

Abschlussbericht 2022

Projekt im Auftrag des Bundesamts für Umwelt
BAFU, 3003 Bern
(Vertrags-Nr.: 00.5058.PZ / 5801384AE)

Veränderung der Stickstoff- zu Phosphor-Verhältnisse in Seen

Mögliche Konsequenzen für die
Struktur von Nahrungsnetzen in
Schweizer Seen

MSc. Deborah Knapp & Prof. Dr. Thomas Posch
Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und
Mikrobiologie, Universität Zürich
Seestrasse 187, 8802 Kilchberg, Schweiz

Auftraggeber:

Bundesamt für Umwelt (BAFU), Abt. Wasser, CH-3003 Bern
Das BAFU ist ein Amt des Eidg. Departements für Umwelt, Verkehr, Energie und Kommunikation (UVEK).

Auftragnehmer:

Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie
Universität Zürich
Seestrasse 187, 8802 Kilchberg, Schweiz

Autorin/Autor:

MSc. Deborah Knapp, e-mail: d.knapp@limnol.uzh.ch,
Prof. Dr. Thomas Posch, e-mail: posch@limnol.uzh.ch
Telefon: +41 44 63 49224

Begleitung BAFU:

Gregor Thomas, Susanne Haertel-Borer, Bänz Lundsgaard-Hansen, Oliver Selz

Zitiervorschlag:

Knapp, D. & Posch, T. (2022). Veränderung der Stickstoff- zu Phosphor-Verhältnisse in Seen - Mögliche Konsequenzen für die Struktur von Nahrungsnetzen in Schweizer Seen. Projekt im Auftrag des Bundesamtes für Umwelt BAFU, Bern

Hinweis:

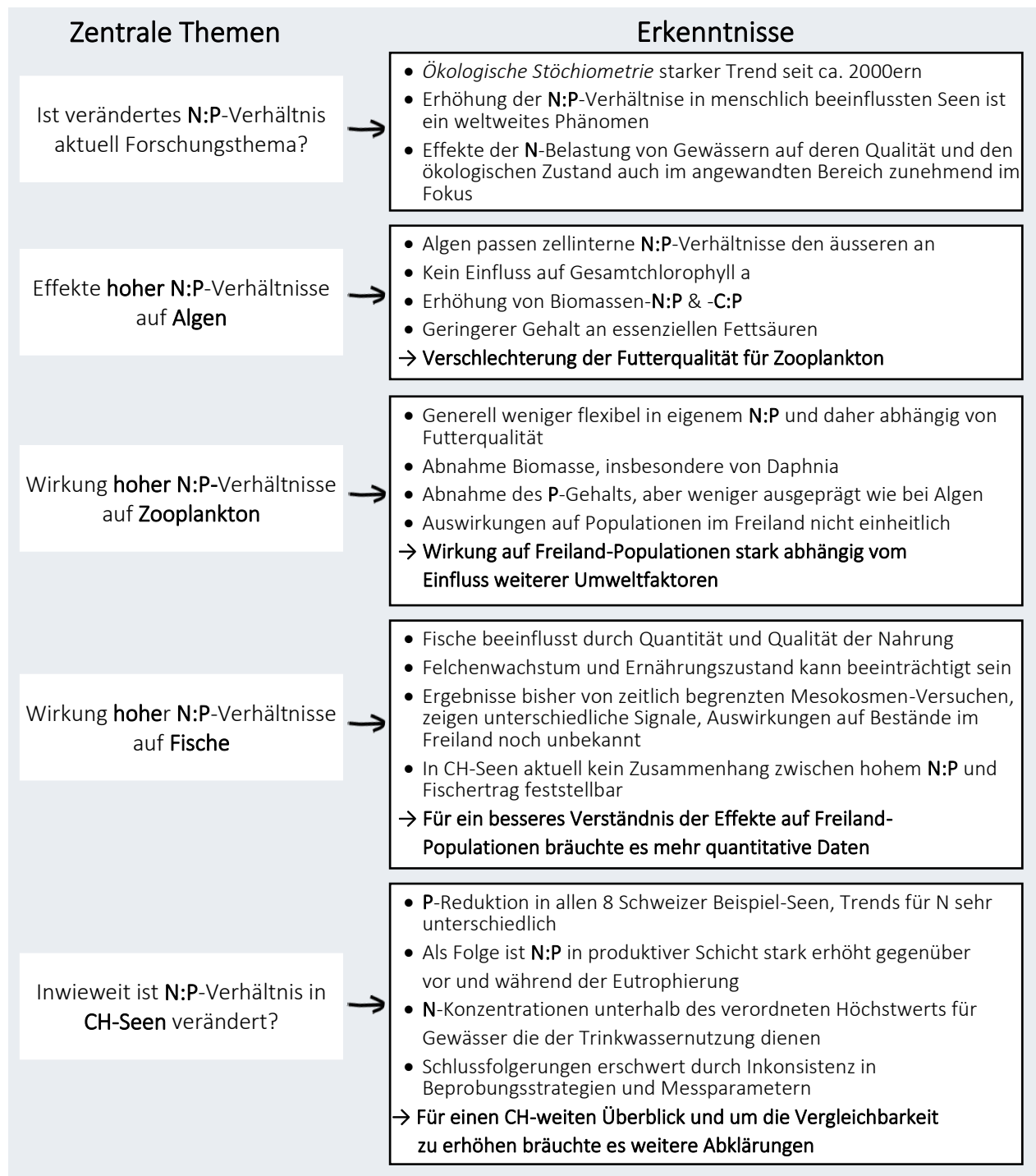
Der Inhalt umfasst das vorhandene Wissen über die ökologischen Konsequenzen von veränderten N:P-Verhältnissen in Seen, basierend auf der wissenschaftlichen und grauen Literatur, dem Wissen der Autoren/Autorinnen und Langzeitdaten, die für dieses Projekt von verschiedenen Stellen zur Verfügung gestellt worden sind.

