küstengewässern überwiegend Protisten, Copepoden und Rotatorien

In den voranstehenden Texten wurden verschiedene Ansätze zur Analyse und Bewertung von Ökosystemleistungen im Küstenbereich dargestellt. Allen genannten Konzepten – von der ökologischen Differenzierung der Ökosystemleistungen über die ökonomische Inwertsetzung bis hin zum ethischen Diskurs - ist gemein, dass sie vollständig von der ökologischen Funktionsfähigkeit der betroffenen Ökosysteme abhängig sind [26]. Folglich sollten Ökosystemleistungen im Rahmen von ökologischen Beurteilungen oder Risikoanalysen nicht isoliert betrachtet werden, denn sie beleuchten nur den einen Aspekt – die Nutzbarkeit natürlicher Strukturen und Funktionen zur Verbesserung des menschlichen Wohlbefindens [18]. Angaben zu den Rahmenbedingungen bleiben daher unbedingt erforderlich, um den Zustand von Ökosystemen auch unter naturwissenschaftlichen Aspekten zu beschreiben. Die ökologische Analyse von Ökosystemen und die Bewertung ihrer nachhaltigen Nutzbarkeit sind somit zwei Seiten einer gemeinsamen Medaille. Beide liefern bereits in Einzelbetrachtung wichtige Resultate. Wenn diese Aspekte gemeinsam untersucht und diskutiert werden, ergeben sich neue, integrative Gesichtspunkte, die für das Gesamtverständnis der küstennahen Mensch-Umwelt-Systeme von großer Bedeutung sein können [29].

Darüber hinaus ist es konzeptionell wichtig, äußerst anwendungsrelevant und inhaltlich spannend, der Frage nach der Entstehung der Ökosystemleistungen nachzugehen: Wie werden Versorgungsleistungen, Regulationen und kulturelle Leistungen erzeugt [43], welches sind die grundlegenden Prozesse im Ökosystem, wodurch werden die Leistungen potenziell gefährdet und wie kann ihr Management optimal gestaltet werden [35]? Welches sind die Wechselwirkungen zwischen Ökosystemleistungen und Biodiversität. Wie wirken sich die Stoffkreisläufe auf die Leistungen aus. Welche Interaktionen bestehen zwischen Produktivitäten, den Flüssen sowie der

Speicherung von Energie im Nahrungsnetz. Welche Auswirkungen haben Eutrophierungsvorgänge auf die Bereitstellung von Ökosystemleistungen [7]?

Diese und viele weitere Fragen werden gestellt, um das Gesamtverständnis in den Mensch-Umwelt-Systemen an der Ostseeküste zu erhöhen und um das nachhaltige Umwelt-Management dieser Areale zu optimieren. Auch in diesem Erkenntnisbereich stößt man auf eine sehr große Komplexität von Strukturen und Prozessen, deren zentrale Elemente wir im Folgenden einführend schildern wollen. Wichtige Begriffe der **Ökosystemtheorie** werden vorgestellt und erklärt. Weitere Begriffe sind knapp in einem Glossar definiert. Zu den dargestellten Begriffen, Eigenschaften und Prozessen der Küstenökosysteme wird jeweils der Stand des Wissens bzw. die Entwicklung eines sehr lange und gut untersuchten Ökosystems, der Darß-Zingster Boddenkette (DZBK), bis zur Mitte der 1990er Jahren erläutert. Die folgenden Beiträge [50],[33],[8] stellen die weitere Entwicklung der DZBK dar. Außerdem wurde ein zweites inneres Küstengewässer, der Vitter Bodden (VB), zwischen 2013 und 2018 vergleichend untersucht. Dieser Bodden hat einen deutlich höheren Wasseraustausch mit der Ostsee, was immense Auswirkungen auf Struktur und Funktion der Ökosysteme hat.

1 Küstengewässer der südlichen Ostseeküste

Küstengewässer haben auf Grund ihres zumeist geringen Alters und der hohen Variabilität der Umweltparameter im Wasser und den Sedimenten eine geringere Biodiversität als andere Gewässer. Auf der Landschaftsebene zählen sie jedoch weltweit zu den artenreichsten und produktivsten Ökosystemen [55]. Sie sind komplex, vielfältig, unterliegen starken hydrologischen Schwankungen, z. B. Wasserstandsschwankungen und Süßwasserzufuhr, einer ausgeprägten Jahresperiodik gesteuert über Temperatur und Licht und sind oft stark eutrophiert [38]. Zu ihnen gehören so verschiedene Lebensräume, wie Flussmündungen, stark bewachsene Felsküsten, flache Boddengewässer und Muschelbänke. In Küstengewässern kommt der submersen Vegetation eine besondere Bedeutung zu, da diese nicht nur selbst zur Klimaregulation und zum Küstenschutz beiträgt [13], sondern auch durch ihren Wuchs die Komplexität und Artenvielfalt des Lebensraums Küste erhöht [14],[48].

Küstengewässer versorgen den Menschen nicht nur mit Nahrung, sondern spielen eine entscheidende Rolle im Küstenschutz und der Klimaregulierung. Diese **Ökosystemleistungen** haben eine immense Bedeutung für das Wohlergehen des Menschen. Die vielfältige Nutzung des Menschen ist auch mit negativen Auswirkungen verbunden, direkt durch Siedlungen im Einzugsgebiet (z. B. Hafenausbau, Sandaufspülungen), Nutzung und Entnahme natürlicher Ressourcen (z. B. Fischerei) oder indirekt durch Einleitung von Nährstoffen (z. B. Dünger) und gewässerschädigenden Substanzen (z. B. Herbizide) [27]. Die gesamte Ostsee und deren Küstengewässer sind in den letzten hundert Jahren stark durch den Eintrag von Nährstoffen, vor allem Phosphor und Stickstoff beeinflusst worden [3]. Diese starke Beeinflussung hat zu Änderungen der Ökosystemstrukturen, -funktionen und den damit verbundenen Leistungen geführt. Offensichtlichste Änderungen waren ein starker Anstieg der Trübung durch eine höhere Biomasse des Phytoplanktons, der sich ein Rückgang der Unterwasservegetation anschloss [27],[33].

Eine nachhaltige Nutzung der Küstengewässer ist nur unter dem Erhalt der Artenvielfalt und Ökosystemfunktionen möglich. Die Beurteilung der Küstengewässer im Zuge des Bewirtschaftungsplans der Wasserrahmenrichtlinie beruhte auf Qualitäts-

komponenten, die auf der Abundanz, Artenvielfalt und Ausbreitung der Lebensgemeinschaften beruhen. Zwar wurde ein einheitlicher Standard für die Beurteilung der Küstengewässer entlang der deutschen Küsten von Ost- und Nordsee eingeführt und umgesetzt, jedoch werden von keinem der zur Beurteilung berücksichtigten Qualitätskomponenten **Ökosystemfunktionen**, wie die aquatische Primärproduktion, mit einbezogen.

An der südlichen Ostseeküste gibt es 3 Typen von inneren Küstengewässern, Förden (im Westen, Schleswig-Holstein), Bodden (im mittleren Teil, Mecklenburg-Vorpommern) und Haffe (im Osten, Mecklenburg Vorpommern und Polen). Die Bodden lassen sich nach Anzahl und Art der Verbindung zur offenen Ostsee unterscheiden: Bodden mit einer Öffnung und zusätzlicher Schwelle (Typ I b), wie die Darß-Zingster Boddenkette (DZBK), sowie Bodden, wie die Westrügensch Bodden, mit zwei Verbindungen nach außen und somit deutlich mehr Ostseeinfluss (Typ II) [41]. Bis in die 1990er Jahre wurden nur einige innere Küstengewässer der Ostsee intensiv untersucht, wie die DZBK (Typ I b) und der Greifswalder Bodden (Typ II).

Boddentypen nach Schlungbaum und Baudler [41]

- **I a:** mit größerer Wassertiefe, Förde
- **I b:** mit geringer Wassertiefe und einer etwas tiefer liegenden Ostseeverbindung in Form einer Schwelle
 - Schlei
 - Darß-Zingster Boddenkette
 - Nordrügensch Bodden
- **II:** mit mindestens 2 Ostseeverbindungen, oft mit Zwischengewässern, gelegentlich entstehen Durchflusssituationen
 - Wismarbucht
 - Westrügensch Bodden incl. Vitter Bodden
 - Greifswalder Bodden

2 Stoffkreisläufe in Küstengewässern – am Beispiel der Darß-Zingster Boddenkette

Die **DZBK** ist nicht nur ein sehr gut untersuchtes inneres Küstengewässer, sondern auch eines mit der längsten und dichtesten kontinuierlichen Datenreihe [44] (Abb. 3 & 4). Neben dem Langzeitmonitoring werden insbesondere die Ökosystemfunktionen und Regulationsmechanismen experimentell untersucht. Besonderer Wert wurde und wird darauf gelegt, die biotischen Komponenten vor allem der Wassersäule möglichst umfassend zu untersuchen (Abb. 1) und deren Leistungen zu erfassen (z. B. [54]) und teilweise räumlich hoch aufgelöst zu messen (z. B. [25]). Deshalb werden die ökologischen Fachbegriffe am Beispiel von Erkenntnissen aus der DZBK erläutert.

