

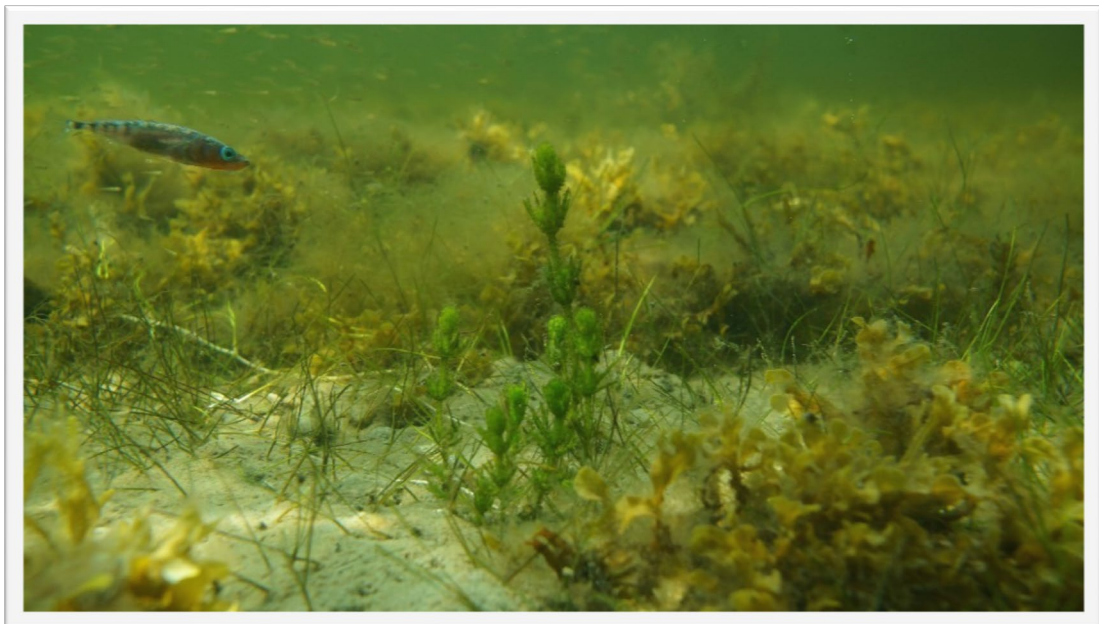
Martin Paar<sup>1</sup> Hsin-Ting Li<sup>2</sup> & Irmgard Blindow<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Universität Greifswald, Biologische Station Hiddensee, Biologenweg 15, 18565 Kloster

<sup>2</sup> Christian-Albrechts-Universität zu Kiel, Institut für Natur- und Ressourcenschutz, Abt. Ökosystemmanagement, Olshausenstraße 75, 24118 Kiel

[martin.paar@uni-greifswald.de](mailto:martin.paar@uni-greifswald.de)

## Die Rolle der Unterwasservegetation im Nahrungsnetz der Küstengewässer



Dichte und vielfältige Unterwasservegetation mit assoziierter Fauna im Vitter Bodden (Foto: S. Dahlke, 2017)

In den Küstengewässern kommt der Unterwasservegetation eine besondere Bedeutung zu, weil sie nicht nur selber zu Klimaregulation und Küstenschutz beiträgt, sondern auch durch ihren Wuchs die Komplexität und Artenvielfalt des Lebensraums Küste erhöht. Eutrophierung bedroht maßgeblich die Ausdehnung und Dichte der Unterwasservegetation entlang der Küsten. Trotz ihrer enormen Bedeutung für den Lebensraum Küste fehlt es an einem Bewertungsinstrument zur quantitativen Evaluierung der Rolle dieser Vegetation für die Stoff- und Energieflüsse innerhalb des Küstenökosystems. Im folgenden Text wird die ökologische Netzwerkanalyse vorgestellt, die es ermöglicht, quantitative Daten über die einzelnen Komponenten eines Ökosystems zusammenzufassen und die Gesamtheit der Stoffflüsse in einem System abzubilden. Erste Ergebnisse zur Bedeutung der Unterwasservegetation für die Struktur und Funktion des Küstenökosystems werden vorgestellt und ihre mögliche Rolle als Indikator für den guten ökologischen Zustand diskutiert.

## 1 Nachhaltiger Nutzen und Schutz der Küstengewässer

Eine nachhaltige Nutzung der Küstengewässer ist nur unter dem Erhalt der Artenvielfalt und Ökosystemfunktionen möglich und daher ein zentraler Aspekt der EU-Meeresstrategie-Rahmenrichtlinie (MSRL). Teile des Meeresbodens der flachen Küstengewässer sind mit höheren Pflanzen und Algen bewachsen. Die Dichte und Ausdehnung dieser Unterwasservegetation hängen vor allem von Unterwasserlichtklima, dem zur Besiedlung verfügbaren Substrat und der Wellenexposition ab. In den Küstengewässern kommt der Unterwasservegetation eine besondere Bedeutung zu, weil sie nicht nur selber zu Klimaregulation und Küstenschutz beiträgt [9], sondern auch durch ihren Wuchs die Komplexität und Artenvielfalt des Lebensraums Küste erhöht [10],[30].

## 2 Einfluss von Nährstoffbelastung auf die Nahrungsnetze der südlichen Ostsee

Die Ostsee und ihre Küstengewässer sind in den letzten hundert Jahren stark durch den Eintrag von Nährstoffen, vor allem Phosphor und Stickstoff beeinflusst worden [1]. Die Nährstoffe haben ihren Ursprung größtenteils in Landwirtschaft, Industrie und Siedlungen entlang der Küste und im Einzugsgebiet der Ostsee. Zu den Folgen dieser Nährstoffbelastung gehören eine vermehrte Algenproduktion, das Eintrüben des Gewässers und die Anreicherung von organischem Material sowohl in der Wassersäule (pelagisch) als auch am Grund des Gewässers (benthisch).

In der Darß-Zingster Boddenkette (DZBK) hat diese Nährstoffbelastung dazu geführt, dass das ehemals von Unterwasservegetation dominierte Ökosystem, der sog. „Klarwasserzustand“, in einen „trüben Zustand“ mit Phytoplanktondominanz übergegangen ist und sich seit Jahrzehnten in diesem Zustand befindet (zu den Zustandsformen s. [28]). Trotz starker Reduktion der externen Nährstoffbelastung ist die Phytoplanktondominanz ungebrochen [3]. Im Vitter Bodden hat Nährstoffbelastung zwar nicht zum Rückgang der Unterwasservegetation geführt, aber zu einer Veränderung der Artenzusammensetzung [5].

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die heutigen Bewertungsinstrumente kein Verständnis liefern für die ökologischen Prozesse, die bei Nährstoffbelastung im Gewässer stattfinden. Dies beginnt bei der Terminologie: Der Begriff „Trophie“ ist nicht einheitlich definiert und wird daher hier nicht verwendet (s. Box). Der durch anthropogenen Einfluss, vor allem Nährstoffbelastung, mehr oder weniger veränderte Zustand von Küstengewässern wird im Rahmen der EU-Wasserrahmenrichtlinie bewertet anhand von physikalisch-chemischen (u. a. Sichttiefe, Nährstoffkonzentrationen) und biologischen Komponenten (u. a. der Artenzusammensetzung des Planktons und der wirbellosen Fauna des Meeresbodens). Hieraus lassen sich die Wechselwirkung einzelner Arten mit der unbelebten Natur ableiten; ein Verständnis für die Gesamtheit des Ökosystems oder dafür, wie Energie und Biomasse im System aufgebaut und im Nahrungsnetz verwertet werden und wie sich Nährstoffbelastung oder andere menschliche Einflüsse auf diese Prozesse auswirken, kann daraus aber nicht abgeleitet werden. Mögliche Veränderungen von Struktur und Funktion des Nahrungsnetzes der Küstengewässer können nicht beurteilt werden, obwohl deren Bewertung in der MSRL für die offene Ostsee schon explizit gefordert wird [18].