Die Autoren/Autorinnen erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Diese Studie wurde im Auftrag des BAFU verfasst. Für den Inhalt ist allein der Auftragnehmer verantwortlich

Danksagung:

Die Autoren/Autorinnen bedanken sich vor allem bei Gregor Thomas, Susanne Haertel-Borer und Bänz Lundsgaard-Hansen (BAFU) für ihr konstruktives Feedback und die stete Unterstützung bei der Erarbeitung dieser Studie. Zudem geht unser Dank an Oliver Köster (Wasserversorgung Zürich), Harald Hetzenauer (Institut für Seenforschung in Langenargen), Peter Keller (Kanton Zug, Amt für Umwelt), Vinzenz Maurer (Amt für Wasser und Abfall, Bern), Isabelle Butty (Kanton Neuenburg), Lukas de Ventura (Kanton Aargau, Abteilung Umwelt), Seewandel (Internationale Gewässerschutzkommission) und OLA-IS¹ (Observatory on Lakes-Information System) für die Bereitstellung von Daten. Ein grosser Dank geht an Gianna Dirren und Martina Schuler für die Bereitstellung von Phyto- und Zooplanktonbildern sowie an Jakob Perthaler und die Mitglieder der Limnologischen Station für ihr konstruktives Feedback und den intensiven Erfahrungsaustausch.

Kernaussagen des Projekts



Relevanz für Schweizer Gewässer

- i. Im Gegensatz zu **P**- sind die **N**-Konzentrationen noch immer unnatürlich hoch. Der Grenzwert für die Trinkwassernutzung wird aber nicht überschritten.
- ii. Als Folge ist das **N:P**-Verhältnis in fast allen untersuchten Seen stark erhöht. Dadurch kann von einer Veränderung der Algenstöchiometrie und Futterqualität ausgegangen werden.
- iii. Bislang lässt sich kein Zusammenhang der Fischerträge mit den unnatürlich hohen **N:P**-Verhältnissen feststellen.