Ein **Ökosystem** besteht aus einem Habitat, der abiotischen Umwelt, und der Biozönose, der Lebensgemeinschaft der Organismen. Die Vielfalt an Interaktionen zwischen den Organismen bildet das Nahrungsnetz. Die im Nahrungsnetz ablaufenden Stoffkreisläufe wurden für die DZBK zwar aufwendig und umfassend gemessen,

aber oft nur für den Kohlenstoff dargestellt und umfassten meistens nur das Pelagial (Abb. 1). Die Weitergabe organischen Materials entspricht dabei ungefähr dem Energiefluss in einem Nahrungsnetz, dessen Weitergabeffizienz daraus berechnet werden kann. Vergleicht man die Weitergabe des Kohlenstoffs von der pelagischen Primärproduktion (Phytoplankton) zum Zooplankton, fällt auf, dass nur ein sehr geringer Teil der Biomasse (<5 %, Abb. 2 oben rechts) mit den Copepoden das Plankton verlässt und von Fischen genutzt werden kann [47]. Die tatsächliche Weitergabe an höhere trophische Ebenen wurde jedoch nicht gemessen. Auch die Verbindung zum Benthos wurde lediglich abgeschätzt.

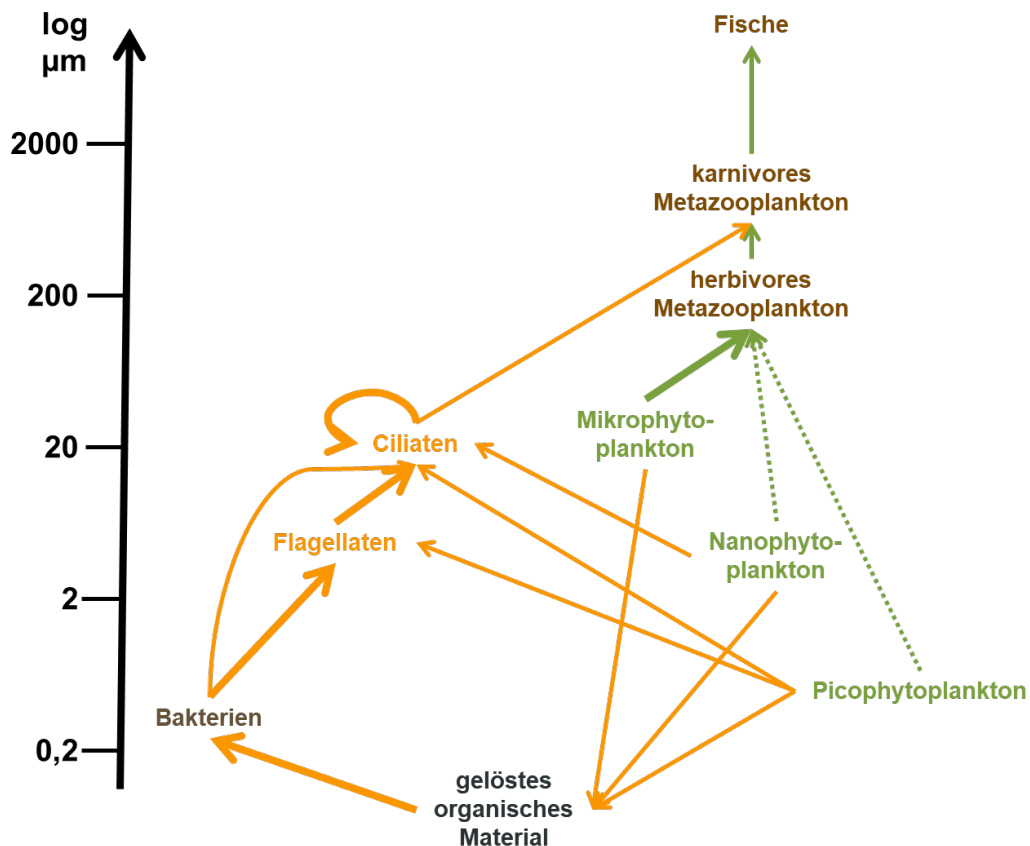


Abb. 1: Komplexes pelagisches Nahrungsnetz innerer Küstengewässer, aus dem die Bedeutung der Protisten (Ciliaten, Flagellaten) hervorgeht: (modifiziert nach Schiewer [38]). Gelöstes organisches Material wird über Bakterien und Protisten ins Nahrungsnetz eingebracht (orangefarbene Pfeile). Es gibt zahlreiche Verbindungen zur klassischen, auf der Phytoplanktonbiomasse beruhenden Weidenahrungskette (grüne Pfeile). Beide Kohlenstoff- und Energiewege „füttern“ das Zooplankton, das die Nahrungsgrundlage für Fische ist. Die Stärke der Pfeile symbolisiert die Bedeutung des Stofftransfers. Die y-Achse zeigt den Größenbereich der Organismen.

Eine wichtige Funktion von Ökosystemen ist die Fixierung von CO₂ aus der Atmosphäre und die Bildung von Biomasse, in der Energie gespeichert ist. Somit ist der Kohlenstoffkreislauf mit dem Energiefluss verbunden. Zwei Begriffe stehen für die Fähigkeit von Ökosystemen, Energie zu speichern bzw. Biomasse zu akkumulieren: **Exergie und Kohlenstoff-Sequestrierung**. Die in den organischen Verbindungen gespeicherte nutzbare Energie, die (später) Arbeit verrichten kann, heißt Exergie. Diese Arbeit kann der Aufbau von neuer Biomasse sein (z. B. Wachstum, Reproduktion) oder dem Erhalt der vorhandenen Biomasse dienen (z. B. Zellatmung,

Bewegung). Steht nicht die Energie im Vordergrund der Betrachtung, beschreibt man die (dauerhafte) Fixierung von CO₂ als Kohlenstoffsequestrierung. Damit wird CO₂ nachhaltig aus der Atmosphäre entfernt. Beide Begriffe werden in terrestrischen Ökosystemen als sogenannte Integritätsindikatoren benutzt.

In aquatischen Systemen, vor allem im Pelagial, gibt es wegen der überwiegend kurzlebigen Primärproduzenten einen anderen Parameter, der die Funktion des Ökosystems beurteilt. Das ist die **Wachstumseffizienz** (Growth Efficiency) des Planktons oder die Weitergabeffizienz von Kohlenstoff bzw. Energie bis zum Top-Prädator. Im Plankton wird untersucht, ob eher Kohlenstoff im Nahrungsnetz bleibt, oder ob der fixierte Kohlenstoff schnell wieder veratmet und an die Atmosphäre abgegeben wird. Hier spielen neben den Bakterien vor allem Protisten (Flagellaten und Ciliaten) eine große Rolle, die jedoch nur selten untersucht werden [2],[39]. Damit bleibt eine wichtige Komponente der Nahrungsnetze weitgehend unbekannt. Im Benthos sind Protisten noch weniger untersucht [17] und auch die stoffliche benthisch-pelagische Kopplung ist auch weitgehend unaufgeklärt.

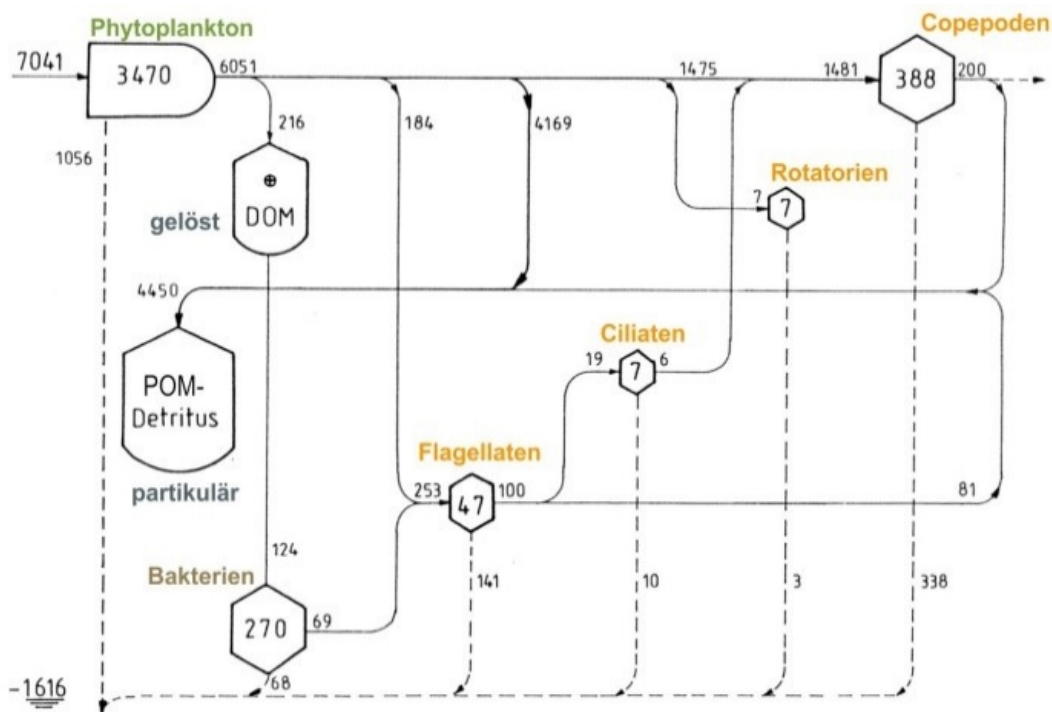


Abb. 2: Pelagischer Kohlenstoffkreislauf im Zingster Strom am 05.05.1992 [47]. Zahlen in den Kompartimenten: Biomasse ($\mu\text{g C l}^{-1}$), Zahlen an den Pfeilen: Flüsse ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$). Maximale Bruttoproduktion: 7041 und aufsummierte Respiration: 1616 $\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$.