## Trophie – was ist das?

Trophie wurde ursprünglich (1919) von dem schwedischen Limnologen Naumann über die Primärproduktion des Phytoplanktons definiert: Seen mit einer geringen Produktion nannte er „oligotroph“, Seen mit einer hohen Produktion „eutroph“. In der gewässerökologischen Praxis werden heute andere Parameter verwendet, um die Trophie von Gewässern zu bewerten. Neben Sichttiefe und Chlorophyllkonzentration sind das vor allem die Konzentrationen der Pflanzennährstoffe Stickstoff und Phosphor [21],[22].

Man sollte meinen, dass mehr Nährstoffe „automatisch“ zu höherer Produktion führen. Dass das zumindest für höhere trophische Ebenen, also die Konsumenten, nicht der Fall ist, wurde schon früh aus Räuber-Beute-Beziehungen theoretisch abgeleitet und in Laborexperimenten bestätigt [19]: Höhere Nährstoffkonzentrationen führen demnach zu stärkeren Oszillationen der Populationen von Räubern und Beute, einer höheren Instabilität des Systems und letztlich zu geringerer Produktion. Dieses „Paradox of enrichment“ wird in der Natur eher selten beobachtet. Störungen, Refugien, erfolgreiche Verteidigung der Beute sind nur einige Ursachen dafür. Ökosysteme sind komplex und selbstregulierend, und Beutetiere hatten lange genug Zeit zu lernen, den Räubern auszuweichen [20]. Die hier präsentierten Ergebnisse von BACOSA zeigen allerdings, dass die Produktion höherer trophischer Ebenen im weniger mit Nährstoffen belasteten Vitter Bodden höher ist als in der DZBK und unterstützen damit das „Paradox of enrichment“. Dies beruht allerdings nicht auf stärkeren Oszillationen im nährstoffreicheren System, sondern auf geringer Effizienz des Energietransportes in der Nahrungskette. Für die DZBK wurde das bereits beschrieben [24] und wird nun mit einem reichen Datenmaterial und einer detaillierten Analyse untermauert.

Für verschiedene Seen ist allerdings auch gezeigt worden, dass nicht nur die Produktion höherer trophischer Ebenen, sondern sogar die der Primärproduzenten, der Pflanzen also, in nährstoffärmeren Systemen höher sein kann als in nährstoffreicheren [15],[6]. Aquatische Ökosysteme können bei hoher Phytoplanktondichte einem erheblichen Lichtmangel ausgesetzt sein, was die Photosynthese in tieferen Wasserschichten stark reduziert. Was an der Wasseroberfläche produziert wird, wird weiter unten durch die Gemeinschaft aus Phytoplankton und Bakterien veratmet. Innerhalb von BACOSA wurde dieses „paradox of enrichment“ auch auf Ebene der Primärproduzenten bestätigt, zum ersten Mal in einem Brackwasserlebensraum: Die Gesamt-Primärproduktion ist im Vitter Bodden höher als in der DZBK.

Diese Ergebnisse sind von großer praktischer Bedeutung: Ein Gewässer ist kein Acker – Überdüngung führt also nicht zwangsläufig zu höherer Fischproduktion, sondern das Gegenteil kann der Fall sein! Bei der trophischen Klassifizierung geraten wir in ein Dilemma: Wenn wir die ursprüngliche Definition des Trophiebegriffes anwenden, müssten wir die DZBK als mesotroph bezeichnen und den Vitter Bodden als eutroph. Das Gegenteil ist der Fall, wenn wir dieselben Gewässer nach Sichttiefe und den Konzentrationen von Chlorophyll und Nährstoffen bewerten. Wir sollten daher vorsichtig mit dem Begriff „Trophie“ umgehen und stattdessen Begriffe wie „Nährstoffbelastung“, „Nährstoffkonzentrationen“ und „Produktion“ verwenden!

Im folgenden Text soll die ökologische Netzwerkanalyse vorgestellt werden, die es ermöglicht, quantitative Daten über die einzelnen Komponenten eines Ökosystems zusammenzufassen und die Gesamtheit der Stoffflüsse in einem System abzubilden. Untersucht wurden zwei Bodden, einer davon im trüben Zustand (Grabow in der DZBK), der andere im Klarwasserzustand (Vitter Bodden) (zu den multiplen stabilen Zuständen s. [28]), die mithilfe der Netzwerkanalyse miteinander verglichen wurden, um Erkenntnisse zu Veränderungen der Struktur und Funktion des Nahrungsnetzes bei Verlust der Unterwasservegetation abzuleiten. Innerhalb der zweiten Phase von BACOSA wurde die ökologische Netzwerkanalyse als Bewertungsinstrument für die Fähigkeit zur Selbstorganisation und Stabilität eines Küstenökosystems eingesetzt. Die ersten gewonnenen Erkenntnisse zu einer Bewertung von Nährstoffbelastung auf Systemebene werden hier präsentiert, und Maßnahmen zu einer Wiederherstellung der betroffenen Küstengewässer werden vorgeschlagen.

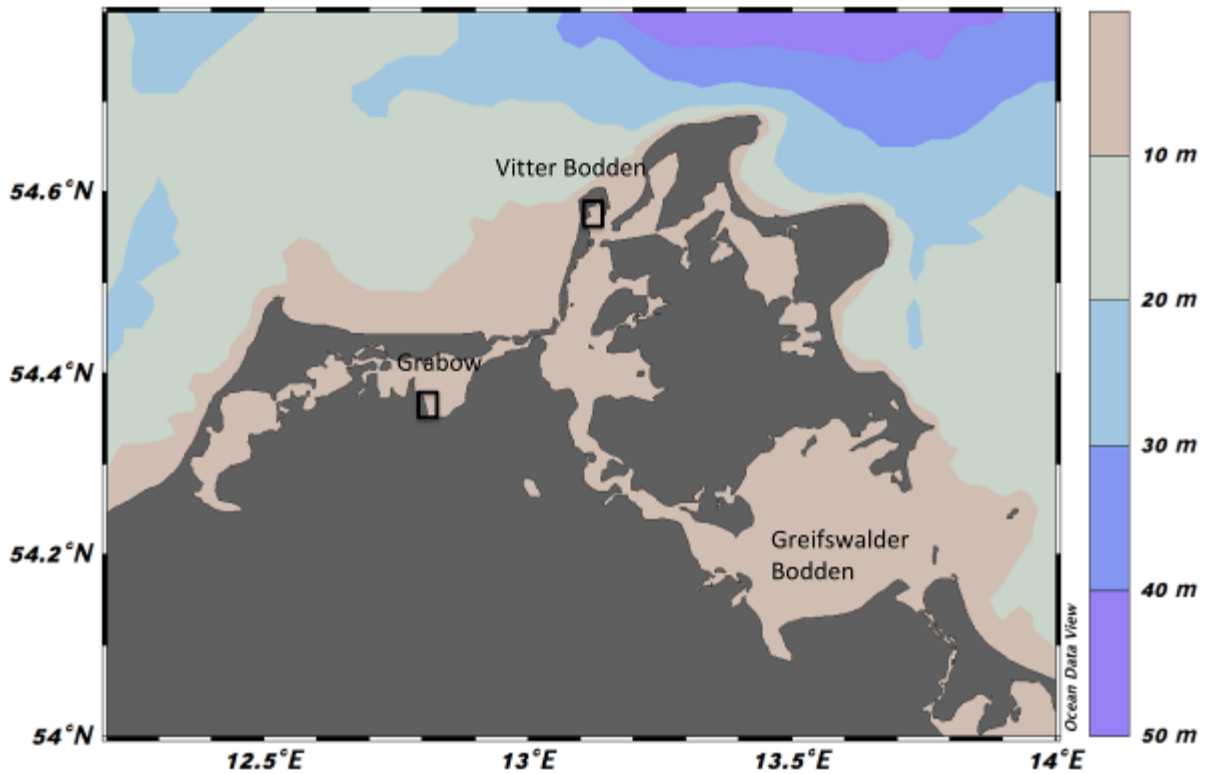
### 3 Zustand und Einfluss der Unterwasservegetation in zwei Boddengewässern