Inhaltsverzeichnis

1	HINTERGRUND UND ZIELE	1
1.1	NÄHRSTOFFBELASTUNG VON SEEN	1
1.2	PHOSPHOR- UND STICKSTOFFQUELLEN UND MASSNAHMEN ZUR REDUKTION	2
1.3	N:P-VERHÄLTNIS ALS THEMA DER INTERNATIONALEN FORSCHUNG	3
1.4	N:P-VERHÄLTNIS ALS FORSCHUNGSTHEMA DES ANGEWANDTEN GEWÄSSERSCHUTZES	3
1.5	ZENTRALE FRAGESTELLUNGEN DES VORLIEGENDEN BERICHTS	4
	KEY MESSAGES: HINTERGRUND	4
2	NÄHRSTOFFSTÖCHIOMETRIE AQUATISCHER ORGANISMEN	5
2.1	REDFIELD RATIO	5
2.2	STÖCHIOMETRIE DES PHYTOPLANKTONS	5
2.3	STÖCHIOMETRIE DES ZOOPLANKTONS	6
2.4	STÖCHIOMETRIE VON FISCHEN	6
	KEY MESSAGES: STÖCHIOMETRIE	7
3	NAHRUNGSQUALITÄT UND ENERGIEFLUSS IM NAHRUNGSNETZ SEE	7
3.1	PHYTOPLANKTON ALS NAHRUNGSQUELLE FÜR ZOOPLANKTON	7
3.2	ZOOPLANKTON ALS NAHRUNGSQUELLE FÜR FISCH	8
	KEY MESSAGES: NÄHRSTOFFGEHALT UND ENERGIEFLUSS	9
4	EFFEKTE HOHER N:P-VERHÄLTNISSE AUF DAS NAHRUNGSNETZ	10
4.1	DOKUMENTIERTE AUSWIRKUNGEN AUF DAS PHYTOPLANKTON	10
4.2	DOKUMENTIERTE AUSWIRKUNGEN AUF DAS ZOOPLANKTON	11
4.3	DOKUMENTIERTE AUSWIRKUNGEN AUF FISCH	12
4.4	EINFLUSS DER NÄHRSTOFFSTÖCHIOMETRIE AUF BLAUALGENBLÜTEN	14
4.5	GEBIETSFREMDE ARTEN	15
	KEY MESSAGES: VERGLEICH VON THEORIE UND WISSENSCHAFTLICHEN NACHWEISEN	17
5	WIE STICKSTOFFBELASTET SIND SCHWEIZER SEEN TATSÄCHLICH?	18
5.1	DER NATÜRLICHE ZUSTAND & DIE GLOBALE BELASTUNG DER SEEN	18
	KEY MESSAGES: NATÜRLICHER ZUSTAND	19
5.2	SCHWEIZER BEISPIELE	19
	METHODEN	19
	VERÄNDERUNG DER WASSERQUALITÄT BEZÜGLICH N UND P	21
	ANSTIEG DER N:P-VERHÄLTNISSE	24
	FANGERTRÄGE DER BERUFS- UND ANGELFISCHEREI	24
	KEY MESSAGES: SCHWEIZER BEISPIELE	26
6	SCHLUSSFOLGERUNGEN UND EMPFEHLUNGEN	26
6.1	N:P-PROBLEMATIK IM ZUSAMMENSPIEL MIT ANDEREN STRESSOREN	26
6.2	RELEVANZ FÜR SCHWEIZER GEWÄSSER	27
6.3	OFFENE FRAGEN UND MÖGLICHE HANDLUNGSANSÄTZE	28
	SCHLUSSFOLGERUNGEN	29
	REFERENZEN	30
	ANHANG	35