In vielen wissenschaftlichen Publikationen werden **Abkürzungen** für die in Stoffkreisläufen vorkommenden und umgesetzten Elemente benutzt (Box). C ist Kohlenstoff, N Stickstoff und P Phosphor. Alle diese Elemente können gelöst und in anorganischer Form vorliegen. Im Fall von N und P sind letztere die sogenannten Pflanzennährstoffe, die über die Eutrophierung das Phytoplanktonwachstum antreiben. Im Falle von C gibt es in den meisten Ökosystemen kein Problem mit der Versorgung von Phytoplankton und der Unterwasservegetation, weil aus der Atmosphäre immer genug nutzbare Ionen und Moleküle nachgeliefert werden. Diese Verbindungen werden mit „DI“, wie dissolved inorganic bzw. gelöst und anorganisch, abgekürzt. Sind diese Elemente gebunden, können sie in der Biomasse fixiert sein, dann sind sie partikulär bzw. als

Zellen oder gebunden an andere Partikel abfiltrierbar. Dann werden sie als „P“, wie partikulär bezeichnet. Kann man messtechnisch nicht zwischen gelöst und partikulär unterscheiden, nennt man das Element „total, T“. Damit ist am Beispiel des Phosphors DIP = Phosphat frei gelöst, anorganisch und pflanzenverfügbar. TP wäre dann der gesamte in der Wassersäule vorkommende Phosphor, unabhängig von dessen momentaner Verfügbarkeit oder Lokalisation.

Phosphor- und Stickstoffkreisläufe haben einige gänzlich andere Ein- und Ausgangsgrößen sowie andere Import- und Exportwege als der Kohlenstoffkreislauf. Beide Nährelemente gelangen als Auswaschungen aus Böden über diffuse Quellen und Punktquellen in die Küstengewässer. Zahlreiche Maßnahmen in den Einzugsgebieten (Kläranlagen, Regulationen der Düngung u. a.) reduzieren die Einträge drastisch [5]. Phosphate werden recht fest an die inneren Oberflächen der Böden gebunden und sind daher wenig mobil. Dadurch ist Phosphor aber auch nicht gut pflanzenverfügbar, wird oft immer noch im Überschuss gedüngt und die Aufdüngung vieler Böden ist enorm [6]. Gerade in Bächen werden teilweise noch hohe Phosphorkonzentrationen gefunden. Während seit Mitte der 1980er Jahre die Punktquellen, Einleitungen durch z. B. Tierzucht, deutlich reduziert werden konnten, gelang das bei den diffusen Einträgen, der langsameren aber stetigen Auswaschung aus Böden, nicht [20]. Für die atmosphärischen P-Einträge lagen bis in die 1980er Jahre wenige Informationen vor, weshalb an der Biologischen Station Zingst eine Langzeitmessreihe begonnen wurde. Zunächst wurde für die DZBK eine direkte Deposition von jährlich 15,2 t P geschätzt [31]. Stickstoffverbindungen sind demgegenüber recht mobil und so gelangen sie überwiegend über diffuse Quellen in Küstengewässer. Während Phosphat fast nur an Seston bzw. resuspendierten Sedimentpartikeln aus einem Gewässer ausgetragen werden kann, wird Nitrat auch über Denitrifikation (unter anoxischen Bedingungen z. B. im Sediment) aus dem aquatischen System ausgetragen. Das funktioniert im Gegensatz zur Phosphatfreisetzung auch dann, wenn nur das Sediment oder gar ausschließlich seine tieferen Horizonte anoxisch sind.

Drei wichtige Nährelemente in ihren Bindungsformen als organische Substrate für Bakterien und die Konsumenten, als anorganische Pflanzennährstoffe und als Gesamtelementkonzentration mit den üblichen Abkürzungen

	Substrate für Bakterien und Konsumenten	Nährstoffe für Primärproduzenten	Nährelemente¹
C	DOC, POC, organisches Material	DIC : CO ₂ und Hydrogencarbonat	TOC
N	PON und DON: Aminosäuren und Proteinen	DIN , vor allem Nitrat und Ammonium	TN
P	POP und DOP: z. B. DNA	DIP , vor allem Phosphat	TP

¹ T: total oder gesamt, P: partikulär (überwiegend in Biomasse), D: gelöst (dissolved), O: organisch, I: anorganisch (inorganic). Beispiel POC = partikulärer organischer Kohlenstoff

In den **Sedimenten** der DZBK kam es mit zunehmender Eutrophierung zu einer Anreicherung von organischem Material aus abgestorbenem Phytoplankton und Makrophyten. Fast die Hälfte des Barther Boddens, der mit der größten Frequenz immer wieder untersucht wurde, waren schlickig (>5 % organischer Gehalt an der Trockenmasse). Diese Flächen befinden sich überwiegend in der Mitte der Becken an tieferen Stellen [32]. Ob diese räumliche Verteilung für die Ökosystemfunktion relevant ist, wird in [33] diskutiert, denn mit höheren organischen Gehalten oder in tieferen, weniger gut resuspendierbaren Gewässerteilen haben Sedimente auch einen größeren Wassergehalt. Es wurde auch interpretiert, dass die stark wechselnden Eigenschaften der Sedimente an einer Stelle durch hohe Umlagerungspotentiale oder –aktivitäten bedingt sind. Diese hohe Sedimentmobilität wurde mit der Freisetzung von Nährstoffen in Verbindung gebracht. Unterhalb einer mehreren Millimeter hohen Sedimentauflage sind die meisten Sedimente der DZBK anoxisch. Die darin stattfindende Phosphatfreisetzung konnte jedoch auch in den 1980er Jahren *in situ* nicht bestätigt werden, wenn nicht das Überstandswasser künstlich „erstickt“ wurde [4]. Das bedeutet, dass die durchgehend oxische Wassersäule und die oxische Sedimentauflage aus frischem sedimentiertem Phytoplankton eine Freisetzung von Phosphat in die Wassersäule be- oder verhindern. Noch weiter eingeschränkt wird die Phosphatfreisetzung durch die sehr hohe Sorptionskapazität der Sedimente [40]. Hohe und großflächige Phosphatkonzentrationen im Wasser wurden nur episodisch beobachtet, wie z. B. in den Wintern 1995/96 und 1996/97 unter lange andauernder Eisbedeckung gemessen (Abb. 3A).

3 Eutrophierung – am Beispiel der Darß-Zingster Boddenkette

Die gesamte Ostsee ist in den letzten hundert Jahren stark durch den Eintrag von Nährstoffen, vor allem Phosphor und Stickstoff beeinflusst worden [3]. Küstengewässer sind besonders stark betroffen, da sie die Schnittstelle zwischen dem Einzugsgebiet der Flüsse und der offenen Ostsee bilden. Der Prozess der Überdüngung aquatischer Ökosysteme durch Pflanzennährstoffe und die daraus gesteigerte Produktion wird als **Eutrophierung** bezeichnet. Dadurch wird vor allem die Produktion des Phytoplanktons angeregt, was zu einer starken Trübung des Wasserkörpers führt. Das Unterwasserlichtklima verschlechtert sich. Häufig verschwindet die Unterwasservegetation und kann daraufhin keine großen Bestände mehr bilden [36]. Damit gehen deren Funktionen im Ökosystem, z. B. als Rückzugsort für Fischlarven und Zooplankton, verloren. Die hohe Biomasse des Phytoplanktons gefährdet das Ökosystem außerdem dadurch, dass sie am/im Sediment zersetzt wird. Das zehrt Sauerstoff. Sollte die Zehrung so groß sein, dass der gesamte Wasserkörper betroffen ist, kommt es zum sogenannten „Umkippen“ verbunden mit einem auffälligen Fischsterben (Rumphorst 1932, zitiert in Wundsch 1968, zitiert in [42]). In diesem Fall kann Phosphat aus dem Sediment freigesetzt werden, so dass die ganze Wassersäule weiter eutrophiert wird. Außerdem führt eine Eutrophierung unter Umständen zur Dominanz unerwünschter und gefährlicher Arten. Das sind Blüten toxischer Cyanobakterien [21] oder Aufwuchsalgen, die die Makrophyten durch Beschattung, Konkurrenz um Nährstoffe und das Anlocken von Grazern weiter schädigen (z. B. [23]). Das Ökosystem verändert sich durch die Eutrophierung nicht linear sondern in plötzlichen Schüben, die nicht direkt reversibel sind. Je nach Art der veränderten Lebensgemeinschaften kann eine Rückentwicklung zum ungestörten Zustand mehrere Jahrzehnte dauern. Oft ist das

gar nicht möglich, weil sich auch das Umfeld geändert hat bzw. dessen historischer Zustand nicht wiederherstellen lässt (z. B. Öffnung zur Ostsee, Landnutzung).