Die Wechselwirkung der Unterwasservegetation mit ihrer Umwelt wurde in der ersten Phase des BACOSA-Projektes untersucht. Neben der DZBK war der Vitter Bodden (Westrügensch Bodden) eines der Untersuchungsgebiete (Abb. 1). Dabei wurde der Flachwasserbereich im Grabow in der DZBK mit dem Flachwasserbereich bei Kloster im Bodden (VB) verglichen. Im Vitter Bodden, der näher zur offenen Ostsee hin liegt und mit dieser durch den Libben und den Gellenstrom verbunden ist (Typ II, s. [28]), findet ein guter Wasseraustausch mit dem nährstoffärmeren Wasser der offenen Ostsee statt. Daher ist die Nährstoffbelastung geringer als in den näher am Festland gelegenen Boddengewässern wie DZBK (Typ Ib) oder Greifswalder Bodden. Noch existiert hier ein Ökosystem mit klarem Wasser und reichlicher Unterwasservegetation.

Tauchkartierungen, die im Rahmen des BACOSA-Projektes durchgeführt wurden, zeigen, dass diese Vegetation in den Westrügensch Bodden noch bei über 4 m Wassertiefe und damit in den tiefsten Bereichen dieses Gewässers wächst [7]. Tatsächlich haben sich seit mindestens 90 Jahren Ausbreitung und Dichte der Unterwasserpflanzen kaum verändert. Allerdings hat sich die Artenzusammensetzung der Vegetation gewandelt: Niedrigwüchsige Rasen von Armleuchteralgen (v. a. *Chara baltica* und *C. canescens*) wurden durch höherwüchsige Vegetation wie Kammlaichkraut (*Stuckenia pectinata*) und Meersalbe (*Ruppia maritima*) ersetzt [5]. Dies ist ein Frühwarnsignal für abnehmende Stabilität des Klarwasserzustandes: Die neuere wissenschaftliche Literatur unterscheidet neben dem „stabilen“ Klarwasserzustand mit dichten Vegetationsmatten am Gewässergrund und dem trüben Zustand auch noch einen Zwischenzustand mit hochwüchsiger Vegetation, das weniger stabil ist [23],[28]. Das Ökosystem des VB kann sich also recht nahe am sog. „tipping point“ befinden, wo ein „Kippen“ in den alternativen trüben Zustand erfolgen kann. Auch die hohe Dichte von Aufwuchsalgen deutet auf eine erhöhte Nährstoffbelastung des Gewässers hin (Abb. 2).

Ein lokaler Einfluss der Vegetation auf Nährstoffe und Schwebepartikel im Wasser des VB konnte nicht nachgewiesen werden [16]. Ein starker Wasseraustausch mit der offenen Ostsee und/oder die geringe Wuchshöhe der Vegetation könnte dies erklären. Dagegen ist der Fraßdruck des Zooplanktons auf das Phytoplankton zeitweise hoch aufgrund hoher Dichten von Ruderfußkrebsen (Copepoden). Vor allem größere Zoo-

plankter führen Vertikalwanderungen aus: Tagsüber nutzen sie die dichte Vegetationsschicht oberhalb des Sedimentes als Refugium vor dem Fraß durch Fische, nachts befinden sie sich in der freien Wassersäule oberhalb der Vegetation [16]. Auch bodenlebende Blattfußkrebse wie *Chydorus* sp. sind in großer Zahl vorhanden [4].



**Abb. 1:** Übersichtskarte der Beprobungsstandorte im Flachwasserbereich Grabow (Darß-Zingst-Boddenkette) und des Vitter Bodden (Westrügense Bodden) entlang der südlichen Ostsee. Die Karten wurden mit dem Ocean Data View [26] erstellt.



**Abb. 2:** Kamm-Laichkraut (*Stuckenia pectinata*) wird von dichtem Aufwuchs bedrängt. Foto aus dem Vitter Bodden: Sven Dahlke.

In der DZBK und im Greifswalder Bodden ist der „trübe Zustand“ seit Jahrzehnten unverändert. In der DZBK hat sich die Unterwasservegetation weiträumig wieder angesiedelt, jedoch nicht in dem Maße, dass die Rückkopplungsmechanismen dieser Vegetation größere Auswirkungen auf den Zustand des Gewässers haben könnten. Unklar ist, wie weit bzw. nah diese Boddengewässer vom „tipping point“ und damit der Rückkehr in einen Klarwasserzustand entfernt sind [17]. In der DZBK sind die Phytoplanktondichten konstant hoch [29]. Das Ökosystem scheint daher im trüben Stadium stabil zu sein. Detaillierte Untersuchungen zur Produktion und Zusammensetzung des Phytoplanktons zeigen, dass die noch immer hohen Phosphorkonzentrationen in der DZBK in Kombination mit einer effizienten Nährstoffaufnahme des Phytoplanktons dieses Stadium aufrechterhalten [3]. Unklar ist allerdings, weshalb die hohen Phytoplanktondichten nicht durch das Zooplankton reduziert werden: Der Beweidungsdruck in der DZBK ist wesentlich geringer als im VB [25],[3].

Neben diesen substantiellen Ergebnissen mündete die erste Projektphase von BACOSA in offene Fragen, vor allem, wie Struktur und Energiefluss durch die submerse Vegetation und damit verbundenen Biodiversität, insbesondere der bisher nicht untersuchten höheren trophischen Ebenen bis hin zu Fischen, Integrität und Stabilität in den beiden Bodden beeinflussen.