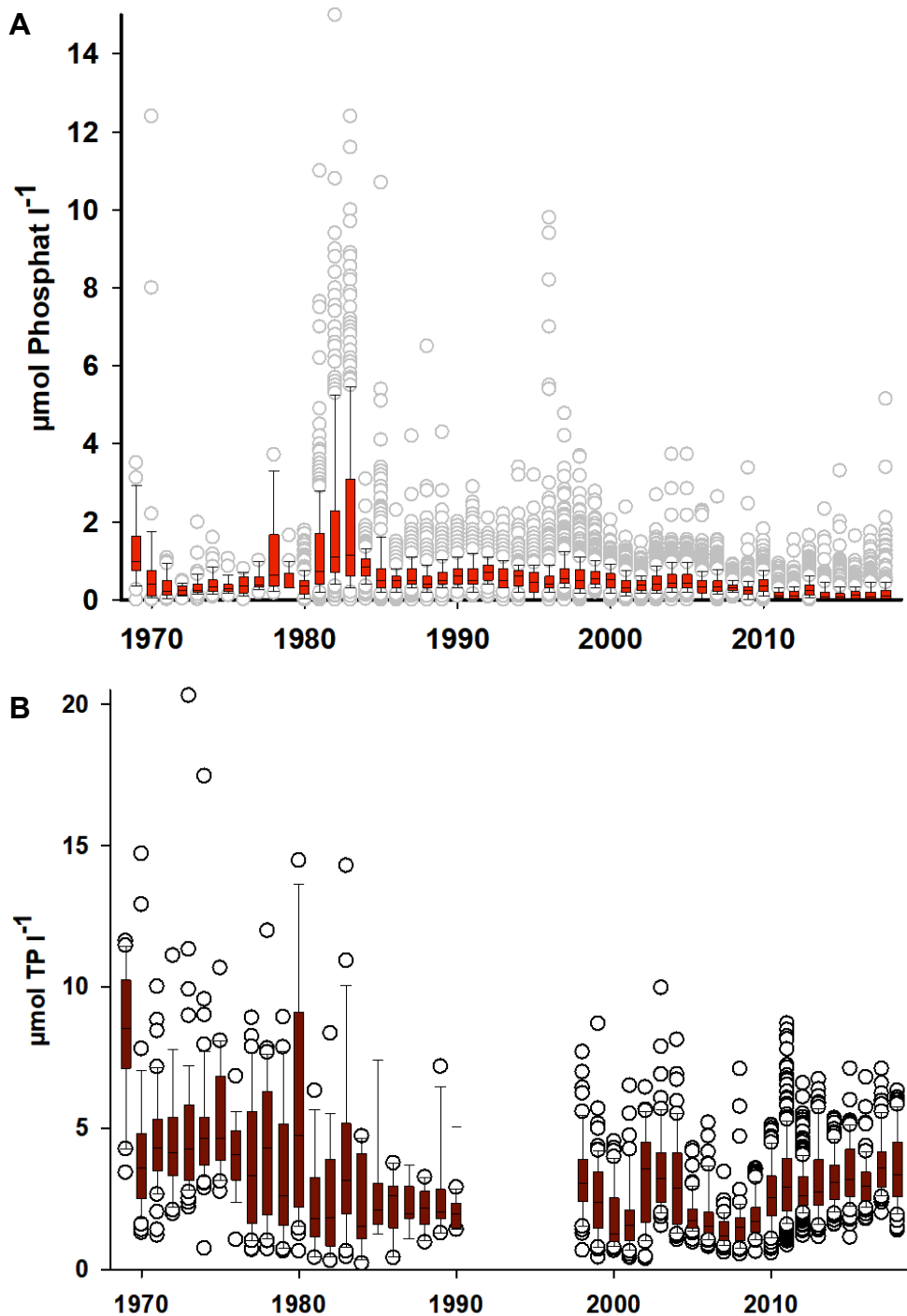


Abb. 3: **A:** Phosphat ($\mu\text{mol l}^{-1}$) im Zingster Strom (Messungen 1969–1976 am Ein- und Ausgang, 1–2 x monatlich, 1977–1979 an Station DB 8, dem östlichen Ausgang zum Barther Bodden, der Mitte des Zingster Stroms, gelegentlich an der Meiningenbrücke, 2 x monatlich, Daten Wasserwirtschaftsdirektion Küste und Biologische Station Zingst) und seit 1980 täglich in der Mitte des Zingster Stroms (eigene Daten). **B:** Gesamtphosphor ($\mu\text{mol l}^{-1}$) im Zingster Strom (Messungen 1969–1976 am Ein- und Ausgang, 1–2 x monatlich, 1977–1990 an Station DB 8, dem östlichen Ausgang zum Barther Bodden, 2 x monatlich, Daten Wasserwirtschaftsdirektion Küste und seit 1998 wöchentlich in der Mitte des Zingster Stroms (eigene Daten). Box: Interquartilabstand, Linie in Box: Jahresmedian, Whisker: 10 und 90 %-Perzentilen, Kreise: Ausreißer

Die Auswirkungen der Eutrophierung auf die Ökosystemfunktionen können nur mit **langen und sehr dichten Datenreihen** beschrieben werden. Deshalb wird hier wieder auf das Beispiel der DZBK zurückgegriffen. Für die Jahre vor 1969 gibt es nur episodische Daten zu Nährstoffen, abiotischen Parametern und biotischen Kompartimenten in der Darß-Zingster Boddenkette. Ab 1969 wurden zunächst wöchentlich bis monatlich und ab 1980 täglich im Zingster Strom Nährstoffe gemessen (Abb. 3A). Auffällig waren die hohen Phosphatkonzentrationen, die sich bis Mitte der 1980er Jahre dramatisch erhöhten. Die Gesamtphosphorgehalte waren bis Mitte der 1980er Jahre auch deutlich erhöht (Abb. 3B).

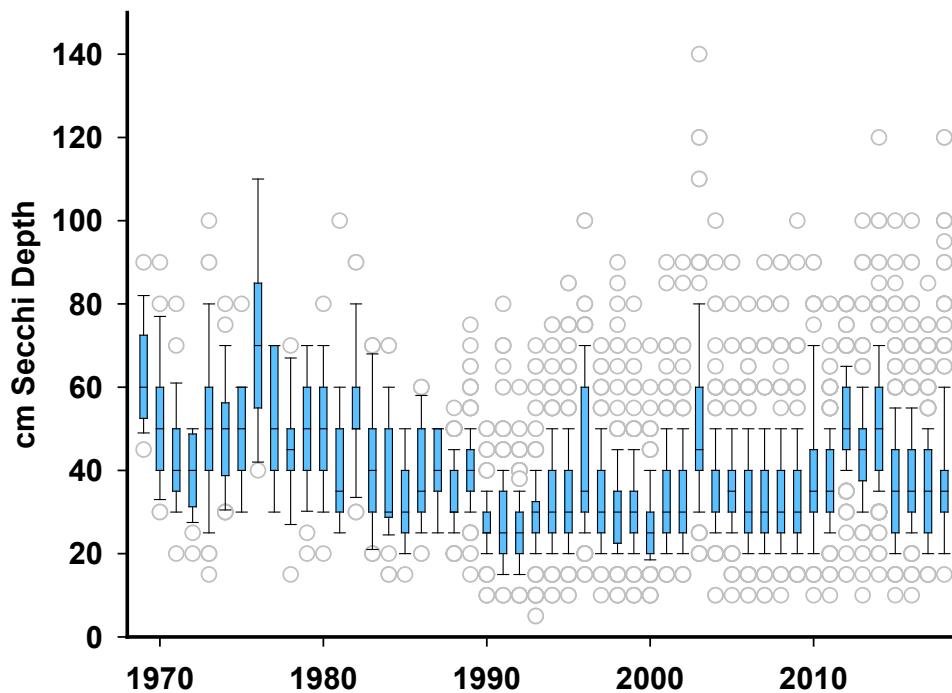


Abb. 4: Secchitiefe (cm) im Zingster Strom (Messungen 1969–1976 am Ein- und Ausgang, 1–2 x monatlich, 1977–1987 an Station DB 8, dem östlichen Ausgang zum Barther Bodden, der Mitte des Zingster Stroms, gelegentlich an der Meiningenbrücke, 2 x monatlich, Daten Wasserwirtschaftsdirektion Küste und Biologische Station Zingst) und seit 1988 täglich in der Mitte des Zingster Stroms (eigene Daten). Box: Interquartilabstand, Linie in Box: Jahresmedian, Whisker: 10 und 90 %-Perzentilen, Kreise: Ausreißer

Das Unterwasserlichtklima verschlechterte sich eutrophierungsbedingt (Abb. 4). Dadurch kam es in den 1980er Jahren zu einem Umbau aller biotischen Kompartimente und der Nahrungsnetze (Abb. 5). Ab Mitte der 1980er Jahre gingen die Nährstoffkonzentrationen leicht zurück. Vielleicht griff die Änderung des Güllemanagements ab 1985 bereits [52]. Ab Mitte der 1990er Jahre verringerten die neu gebauten Kläranlagen die Phosphoreinträge weiter.

Die Änderungen der biotischen Komponenten (Abb. 5), die zwischen Anfang und Ende der 1980er Jahre festgestellt wurden, sind nicht nur quantitativ, sondern auch zu einem Teil auch qualitativ von Bedeutung. Im Phytoplankton vollzogen sich in den 1980er Jahren entscheidende Änderungen der Biomassezusammensetzung (Abb. 6). Kieselalgenblüten im Frühjahr, wie sie für die Ostsee und viele Seen typisch sind, fielen zunehmend aus [53] (sowie eigene spätere Beobachtungen). Grünalgen hatten in den 1980er Jahren große Anteile an der Biomasse. Größere Cyanobakterienkolonien oder

Fäden gingen zurück. Die zuvor beobachteten recht großen Bakterien [24] (Wasmund persönliche Mitteilung) wurden 1991 erstmals sicher den **Cyanobakterien** zugeordnet, konnten quantifiziert und später dem *Cyanobium*-Typ zugeordnet werden. Heutzutage stellen sie einen wesentlichen Teil der Phytoplanktonbiomasse [46],[1]. Sie kommen sowohl einzeln (sogenanntes Picophytoplankton, <2 µm) als auch in verschiedensten Kolonien (10–50 µm Durchmesser) vor. Diese α-Picocyanobakterien sind als Zellen sehr klein (<2 µm), sehr grundständig im Stammbaum (urtümlich, einfach) und verfügen wohl nicht über die Fähigkeiten zur Toxinbildung und Stickstoffbindung. Damit sind sie nicht in derselben funktionellen Gruppe, die andere Cyanobakterien ausfüllen. In der DZBK hat ihre Dominanz in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen.