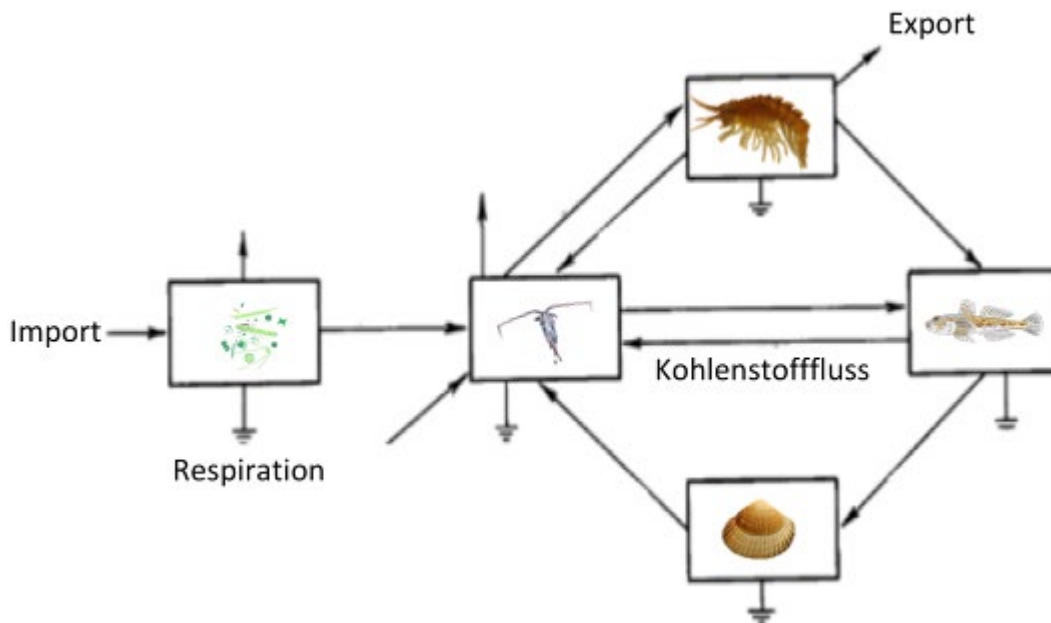
## 4 Grundlagen der Nahrungsnetzanalyse

Das Nahrungsnetz eines Ökosystems umfasst die Gesamtheit aller Organismen und deren Interaktionen durch Fraß und Konkurrenz untereinander. Die Fähigkeit zur Selbstorganisation (Integrität) und die daraus resultierende Pufferkapazität des Ökosystems (Stabilität) bestimmen, wie schnell es nach einer Störung in seinen Ausgangszustand zurückkehren kann (Resilienz). Die nachhaltige Nutzung eines Ökosystems setzt die Kenntnis seiner Integrität und Stabilität voraus. Integrität und Stabilität lassen sich aus der Struktur und Funktion des Nahrungsnetzes ableiten.

Die Berechnung von Nahrungsnetzen erlaubt die Analyse ihrer Struktur und Funktion, indem Richtung und Größe von direkten und indirekten Energieflüssen aufgeschlüsselt werden [14]. Für die Berechnung des Nahrungsnetzes werden einzelne Arten oder funktionelle Gruppen mit identischen ökologischen Eigenschaften in Kompartimente zusammengefasst. Zu den Kompartimenten zählen auch nicht belebte Bestandteile des Nahrungsnetzes, die aus ausgeschiedenem oder abgestorbenem pflanzlichem und tierischem Material bestehen (Detritus). Dieser Detritus kann entweder in gelöster Form in der Wassersäule oder partikulär im Sediment vorkommen und wird von Bakterien und Teilen der Konsumenten als Nahrungsquelle genutzt.

Kohlenstoff ist die universelle energetische „Währung“ eines Ökosystems und kann als Äquivalent der Energie verstanden werden, die in einem System durch Photosynthese gespeichert und durch den Fraß der Konsumenten in Wachstum und Fortpflanzung umgesetzt wird. Das Nahrungsnetz kann somit als Gesamtheit seiner Kohlenstoffflüsse abgebildet werden, eine Momentaufnahme aller Vorgänge im System. Fraßbeziehungen zwischen Produzenten und Konsumenten müssen bekannt sein. Die Gesamtheit der Kohlenstoffflüsse in einem Nahrungsnetz (Abb. 3) setzen sich zusammen aus den Biomassen der lebenden und unbelebten Kompartimente sowie deren Kohlenstoffflüssen bestehend aus Nahrungsaufnahme (Konsumption), Atmung (Respiration), Wachstum und Fortpflanzung (Produktion) und Ausscheidungsrate (Egestion). Es müssen weiter die Kohlenstoffflüsse in das System durch die

Speicherung von Kohlenstoff während der Photosynthese (Import) und die Kohlenstoffflüsse zu anderen benachbarten Systemen (Export) bekannt sein. Der Export aus einem Ökosystem kann zu natürlichen Ursachen haben, wie durch das Abwandern von Tieren in andere Lebensräume, aber auch vom Menschen verursacht, wie durch Fischerei. Für die Berechnung des Nahrungsnetzes werden die Kohlenstoffflüsse bilanziert, so dass der energetische Bedarf der Konsumenten nicht die Kohlenstoffflüsse in das System übersteigt.

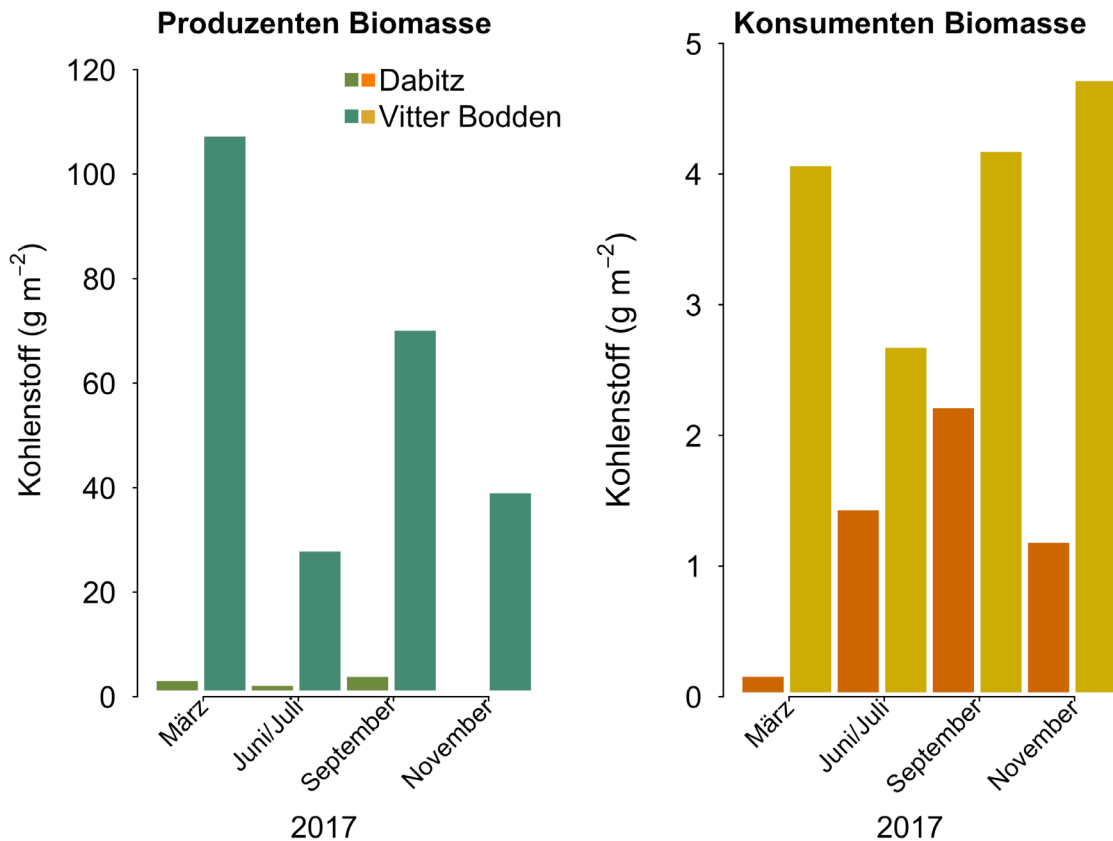


**Abb. 3:** Schematische Darstellung des Kohlenstoffflusses in einem Nahrungsnetz. Es kann zwischen Flüssen in das System (Import), dem Austausch zwischen den Kompartimenten (Kohlenstofffluss), dem Umsatz von Kohlenstoff während der Atmung (Respiration) und Flüssen aus dem System heraus (Export) unterschieden werden.