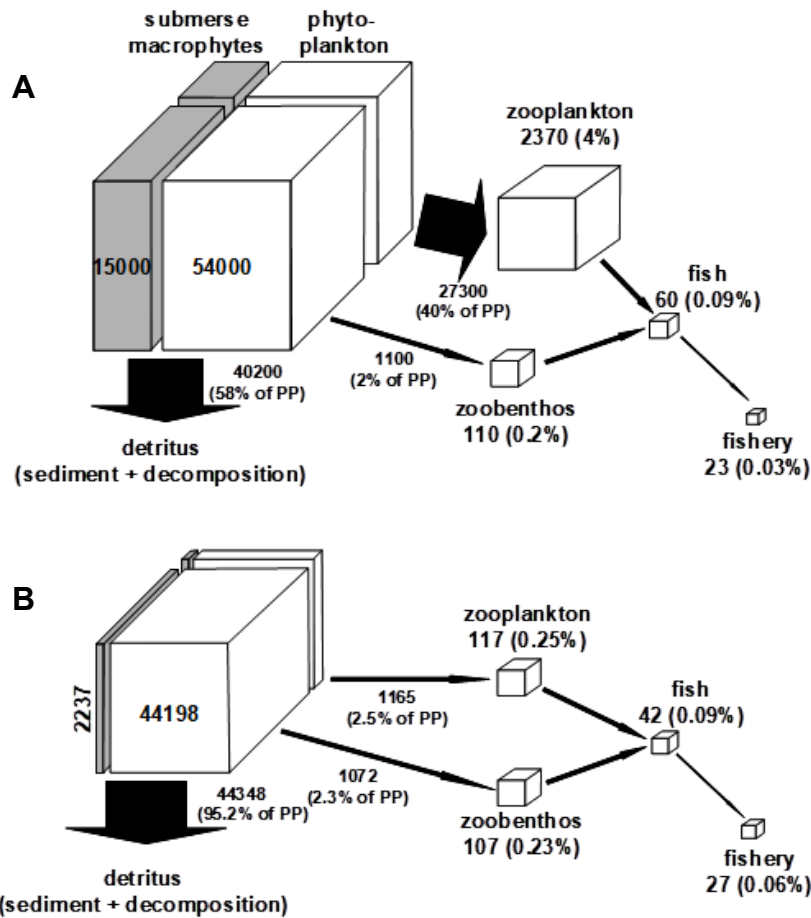


Abb. 5: Primärproduktion und Kohlenstoffweitergabe im Nahrungsnetz der Darß-Zingster Boddenkette (Barther Bodden) 1978 (A) und nach weiter fortschreitender Eutrophierung 1985 (B). Biomasse: kg ha⁻¹ PP (Primärproduktion) kg ha⁻¹ a⁻¹. modifiziert nach Schiewer [37]

Der in Abbildung 5 skizzierte Rückgang der **Zooplankton**biomasse zwischen den 1970er und den 1980er Jahren war nur vorübergehend, offensichtlich weil der wichtigste Copepode *Eurytemora affinis* in 2 Jahren gar keine und danach einige Jahre nur geringe Biomassen entwickelte (Abb. 7). Es müssen immer mehrere bis viele Jahre analysiert werden, damit episodische Ereignisse nicht überinterpretiert werden. Vielmehr scheint das Fehlen von Cladoceren, den Wasserflöhen, die im Süßwasser einen entscheidenden Fraßdruck auch auf kleine Phytoplankter ausüben, in einigen Brackwasserlagunen (<10 PSU), wie der DZBK oder den Nordrügensch Bodden,

für ein „Versagen“ der sogenannten Top-Down-Kontrolle zu führen. Die zahlreichen Rotatorien können diese Funktion zumindest quantitativ nicht übernehmen. Das heißt, dass der Zooplanktonfraß weder die Phytoplanktonproduktion noch deren –biomasse begrenzen kann. Anfang der 1980er Jahre wurden in der DZBK zuerst die Armleuchteralgen (Characeen) von den höheren Unterwasserpflanzen, wie dem Kammleuchtkraut *Stuckenia pectinata*, abgelöst [10] (Abb. 8). Neben der geänderten Artenzusammensetzung der submersen Vegetation verringerte sich die Ausbreitungstiefe von 2 m auf ca. 1 m Wassertiefe. Im Flachwasser (<1 m Wassertiefe) beläuft sich der Bedeckungsgrad auf maximal 70 % des Bodengrunds.

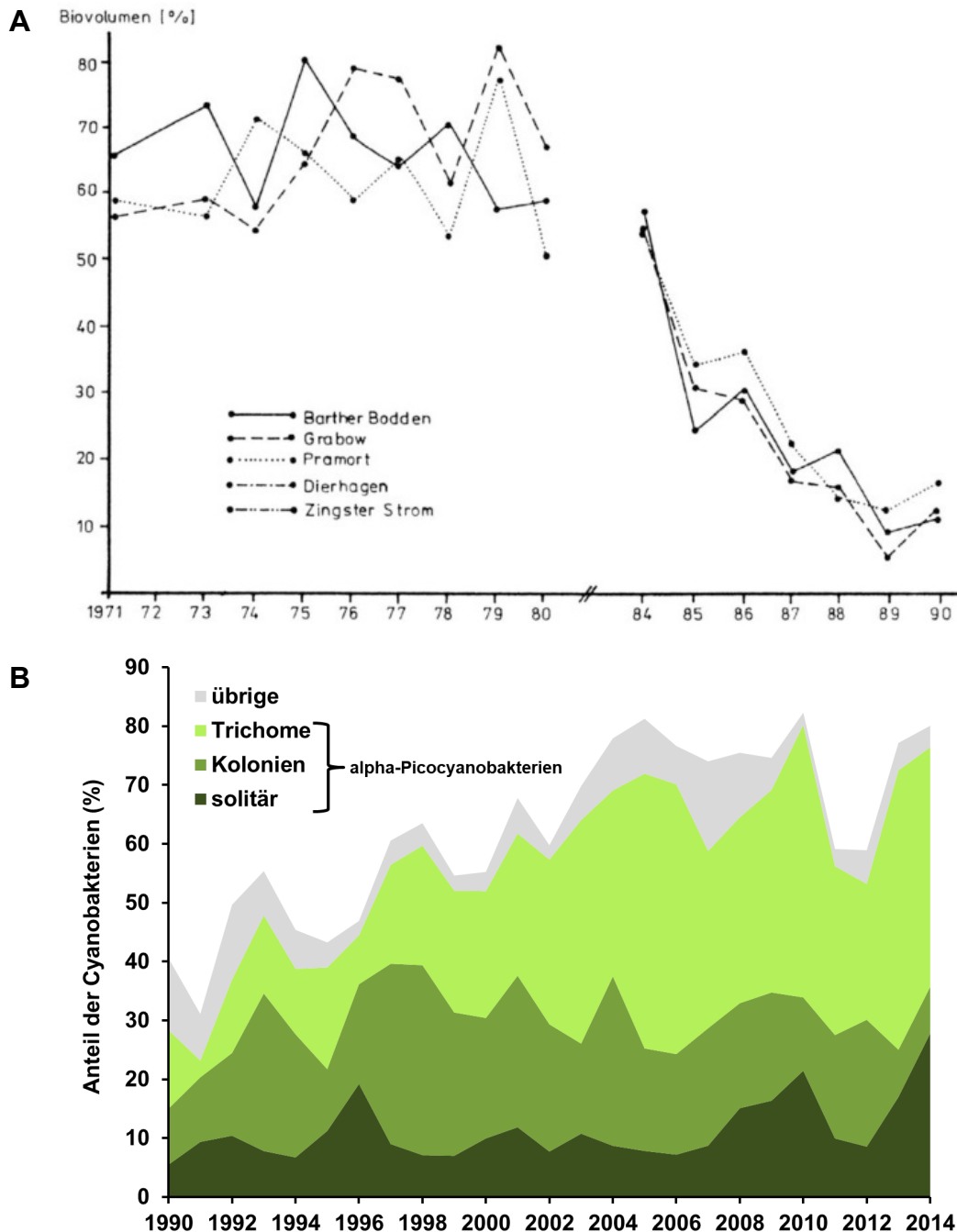


Abb. 6: A: Anteil der Cyanobakterien am Phytoplankton an verschiedenen Orten der DZBK [53]. B: Anteil der Cyanobakterien am Phytoplankton im Zingster Strom.

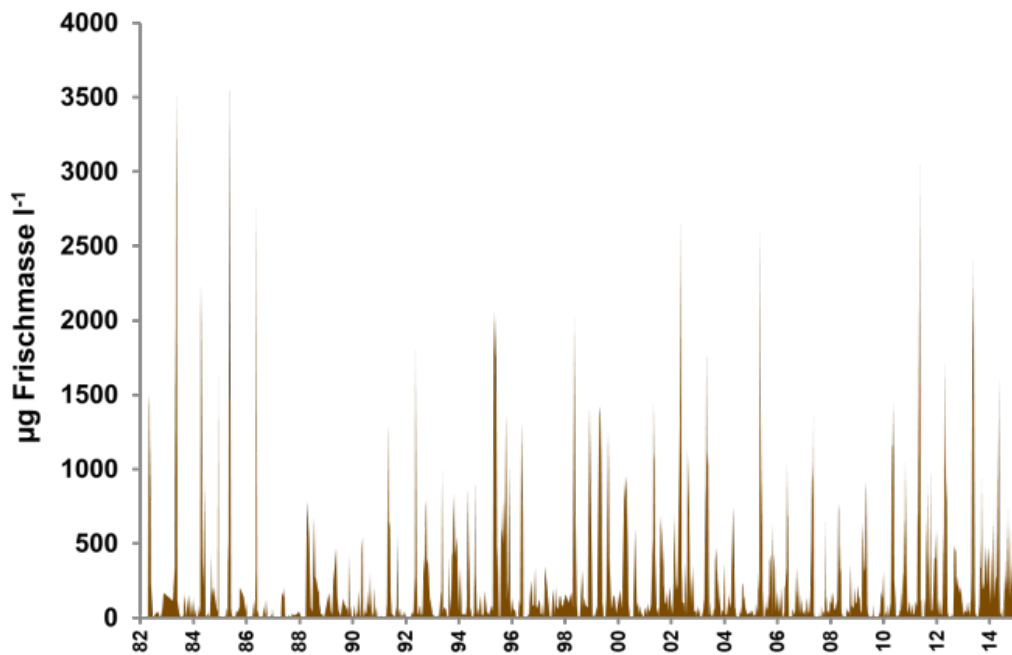


Abb. 7: Biomasse von *Eurytemora affinis* (μg Frischmasse l^{-1}) (Daten aus [16]), ab 2010 eigene Daten.

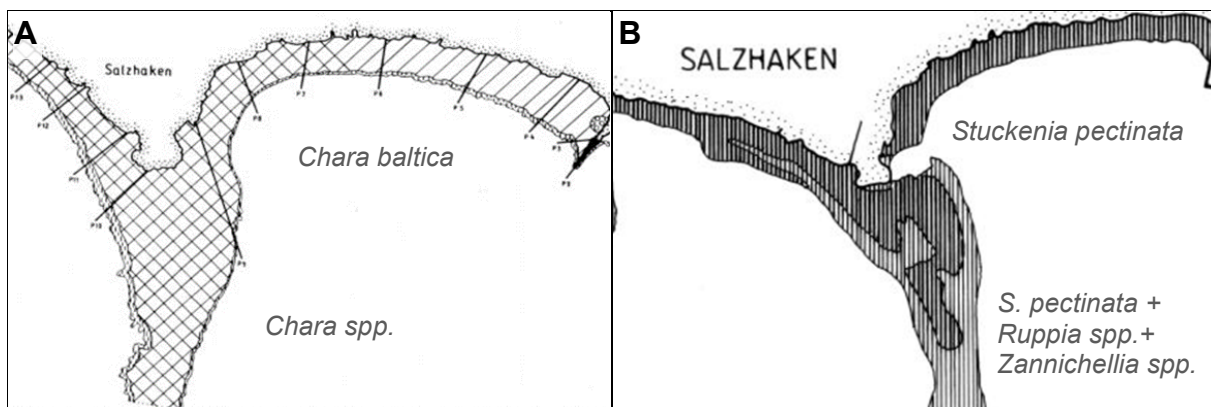


Abb. 8: **A:** Makrophytenbesiedlung des nördlichen Barther Boddens 1988 [49]. **B:** Makrophytenbesiedlung des nördlichen Barther Boddens 1994 [39].

4 Multiple stabile Zustände von Flachwasserökosystemen

Flachwasserökosysteme mit dichter Unterwasservegetation sind reich strukturiert und besitzen eine hohe Biodiversität [14],[48]. Dieser Lebensraum kommt vor allem bei niedrigen bis mäßig hohen Nährstoffkonzentrationen vor. Klares Wasser ermöglicht gutes Wachstum dieser Vegetation, die sich mit Nährstoffen nicht nur aus dem Wasser, sondern vor allem auch aus den Sedimenten versorgen kann. Die dichte Vegetation kann zudem verhindern, dass Wellen auf die Sedimente einwirken und diese aufwirbeln können (sogenannte Resuspension). Wirbellose Kleintiere – sogenannte Invertebraten – finden in der Vegetation reichlich Nahrung in Form von Aufwuchsalgen (Epiphyten) und werden von der Vegetation vor Fraßfeinden, vor allem Fischen, geschützt; diese Kleintiere kommen daher in hoher Dichte und Vielfalt vor.

Für Wasservögel und Fische sind Flachwasserökosysteme mit dichter Unterwasservegetation wichtige Habitate für Rast, Brut bzw. Ablaichen mit einem reichen Nahrungsangebot.

Das Phytoplankton steht in direkter Konkurrenz mit der dichten Vegetation um die im Wasser verfügbaren Nährstoffe. Das tierische Plankton (Zooplankton) wird durch die Vegetation vor Fischfraß geschützt, kann sich daher gut entwickeln und übt einen hohen Fraßdruck auf das Phytoplankton aus: Beide Prozesse begrenzen das Phytoplanktonwachstum, das Wasser bleibt also klar. Klares Wasser wiederum begünstigt Raubfische wie Hecht und Barsch, die sich visuell orientieren und unter diesen Bedingungen eine hohe Effizienz ihres Beutefangs erreichen können. Die Friedfische sind dadurch einem hohen Fraßdruck ausgesetzt und können keine hohen Dichten entwickeln, was wiederum den Invertebraten und dem Zooplankton zugute kommt. Licht ist der Schlüsselfaktor: Durch Konkurrenz um Nährstoffe und den Schutz von Kleintieren vor Räubern (Refugiumfunktion) begrenzt die dichte Unterwasservegetation das Phytoplanktonaufkommen und verbessert die Lichtverfügbarkeit im Wasser, was ihr selbst wieder zugute kommt: Der Kreis schließt sich. Diese Rückkopplungsmechanismen stabilisieren den Lebensraum im sogenannten „Klarwasserzustand“.

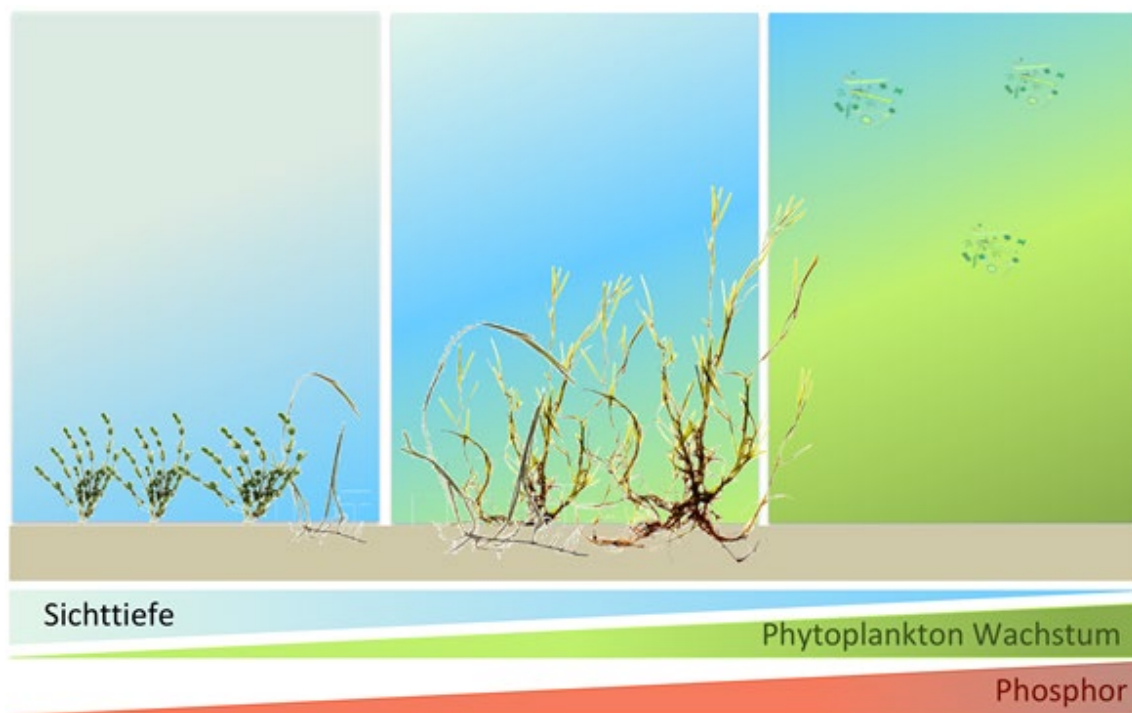


Abb. 9: Übersicht des Eutrophierungsprozesses nach Verhofstad et al. [51] verändert. Links: Stabiler Klarwasserzustand mit Dominanz von Grundrasen (v. a. Armleuchteralgen); Mitte: instabiler Klarwasserzustand mit Dominanz von hochwüchsigen Unterwasserpflanzen; Rechts: trüber Zustand mit Phytoplanktondominanz.

Eine steigende Nährstoffbelastung wird von einem Ökosystem mit Unterwasservegetation zunächst „abgepuffert“. Eine ausreichend große Störung (z. B. Sedimenteintrag, Nährstoffpulse) kann das System aber über einen bestimmten kritischen Punkt, den sogenannten „Tipping Point“, bringen, was zum plötzlichen Zusammenbruch der Unterwasservegetation führt. Mit dem Zusammenbruch werden die von der Vegetation ausgelösten Rückkopplungsmechanismen unwirksam, die Lichtverfügbarkeit noch schlechter und ein Wachstum der Vegetation damit noch weiter reduziert.