Ein so konstruiertes Modell der Kohlenstoffflüsse kann mittels der ökologischen Netzwerkanalyse untersucht werden. Diese basiert auf einem Satz von Algorithmen, aus deren Ergebnissen sich die Struktur des Ökosystems ableiten lässt [11], die aber auch Aussagen über seine Funktionsweise ermöglicht [2],[12]. Ein wichtiger Bestandteil der Netzwerkanalyse ist die Input-Output-Analyse, die den Verbleib der Primärproduktion im Nahrungsnetz aufzeigt und die Bestandteile des Nahrungsnetzes (Kompartimente) mit dem höchsten Energieumsatz charakterisiert. Das Verhältnis zwischen der Aufnahme und Weitergabe von Kohlenstoff der einzelnen Kompartimente gibt Aufschluss über die Effizienz des Kohlenstofftransfers im Nahrungsnetz. Diese Input-Output-Analyse kann abgewandelt werden, um den Ursprung des in einem spezifischen Kompartiment umgesetzten Kohlenstoffes nachzuvollziehen. Für die offene Ostsee, aber auch für ihre Küstengewässer wurde die Nahrungsnetzanalyse bereits erfolgreich eingesetzt, um Erkenntnisse über Struktur und Funktion der Ökosysteme zu gewinnen [31],[33].

In der hier vorgestellten Nahrungsnetzanalyse wurden die Biomassen der im Flachwasser vorkommenden Organismen als Trockenmasse ( $\text{g DW m}^{-2}$ ) quantifiziert und in Kohlenstoff ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) umgerechnet (Abb. 4). Aus den Biomassen wurden Produktion und Respiration der Produzenten und Konsumenten abgeleitet. Die Ausscheidungs-raten der einzelnen Konsumenten wurden experimentell im Frühjahr 2018 bestimmt.

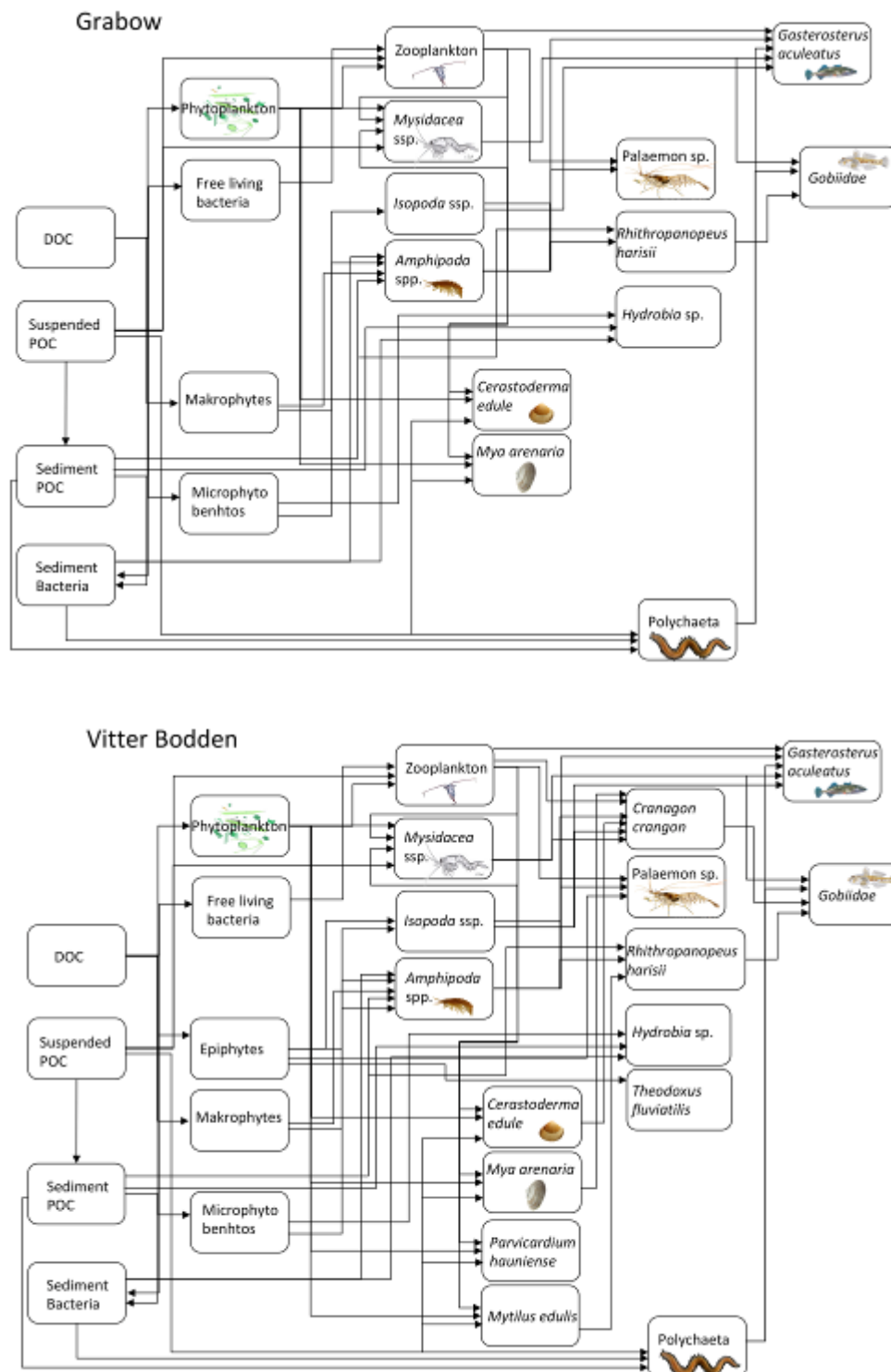
Die Nahrungsbeziehungen innerhalb der untersuchten Ökosysteme wurden mithilfe von Magenanalysen und der Analyse stabiler Isotopen rekonstruiert (Abb. 5).



**Abb. 4:** Biomasse der Unterwasservegetation und der Invertebraten an den Beprobungsstandorten im Flachwasserbereich Grabows (Darß-Zingst-Boddenkette) und des Vitter Boddens (Westrügensche Bodden) 2017. Die Biomassen sind in Trockengewicht für die Unterwasservegetation (Produzenten) und in aschefreiem Trockengewicht für die Invertebraten (Konsumenten) angegeben.

## 5 Kohlenstoffflüsse im Flachwasserbereich der DZBK und des VB

Die Berechnung der Kohlenstoffflüsse im Nahrungsnetz der untersuchten Ökosysteme verdeutlicht, dass weniger Kohlenstoff in der DZBK ( $8903 \text{ mg C d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ) als im VB ( $19666 \text{ mg C d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ) aufgebaut und im Nahrungsnetz umgesetzt wird. Das Ökosystem im „trüben Zustand“ in der DZBK hat weniger Kompartimente und ist weniger aktiv (Abb. 5). Einzelliges, von Cyanobakterien dominiertes Phytoplankton [3] dominiert die Produktion. Es fehlen Kompartimente, die auf Unterwasservegetation als Substrat und Refugium angewiesen sind, wie Filtrierer (z. B. die Muscheln *Parvicardium hauniense* und *Mytilus edulis*) und Weidegänger (z. B. die Schnecke *Theodoxus fluviatilis*). Es kommt zu einer Dominanz einiger weniger Arten, die sich durch kleinen Wuchs und kurze Generationszeiten auszeichnen. Die Konsumenten sind wenig spezialisiert in ihrem Fraßverhalten. Insgesamt 14,9 % der Primärproduktion finden direkt Eingang in das Nahrungsnetz, wobei nur 0,8 % der Primärproduktion des Phytoplanktons verwertet wird. Nur 1,3 % der Produktion werden im Mittel von einer

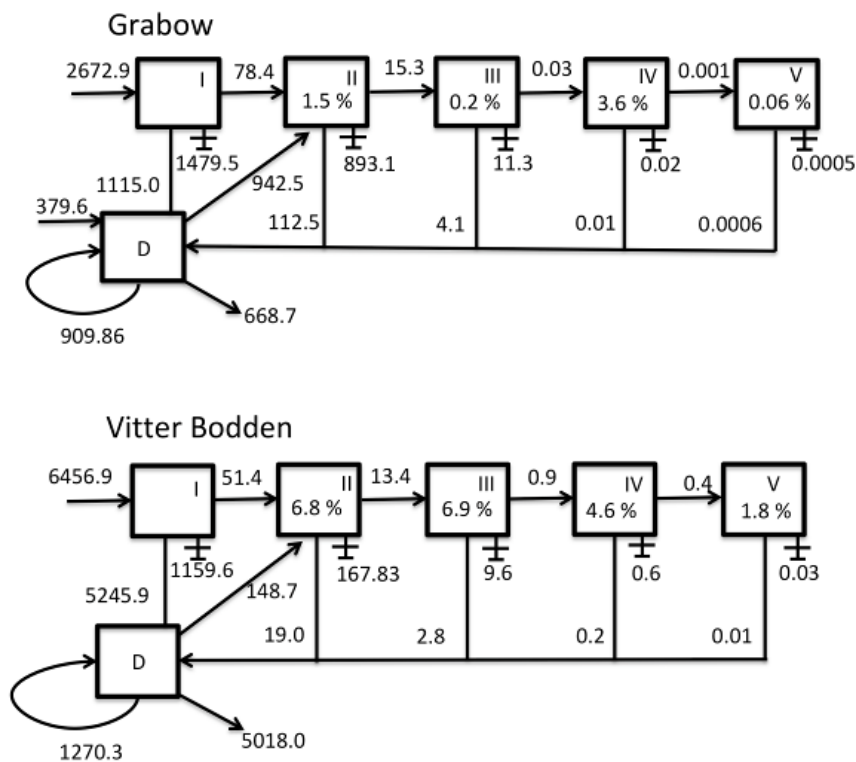


**Abb. 5:** Vereinfachte Nahrungsnetze im Flachwasserbereich des Grabows (Darß-Zingst-Boddenkette) und des Vitter Boddens (Westrügensche Bodden). Nicht alle Kompartimente sind abgebildet.

trophischen Ebene an die nächste weitergegeben (Abb. 6). Das gleichbleibend hohe Wachstum des Phytoplanktons kann von den Konsumenten nicht direkt genutzt werden und findet nach seinem Absterben Verwertung durch Bakterien und sogenannte Detritivoren. Der Kohlenstoffumsatz der Bakterien, und damit ihre Aktivität, ist um ein Vielfaches höher als der der Invertebraten. Diese Dominanz der Bakterien kann

als Kurzschluss im Nahrungsnetz interpretiert werden, da der von ihnen umgesetzte Kohlenstoff nicht im Nahrungsnetz weitergegeben wird. Das geringe Vorkommen langlebiger Filtrierer und die Dominanz von Detritivoren weisen darauf hin, dass das Phytoplankton, also die dominierende Form der Primärproduzenten, eine schlechte Nahrungsqualität hat, seit sich während der Eutrophierung dessen Artenzusammensetzung verändert hat.

Im VB sind die dominanten Produzenten die teilweise mehrjährige Unterwasservegetation mit ihrem Aufwuchs. Die Konsumenten haben eine hohe Diversität und Biomasse. Im Vergleich zur DZBK ist die mittlere trophische Effizienz höher (Abb. 6). Jedoch werden nur 7,7 % der Primärproduktion durch die Konsumenten direkt gefressen, und nur 1 % der Epiphytenproduktion findet Eingang in das Nahrungsnetz. Hier haben die Invertebraten einen vergleichbaren Umsatz wie die Bakterien. Außerdem wird die Produktion der Invertebraten im Nahrungsnetz an höhere Ebenen wie Fische weitergegeben. Dies wird bestätigt durch die höhere trophische Effizienz des Nahrungsnetzes und eine höhere Aktivität der Fische.



**Abb. 6:** Lindemann-Spine des Nahrungsnetzes im Flachwasserbereich des Grabows (Darß-Zingst-Boddenkette) und des Vitter Boddens (Westrügensche Bodden), beide südliche Ostsee, im Sommer 2017. D steht für den Detritus-pool, die römischen Zahlen geben die trophische Ebene an. Die Prozentzahlen innerhalb jeder trophischen Ebene (Kästchen) stellen die trophische Effizienz des Kohlenstoffflusses dar. Alle anderen Zahlen sind Kohlenstoffflüsse in  $\text{mg C d}^{-1} \text{m}^{-2}$ .

Die hohe Diversität der einzelnen trophischen Ebenen im VB hat einen positiven Effekt auf Effizienz und Redundanz des Kohlenstoffflusses im Nahrungsnetz. Die Redundanz ist ein Indikator für die Stabilität eines Ökosystems. Sie ist gering in der DZBK – dies weist darauf hin, dass dieses Ökosystem anfälliger gegenüber Störungen ist. Verursacht wurde das vermutlich durch den Verlust der Unterwasservegetation während der Eutrophierungsphase [28], was auch das Verhältnis zwischen Produktion und

Biomasse der lebenden Kompartimente änderte. Dieses Verhältnis gibt Aufschluss über die Produktivität und ist höher im VB als in der DZBK. Die nährstoffreiche DZBK hat damit eine geringere Produktivität als der nährstoffärmere VB. Ohne Unterwasservegetation sind also Aufbau und Speicherung von pflanzlicher und tierischer Biomasse im Ökosystem geringer.

## 6 Die Rolle der Unterwasservegetation im Nahrungsnetz

Während der Eutrophierungsphase der DZBK brach die Unterwasservegetation abrupt zusammen, das System ging von einem Klarwasserzustand in einen trüben Zustand über [28]. Mehrjährige Pflanzen und langlebige Wirbellose, wie Muscheln und Fische, mit hoher Biomasse und Aktivität wurden im Nahrungsnetz durch Mikroorganismen mit kurzen Lebens- und Generationszeiten ersetzt. Schon Schiewer [24] stellte die Veränderungen im Nahrungsnetz dar, die mit diesem Verlust der Unterwasservegetation verbunden waren: Der Kohlenstoff wird auf den unteren trophischen Ebenen rasant auf- und abgebaut, während wenig gespeichert und an die höheren trophischen Ebenen weitergegeben wird. Die detaillierte Analyse des gesamten Nahrungsnetzes, die innerhalb von BACOSA II zum ersten Mal für ein solches Boddengewässer durchgeführt wurde, untermauert die Richtigkeit von Schiewers Aussagen.