Das Ökosystem geht in den sogenannten „trüben Zustand“ über (Abb. 9). Eine Resuspension der Sedimente kann nicht mehr durch die Unterwasservegetation vermindert werden. Eine Remineralisierung der Nährstoffe durch Mikroorganismen in der Wassersäule [37] sowie häufig ein hoher Nährstoffaustausch zwischen Wasser und Sediment führen zur Eigendüngung des Wasserkörpers. Obwohl ausreichend Nahrung in Form von Phytoplankton vorhanden ist, kann das Zooplankton dieses nicht reduzieren: zum einen kann das Phytoplankton aus „ungenießbaren“ Formen bestehen [8], zum anderen ist Zooplankton selbst starkem Fraßdruck durch Fische ausgesetzt. Nach dem Zusammenbruch der Unterwasservegetation fehlt dem Zooplankton ein Refugium, in dem es Schutz suchen könnte. Resuspension und hohe Phytoplankton-dichten führen zu schlechter Lichtverfügbarkeit, was nicht nur eine erneute Expansion der Unterwasservegetation verhindert, sondern auch einen effizienten Beutefang der Raubfische. Die Friedfische sind daher einem geringeren Fraßdruck ausgesetzt und vermehren sich stark, stehen aber gleichzeitig in direkter Nahrungskonkurrenz zueinander und wachsen langsam. Eine „Verbüttung“ setzt ein, also eine Ausbildung dichter, aber kleinwüchsiger Fischbestände [22]. Wieder schließt sich der Kreis: Auch der trübe Zustand wird durch Rückkopplungsmechanismen stabilisiert [9],[22]. Wieder ist Licht - oder besser gesagt der Mangel daran - der Schlüsselfaktor.

Multiple stabile Zustandsformen mit abrupten Übergängen zwischen der Klarwasserphase und der trüben Phase wurden zunächst für Flachseen beschrieben [9],[36],[11], später aber auch für flache Meeresökosysteme [19] und Brackwasserlagunen der Ostsee [37],[12],[30],[34] festgestellt.

5 Ökosystemleistungen und Ökosystemfunktionen

Neben der formellen Bewertung verschiedenster Ökosystemleistungen, die im ersten Teil der Broschüre dargestellt sind, wurden in einem zweiten Komplex des Vorhabens – im Sinne der „Supporting Services“ aus dem Millennium Ecosystem Assessment [28],[15] – verschiedene Ökosystemfunktionen untersucht, zu denen es bisher nur wenige belastbare Daten gab. Das betrifft stark strukturierte und hoch variable Grenzen der aquatischen Ökosysteme zum Land, über die insbesondere Nährstoffe in die Lagunen ein- oder ausgetragen werden.

Zu diesen funktionalen Inhalten der nachfolgenden Beiträge [50],[33],[8] zählen zum Beispiel die Übergangszone von Land zu Wasser (Einfluss des Hinterlands und die Bedeutung der Schilfgürtel für das aquatische System [50]. Umfassende Nahrungsnetzanalysen, die fast alle Teile der Lebensgemeinschaften in Wasser und Sediment berücksichtigten wurden mit der Stoffweitergabe verknüpft [33]. Die Nährstoffsituation in der DZBK wurde neu bewertet (Phosphorbudgets, Limitation der Phytoplanktons durch Nährstoffe). Außerdem wurden die Einflussmöglichkeiten auf Nahrungsnetze experimentell untersucht [8].

6 Ausblick

In Zukunft müssen weitere Funktionen und Eigenschaften der inneren Küstengewässer an der südlichen Ostseeküste aufgeklärt werden. Vor allem die Einträge aus diffusen Nährstoffquellen (Bäche, Drainagen, Entwässerungsgräben, wiedervernässte Flächen) müssen mit einer größeren Datendichte belegt werden.

Die Stofftransporte und Mischung der Wasserkörper in der stark gegliederten DZBK müssen in hoher räumlicher Auflösung in einem hydrologischen Modell abgebildet werden. Für die DZBK gibt es 50 jährige sehr dichte Datenreihen, die auch in Zukunft weitergeführt werden. Außerdem hat sie durch ihre Beckenstruktur einen stabilen Eutrophierungsgradienten, der die Aufklärung von Eutrophierungsphänomenen im gleichen Klima gestattet. Die Auswirkungen kurz- und mittelfristiger (nasse Sommer, Eiswinter) meteorologischer und hydrologischer Ereignisse können ebenfalls nur vor dem Hintergrund eines langfristigen Monitorings herausgearbeitet werden.

Quantitative Angaben zur Biomasse und Artenzusammensetzung von Protisten, der benthischen Diatomeen, der Epiphyten auf und größerer Krebstiere sowie kleiner Fische in der Unterwasservegetation sind bis jetzt nur lückenhaft. Die Leistungen dieser Gemeinschaften und ihr Einfluss auf die Nahrungsnetze, müssen ermittelt werden. Der Fraßdruck des Zooplanktons auf das Phytoplankton muss experimentell mit verschiedenen Methoden im Vergleich ermittelt werden.

Obwohl die Primärproduktionsmessungen als etabliert gelten, gibt es zahlreiche Probleme bei der Umrechnung der in kleinen Messkammern (meist einige ml) ermittelten Photosyntheseraten auf die tatsächliche Primärproduktion *in situ* bzw. in der Wassersäule [45]. So ist die Respiration der Primärproduzenten am Tag anderes als in der Dunkelheit bzw. in der Nacht. Es gibt eine enorme Variabilität einzelner Aktivitäten in Raum und Zeit. Etablierte Methoden der Primärproduktionsmessung werden dem nicht gerecht. Die DZBK eignet sich als Modellsystem besonders gut, weil es die langjährigen Datenreihen gibt.

Diese Aufzählungen von aktuellen Forschungsinhalten und zukünftigen Forschungsfragen zeigen deutlich, dass insbesondere im Bereich der vertieften Aufklärung funktionaler ökosystemarer Zusammenhänge bei der Produktion von Ökosystemleistungen ein breites Feld offener Fragen besteht, die zur besseren Erklärung der menschlichen Nutzungen des Küstenraums führen und somit zur Optimierung der Nachhaltigkeit dieser Nutzungen fundamentales Wissen beitragen können.

Literatur

- [1] Albrecht M., Pröschold, T. & Schumann, R., 2017. Identification of Cyanobacteria in a Eutrophic Coastal Lagoon on the Southern Baltic Coast. *Frontiers in Microbiology* 8: article 923.
- [2] Arndt, H., Jost, G. & Wasmund, N., 1990. Dynamics of pelagic ciliates in eutrophic estuarine waters: Importance of functional groups among ciliates and responses to bacterial and phytoplankton production. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 34: 239–245.
- [3] Atkins, J. P., Burdon, D., Elliott, M. & Gregory, A. J., 2011. Management of the marine environment: integrating ecosystem services and societal benefits with the DPSIR framework in a systems approach. *Marine Pollution Bulletin* 62: 215–226. DOI: [10.1016/j.marpolbul.2010.12.012](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.12.012).
- [4] Baader, G. & Schlunbaum, G., 1982. Sedimentchemische Untersuchungen in Küstengewässern der DDR. Teil 12: Untersuchungen zur Phosphatfreisetzung und zur Sauerstoffzehrung an der Sediment/Wasser-Kontaktzone in flachen eutrophen Küstengewässern. *Acta hydrochimica et hydrobiologica* 10: 153–166.
- [5] Bachor, A., Carstens, M., Prange, S. & von Weber, M., 2013. Zur Entwicklung und zum Stand der Nährstoffbelastung der Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns. *Berichte zur Gewässergüte*. Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie MV.
- [6] Behrendt, H., 1996. Quantifizierung der Nährstoffeinträge aus Flußgebieten des Landes Mecklenburg-Vorpommern. Material zur Umwelt in Mecklenburg-Vorpommern, Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern.

- [7] Bennett, E. M., Cramer, W., Begossi, A., Cundill, G., Díaz, S., Egoh, B. N., Geijzendorffer, I. R., Krug, C. B., Lavorel, S., Lazos, E. & Lebel, L., 2015. Linking biodiversity, ecosystem services, and human well-being: three challenges for designing research for sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 14: 76–85.
- [8] Berthold, M. & Schumann, R., 2019. Die Produktionssteuerung innerer Küstengewässer durch Nährstoff- und Fraßmanipulation. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 99–108.
- [9] Blindow, I., Andersson, G., Hargeby, A. & Johansson, S., 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30: 159–167.
- [10] Blindow, I. & Meyer, J., 2015. Methodenstudie zur Sedimentation im Flachwasserbereich des Grabow (Darß-Zingster Boddenkette). *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 25: 73–91.
- [11] Capon, S. J., Lynch, A. J. J., Bond, N., Chessman, B. C., Davis, J., Davidson, N., Finlayson, M., Gell, P. A., Hohnberg, D., Humphrey, C., Kingsford, R. T., Nielsen, D., Thomson, J. R., Ward, K. & Mac Nally, R., 2015. Regime shifts, thresholds and multiple stable states in freshwater ecosystems: a critical appraisal of the evidence. *Science of The Total Environment* 554: 122–130.
- [12] Dahlgren, S. & Kautsky, L., 2004. Can different vegetative states in shallow coastal bays of the Baltic Sea be linked to internal nutrient levels and external nutrient load? *Hydrobiologia* 514: 249–258.
- [13] Duarte, C. M., Losada, I. J., Hendriks, I. E., Mazarrasa, I., Marbà, N. & 2013. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nature Climate Change* 3: 961–968. DOI: [10.1038/nclimate1970](https://doi.org/10.1038/nclimate1970).
- [14] Duffy, J. E., 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 311: 233–250.
- [15] Duraiappah, A. K., Naeem, S., Agardy, T., Ash, N. J., Cooper, H. D., Diaz, S., Faith, D. P., Mace, G., McNeely, J. A., Mooney, H. A. & Oteng-Yeboah, A. A., 2005. Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis; a report of the Millennium Ecosystem Assessment.
- [16] Feike, M. & Heerkloß, R., 2008. Long-term stability of the seasonal succession of different zooplankton species in a brackish water lagoon (southern Baltic Sea). *Hydrobiologia* 611: 17–28.
- [17] Garstecki, T., Verhoeven, R., Wickham, S. A. & Arndt, H., 2000. Benthic-pelagic coupling: a comparison of the community structure of benthic and planktonic heterotrophic protists in shallow inlets of the southern Baltic. *Freshwater Biology* 45: 147–167.
- [18] Grunewald, K. & Bastian, O., (Hrsg.), 2015. Ecosystem services – Concept, methods and case studies. Springer.
- [19] van der Heide, T., van Nes, E. H., Geerling, G. W., Smolders, A. J. P., Bouma, T. J. & van Katwijk, M. M., 2007. Positive Feedbacks in Seagrass Ecosystems: Implications for Success in Conservation and Restoration. *Ecosystems* 10 (8): 1311–1322.
- [20] Hennings, U., Kape, H.-E., Koch, F. & Lehmann, E., 2011. Konzept zur Minderung der diffusen Nährstoffeinträge aus der Landwirtschaft in die Oberflächengewässer und in das Grundwasser in Mecklenburg-Vorpommern. Ministerium für Landwirtschaft, Umwelt und Verbraucherschutz MV.
- [21] Huisman, J., Codd, G. A., Paerl, H. W., Ibelings, B. W., Verspagen, J. M. H. & Visser, P. M., 2018. Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology* 16: 471–483.
- [22] Jansson, M., Persson, L., de Roos, A. M., Jones, R. I. & Tranvik, L. J., 2007. Terrestrial carbon and intraspecific size-variation shape lake ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 316–322.
- [23] Jiménez-Ramos, R., Egea, L. G., Vergara, J. J. & Brun, F. G., 2018. Nutrient load and epiphytes are drivers of increased herbivory in seagrass communities. *Marine Ecology Progress Series* 599: 49–64.
- [24] Jost, G., 1983. Zur Struktur und Funktion der Bakterien im Pelagial eines flachen eutrophen Ostsee-Ästuars. Dissertation. Universität Rostock.
- [25] Jost, G. & Nausch, G., 1980. Zielsetzung und Realisierung der „SYNOPTA '79“. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Wilhelm-Pieck-Universität Rostock – Mathematisch-naturwissenschaftliche Reihe* 29: 1–4.
- [26] Kandziora, M., Burkhard, B. & Müller, F., 2013. Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators - A theoretical matrix exercise. *Ecological Indicators* 28: 54–78.

- [27] Lozán, J. L., Lampe, R., Matthäus, W., Rachor, E., Rumohr, H. & von Westernhagen, H., (Hrsg.) 1996. Warnsignale aus der Ostsee. Wissenschaftliche Fakten. Paey Buchverlag im Blackwell Wissenschaftsverlag Berlin.
- [28] MEA (Millennium Ecosystem Assessment), 2005. Ecosystems and human well-being (Vol. 5). Washington, DC: Island press.
- [29] Müller, F. & Burkhard, B., 2007. An ecosystem based framework to link landscape structures, functions and services. In: Mander, Ü., Wiggering, H. & Helming, K. (Hrsg.): Multifunctional Land Use – Meeting Future Demands for Landscape Goods and Services. Springer: 37–64.
- [30] Munkes, B., 2005. Eutrophication, phase shift, the delay and the potential return in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea. *Aquatic Sciences* 67: 372–381.
- [31] Nausch, G., 1983. Phosphoreintrag aus Niederschlägen im Küstenbereich der DDR. *Acta hydrochimica et hydrobiologica* 11: 151–154.
- [32] Nausch, G. & Schlunbaum, G., 1984. Sedimentchemische Untersuchungen in Küstengewässern der Deutschen Demokratischen Republik Teil 17. Spezielle Untersuchungen zur Dynamik der Oberflächensedimente eines flachen Boddengewässers. *Acta hydrochimica et hydrobiologica* 12: 61–72.
- [33] Paar, M, Li, H.-T. & Blindow, I., 2019, Die Rolle der Unterwasservegetation im Nahrungsnetz der Küstengewässer. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 85–98.
- [34] Rosqvist, K, Mattila, J., Sandström, A., Snickars, M. & Westerborn, M., 2010. Regime shifts in vegetation composition of Baltic Sea coastal lagoons. *Aquatic Botany* 31 (1): 39–46. DOI: [10.1016/j.aquabot.2010.03.002](https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.03.002).
- [35] Rova, S., Müller, F., Meire, P. & Pranovia, F., 2019. Sustainability perspectives and spatial patterns of multiple ecosystem services in the Venice lagoon: Possible roles in the implementation of the EU Water Framework Directive. *Ecological Indicators* 98: 556–567.
- [36] Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M. L., Moss, B. & Jeppesen, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.
- [37] Schiewer, U., 1998. 30 Years' eutrophication in shallow brackish waters - lessons to be learned. *Hydrobiologia*. 363: 73–79.
- [38] Schiewer, U., 2008. Ecology of Baltic coastal waters. *Ecological Studies* 197, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.
- [39] Schiewer, U. & Schumann, R., 1994. Makrophytenkartierung und Ground-Truth-Messungen in der Darß Zingster Boddenkette Juli/August 1994. Bericht an das Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie.
- [40] Schlunbaum, G., 1982. Sedimentchemische Untersuchungen in Küstengewässern der DDR. Teil 11: Phosphatsorptionsgleichgewichte zwischen Sediment und Wasser in flachen eutrophen Küstengewässern. *Acta hydrochimica et hydrobiologica* 10: 135–152.
- [41] Schlunbaum, G. & Baudler, H., 2001. Die Vielfalt innerer Küstengewässer an der südlichen Ostsee – eine Übersicht von der Flensburger Förde bis zum Kurischen haff. Teil 1: Entwicklungsgeschichte, Morphologie, Hydrologie und Hydrographie. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 8: 1–61.
- [42] Schlunbaum, G., Baudler, H., Krech, M. & Kwiatkowski, B., 2000. Die Darß-Zingster Bodden – eine Studie. Bericht an das Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie.
- [43] Schneiders, A. & Müller, F., 2017. 2.2. A natural base for ecosystem services. In: Burkhard, B. & Maes, J., (Hrsg.), 2017. *Mapping Ecosystem Services*. Pensoft Publishers, Sofia 35–40.
- [44] Schumann, R., 2018. Research at the Biological Station Zingst. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 28: 9–18.
- [45] Schumann, R., Hammer, A., Görs, S. & Schubert, H., 2005. Winter phytoplankton composition and production in a eutrophicated, shallow estuary of the Southern Baltic Sea, Germany. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 169–181.
- [46] Schumann, R. & Schiewer, U., 2008. Potentielle Nährstofflimitation des Pico- und Nanophytoplanktons im Zingster Strom der Darß-Zingster Boddenkette – Minikosmen. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 19: 149–167.
- [47] Schumann, R., 1994. Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette. Universität Rostock, Dissertation.

- [48] Seitz, R. D., Wennhage, H., Bergstrom, U., Lipcius, R. N. & Ysebaert, T., 2013. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES Journal of Marine Science* 71: 648–665. DOI: [10.1093/icesjms/fst152](https://doi.org/10.1093/icesjms/fst152).
- [49] Teubner, J., 1989. Quantitative und qualitative Erfassung submerser Makrophyten 1986/87 - Luftbildanalyse. Diplomarbeit. Sektion Biologie Universität Rostock.
- [50] Tonn, C., Buscko, U. & Jurasinski, G., 2019. Schilfröhricht als Schnittstelle zwischen Land und Wasser. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 75–84.
- [51] Verhofstad, M. J. J. M., Alirangues Núñez, M. M., Reichmana, E. P., van Donkab, E. Lamersc, L. P. M. & Bakker, E. S., 2017. Mass development of monospecific submerged macrophyte vegetation after the restoration of shallow lakes: Roles of light, sediment nutrient levels, and propagule density. *Aquatic Botany* 141: 29–38. DOI: [10.1016/j.aquabot.2017.04.004](https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.04.004).
- [52] Voigt, B., 1988. Aspekte der volkswirtschaftlichen Nutzung der Boddenlandschaft und Erfordernisse ihres Schutzes und ihrer Pflege. *Natur und Umwelt* 13: 13–18.
- [53] Wasmund, N. & Börner, R., 1992. Phytoplanktonentwicklung in der Darß-Zingster Boddenkette. *Wasser Boden* 44: 643–647.
- [54] Wasmund, N. & Kell, V., 1991. Characterization of brackish coastal waters of different trophic levels by means of phytoplankton biomass and primary production. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie* 76: 361–370.
- [55] de Witt, R., 2011. Biodiversity of Coastal Lagoon Ecosystems and Their Vulnerability to Global Change. In Grillo, O. & Venora, G., *Ecosystems Biodiversity*. IntechOpen Limited.