Der „trübe“ Zustand ist seit mehr als dreißig Jahren in der DZBK stabil, obwohl die Nährstoffeinträge drastisch reduziert wurden. Das dominante Phytoplankton ist hervorragend an die sich ständig verändernden Bedingungen im Bodden angepasst. Es wird vor allem durch das schlechte Unterwasserlichtklima (Selbstbeschattung) in seinem Wachstum begrenzt, kann sich aber aufgrund seiner Schwachlichtanpassung dennoch behaupten [3]. Weder Zooplankton noch benthische Filtrierer wie Muscheln üben einen hohen Fraßdruck auf das Phytoplankton aus, entweder weil Zooplankton und möglicherweise auch Muscheln ohne die schützende Vegetation einem hohen Fraßdruck durch Fische ausgesetzt sind, oder weil das Phytoplankton in seiner jetzigen Zusammensetzung nicht als Nahrung brauchbar ist. Absterbendes Phytoplankton wird weitestgehend von Bakterien in der Wassersäule verwertet, wodurch die im Phytoplankton gespeicherten Nährstoffe wieder verfügbar werden und der im Phytoplankton gespeicherte Kohlenstoff fast vollständig aufgezehrt wird. Das Ökosystem befindet sich im ständigen Wechsel zwischen durch erhöhte Nährstoffkonzentrationen angetriebene Produktion und Remineralisierung dieser Nährstoffe. Eine gleichbleibend hohe Trübung des Wasserkörpers verhindert die Ausbreitung der Unterwasservegetation und der mit dieser Vegetation assoziierten Tiere. Einige wenige an die „trüben“ Bedingungen angepasste Konsumenten dominieren. Eutrophierung unterbricht die natürliche Entwicklung hin zu komplexeren Strukturen und verhindert eine differenziertere Funktion [27]. Das Ökosystem verbleibt in einem rudimentären Zustand gekennzeichnet durch schnelle Anpassung der dominierenden Mikroorganismen an sich verändernde Umweltbedingungen.

Der Übergang in den trüben Zustand [24] hat damit zur Folge, dass entscheidende Ökosystemleistungen nicht mehr erbracht werden können. Zu diesen Ökosystemleistungen zählen die klimaregulierenden, nährstoffreduzierenden und sedimentstabilisierenden Eigenschaften der Unterwasservegetation [28]. Durch den Verlust von mehrjähriger Unterwasservegetation und langlebigen Wirbellosen wird Kohlenstoff im System nur noch über einen kurzen Zeitpunkt gebunden ohne eine längerfristige Einlagerung (Sequestrierung, [32]) Außerdem wird weniger Kohlenstoff exportiert. Die Effizienz des Nahrungsnetzes ist reduziert, und die Weitergabe von Energie und

Material zum Erhalt von kommerziell genutzten Fischpopulationen ist ohne Unterwasservegetation verringert.

Im VB ist der Umsatz der Unterwasservegetation durch die Konsumenten vergleichbar mit dem anderer bewachsener Küstengebiete [8]. Ungewöhnlich sind allerdings die hohe Dichte und das starke Wachstum der Aufwuchsalgen, begünstigt dadurch, dass auch der VB (mäßig) eutrophiert ist. Die schnell wachsenden Aufwuchsalgen können gelöste Nährstoffe schneller als die Unterwasservegetation aufnehmen und in Biomasse umsetzen. Während in vielen Ökosystemen die schnell wachsenden Aufwuchsalgen durch Invertebraten abgefressen werden und so eine zu starke Beschattung der bestandsbildenden Unterwasservegetation durch den Aufwuchs verhindert wird [34], ist dieser Rückkopplungsmechanismus im Nahrungsnetz des VB nur schwach ausgeprägt: Hier wird nur ein geringer Anteil des Aufwuchses von Konsumenten verwertet, was einen weiteren Hinweis dafür liefert, dass sich der VB in der Nähe zum „tipping point“ befinden kann.

Nahrungsnetze und multiple stabile Zustände sind in flachen Küstengewässern im Gegensatz zu Flachseen bisher nur wenig untersucht worden – BACOSA II hat hier Pionierfunktion. Ein genauer Kenntnisstand über die Langzeitentwicklung der beiden untersuchten Gewässer fehlt. Aufgrund dieser mangelnden Kenntnisse ist es schwer abzuschätzen, wie nahe beide hier untersuchten Ökosysteme vom „tipping point“ entfernt sind. In der DZBK führt eine weitere Reduktion der eingeleiteten Nährstoffe wahrscheinlich nicht zum gewünschten Ziel, sondern nur die Verringerung der internen Nährstofffrachten. Die Entfernung des Phytoplanktons zum Zeitpunkt seiner Blüte und eine gleichzeitige direkte Entnahme von Nährstoffen aus dem System durch Muschelfarmen oder treibende Gärten sind denkbare Maßnahmen, die zu diesem Ziel führen könnten. Für den Greifswalder Bodden, der ähnlich wie die DZBK seit Jahrzehnten durch Phytoplankton dominiert wird, schlägt Munkes [17] die Anpflanzung von Unterwasservegetation vor, um eine Rückkehr zum Klarwasserzustand zu ermöglichen. Dies könnte zu einer höheren Sedimentstabilität und geringeren Trübung führen und damit den Rückkopplungsmechanismen des Klarwasserzustandes „in die Gänge“ helfen.

## 7 Fazit

Die Unterwasservegetation kann als Indikator für die Integrität und Stabilität eines Küstengewässers angesehen werden. Wie oben beschrieben, kann sie sowohl Struktur (u. a. Artenvielfalt, Artenzusammensetzung) als auch Funktion (u. a. Effizienz des Kohlenstoffflusses, Redundanz im Nahrungsnetz und höhere Speicherkapazitäten) des Ökosystems positiv beeinflussen. Nur eine intakte Vegetation erlaubt eine nachhaltige Nutzung durch den Menschen, da durch sie entscheidende Ökosystemleistungen (u. a. Wellenbrecher, Kohlenstoffspeicher, Nährstoffspeicher, Fische, Vogelhabitat) bereitgestellt werden. Durch starke Nährstoffbelastung ist die Unterwasservegetation in den näher zum Festland hin gelegenen Bodden aber bereits stark zurückgegangen, während sie in den Boddengewässern, die einen starken Wasseraustausch mit der offenen Ostsee haben, noch gut ausgeprägt ist. Eine veränderte Artenzusammensetzung zeigt aber, dass die Nährstoffbelastung hier dazu geführt hat, dass der Klarwasserzustand weniger stabil ist als ursprünglich.

Die innerhalb von BACOSA II gewonnenen Erkenntnisse erlauben, die weitreichenden, indirekten Effekte der Nährstoffbelastung von Küstengewässern der Ostsee auf Ökosystemebene besser zu verstehen. Ein Verlust der Unterwasservegetation führt

dazu, dass sich die Biodiversität verringert und das Artenspektrum verändert; es kommt zu einer Dominanz von meist einzelligen Produzenten und Konsumenten mit kurzen Lebens- und Generationszeiten und zu einem schnelleren Auf- und Abbau von Kohlenstoff ohne Speicherung und Weitergabe im Nahrungsnetz. Dies führt letztlich zu geringeren Biomassen und geringerer Produktivität in den höheren trophischen Ebenen einschließlich den Fischen, was wiederum Auswirkungen auf die Bedeutung der verschiedenen Boddengewässer als Rast- und Brutstätte wandernder Fische der offenen Ostsee haben kann.

## Literatur

- [1] Andersen, J.H., Carstensen, J., Conley, D.J., Dromph, K., Fleming-Lehtinen, V., Gustafsso, B.G., Josefson, A.B., Norkko, A., Villnäs, A., Murray, C. 2017. Long-term temporal and spatial trends in eutrophication status of the Baltic Sea. *Biological Reviews* 92: 135–149. DOI: [10.1111/brv.12221](https://doi.org/10.1111/brv.12221).
- [2] Baird, D., Asmus, H. & Asmus, R., 2004. Energy flow of a boreal intertidal ecosystem, the Sylt-Rømø Bight. *Marine Ecology Progress Series* 279: 45–61. DOI: [10.3354/meps279045](https://doi.org/10.3354/meps279045).
- [3] Berthold, M & Schumann, R, 2019, Die Produktionssteuerung innerer Küstengewässer durch Nährstoff- und Fraßmanipulation. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 99–108.
- [4] Blaffert, F., 2018. Structure and migration behaviour of zooplankton in the lagoons of the southern Baltic Sea. Masterarbeit, Universität Greifswald.
- [5] Blindow, I., Dahlke, S., Dewart, A., Flüge, S., Hendreschke, M., Kerkow, A. & Meyer, J., 2016. Composition and diaspore reservoir of submerged macrophytes in a shallow brackish water bay of the southern Baltic Sea – influence of eutrophication and climate. *Hydrobiologia* 778: 121–136.
- [6] Blindow, I., Hargeby, A., Meyercordt, J. & Schubert, H., 2006. Primary production in shallow lakes – a paradox of enrichment? *Limnology & Oceanography* 51: 2711–2721.
- [7] Bühler, A., 2016. Distribution of *Zostera marina* in the coastal waters of the Baltic Sea. Masterarbeit, Universität Rostock.
- [8] Cebrian, J., 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist* 154: 449–468.
- [9] 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).
- [10] Duffy, J. E., 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 311: 233–250.
- [11] Fath, B. D., Scharler, U. M., Ulanowicz, R. E. & Hannon, B., 2007. Ecological network analysis: network construction. *Ecological Modelling* 208: 49–55. DOI: [10.1016/j.ecolmodel.2007.04.029](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.04.029).
- [12] Fath, B. D., Scharler, U. M. & Baird, D., 2013. Dependence of network metrics on model aggregation and throughflow calculations: Demonstration using the Sylt-Rømø Bight Ecosystem. *Ecological Modelling* 252: 214–219. DOI: [10.1016/j.ecolmodel.2012.06.010](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2012.06.010).
- [13] 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 and Evolution* 22: 316–322.
- [14] Heymans, J. J., Guenette, S. & Christensen, V., 2007. Indicators of ecosystem status in the Gulf of Alaska. *Ecosystems* 10: 488–502.
- [15] López-Archilla, A. I., Mollá, S., Coletto, M. C., Guerrero, M. C. & Montes, C., 2014. Ecosystem metabolism in a mediterranean shallow lake (Laguna de Santa Olalla, Doñana National Park, SW Spain). *Wetlands* 24: 848–858.
- [16] Meyer, J., Dahlke, S., Kafka, M., Kerkow, A., Lindne, C., Kube, S., Nawka, B. N., Schubert, H., Schumann, R. & Blindow, I., 2019. Submerged vegetation in a shallow brackish lagoon does not enhance water clarity but offers substantial refuge for zooplankton. *Aquatic Botany* 154: 1–10.
- [17] Munkes, B., 2005. Eutrophication, phase shift, the delay and the potential return in the Greifswalder Bodden, Baltic Sea. *Aquatic Sciences* 67: 372–381.

- [18] Rogers, S., Casini, M., Cury, P., Heath, M., Irigoien, X., Kuosa, H., Scheidat, M., Skov, H., Stergiou, K., Trenkel, V., Wikner, J. & Yunev, O., 2010. Marine Strategy Framework Directive – Task Group 4 Report Food web. Office for Official Publications of the European Communities, Luxembourg. DOI: [10.2788/87659](https://doi.org/10.2788/87659).
- [19] Rosenzweig, M. L., 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* 171: 385–387.
- [20] Roy, S. & Chattopadhyay, J., 2007. The stability of ecosystems: A brief overview of the paradox of enrichment. *Journal of Biosciences* 32: 421–428. DOI: [10.1007/s12038-007-0040-1](https://doi.org/10.1007/s12038-007-0040-1)
- [21] Ryding, S. O. & Rast, W., 1989. The control of eutrophication of lakes and reservoirs. UNESCO. Paris. 314 pp.
- [22] Salánki, J. & Herodek, S. (Hrsg.), 1989. Conservation and Management of Lakes. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- [23] Sayer, C. D., Davidson, T. A. & Jones, J. I., 2010. Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plants to plankton? *Freshwater Biology* 55: 500–513. DOI: [10.1111/j.1365-2427.2009.02365.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02365.x).
- [24] Schiewer, U., 1998. 30 years' eutrophication in shallow brackish waters – lessons to be learned. *Hydrobiologia* 363: 73–79. DOI: [10.1007/978-94-017-1493-8\\_5](https://doi.org/10.1007/978-94-017-1493-8_5).
- [25] Schiffler, M., 2015. Beziehungen zwischen Zooplankton und submersen Makrophyten in der Darß-Zingster Boddenkette. Masterarbeit, Universität Greifswald.
- [26] Schlitzer, R., 2018. Ocean Data View. <https://odv.awi.de>
- [27] Schückel U., Kröncke, I. & Baird, D., 2015. Linking long-term changes in trophic structure and function of an intertidal macrobenthic system to eutrophication and climate change using ecological network analysis. *Marine Ecology Progress Series* 536: 25–38. DOI: [10.3354/meps11391](https://doi.org/10.3354/meps11391).
- [28] Schumann, R., Berthold, M., Blindow, I., Müller, F., Paar, M. & Schubert, H., 2019, Küstengewässer, deren Stoffkreisläufe, Energieflüsse und Nahrungsnetze – eine Einführung. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 55–74.
- [29] Schumann, R. & Karsten, U., 2006. Phytoplankton im Zingster Strom der Darß-Zingster Boddenkette – 13 Jahre Remesotrophierung. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 16: 47–59.
- [30] 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 (3): 648–665. DOI: [10.1093/icesjms/fst152](https://doi.org/10.1093/icesjms/fst152).
- [31] Tomczak, M. T., Szymanek, L., Pastuszak, M., Grygiel, W., Zalewski, M., Gromisz, S., Ameryk, A., Kownacka, J., Psuty, I., Kuzebski, E., Grzebielec, R. & Margoński, P., 2015. Evaluation of trends and changes in the gulf of Gdańsk ecosystem — an Integrated Approach. *Estuaries and Coasts* 39: 593–604. DOI: [10.1007/s12237-015-0026-4](https://doi.org/10.1007/s12237-015-0026-4).
- [32] Tonn, C., Buczko, U. & Jurasinski, G., 2019. Schilfröhricht als Schnittstelle zwischen Land und Wasser. *Rostocker Meeresbiologische Beiträge* 29: 75–84.
- [33] Wulff, F. & Ulanowicz, R. E., 1989. A comparative anatomy of the Baltic Sea and Cheseopeake Bay ecosystem. In: Wulff, F., Field, J. G. & Mann, K. H., (Hrsg.) *Network analysis in marine ecology*. Springer-Verlag, Berlin.
- [34] Wurm, B, Lotze, H. K. & Sommer, U., 2000. Coastal food web structure, carbon storage, and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. *Limnological Oceanographer* 45: 339–349.