1 Hintergrund und Ziele

Die Seen der Schweiz unterliegen stetigen Veränderungen bezüglich ihrer Chemie, Biologie und Physik. In vielen Fällen können diese Änderungen in drastischen Konsequenzen für die Biodiversität der Seen sowie auch für die praktische Nutzung der Gewässer resultieren (z.B. in den Bereichen Trinkwasser, Freizeit und Fischerei). Von besonderem Interesse ist diesbezüglich die zeitliche Entwicklung der Nährstoffgehalte, insbesondere von Phosphor (**P**) und Stickstoff (**N**), d.h. der wichtigsten Nährstoffe für die pflanzliche Produktion in Seen.

1.1 Nährstoffbelastung von Seen

Weltweit führten ab Mitte des 20. Jahrhunderts zunehmende Überdüngung in der Landwirtschaft, die Intensivierung der Industrie, Verbrennungsprozesse (z.B. aus Verkehr), der Gebrauch **P**-haltiger Reinigungsmittel und ungeklärte Abwässer zu vermehrten Einträgen von **P** und **N** in Gewässer und zur sogenannten Eutrophierung².

Wasserpflanzen und Algen nutzen **P** in seiner gelösten Form als **Orthophosphat** (PO_4^{3-}) und **N** in der Form von **Nitrat** (NO_3^-) und unter sauerstoffarmen Bedingungen als **Ammonium** (NH_4^+) für ihr Wachstum. In Schweizer Gewässer ist das Wachstum von Algen primär durch **P** limitiert. Ist der **P**-Bedarf gedeckt, kann auch die Verfügbarkeit von **N** das Wachstum begrenzen. Ein Überangebot des limitierenden Nährstoffs führt zu massiven Algenblüten, besonders von einzelligen Grün- und Kieselalgen. Ausserdem profitieren auch einige giftige Blaualgenarten (Cyanobakterien) wie *Microcystis* von hohen Nährstoffkonzentrationen. Folgen für den ökologischen Zustand des betroffenen Gewässers können eine verstärkte Trübung des Wassers, die Abnahme submerser^a Wasserpflanzen wegen Lichtmangels sowie eine generelle Abnahme der Biodiversität sein. Bei der Nutzung eines eutrophen Gewässers kann es zu einem Mehraufwand für die Trinkwasseraufbereitung, unangenehmer Geruchsbildung und einem allgemein unattraktiven Erscheinungsbild kommen.

Ausserdem kann die absterbende Algenbiomasse nach übermässigem Wachstum zu Sauerstoffmangel im Gewässer führen; Sterben die Algenbiomassen ab, sinken sie zum Seegrund, wo sie durch bakterielle Abbauprozesse zersetzt werden, was grosse Mengen an Sauerstoff verbraucht³. Dies führt zur Bildung sauerstofffreier (anaerober), sogenannter toter Zonen, die sich im Extremfall sogar bis in die oberen Wasserschichten ziehen können. Folglich schrumpft die für die Fische zur Nahrungsaufnahme zur Verfügung stehende Zone im See zeitweise erheblich. Ferner wird aufgrund des Sauerstoffmangels auf dem Seegrund, die Entwicklung der Eier tief laichender Fischarten negativ beeinflusst. Als Konsequenz der Veränderung der Nahrungsnetze und der Verkleinerung der Zonen im See für die Nahrungsaufnahme, Fortpflanzung und Entwicklung der Nachkommen, haben sich beispielsweise die endemischen Felchenarten in den einzelnen Schweizer Seen zunehmend vermischt (hybridisiert)⁴. Dies führte dazu, dass sie ihre ökologischen Anpassungen teilweise verloren haben oder sogar ganz ausgestorben sind^{2,5-7}.

Sauerstofffreie Bedingungen fördern ausserdem die Bildung von **Ammonium** (NH_4^+) und die bakterielle Umwandlung von Nitrat zu **Nitrit** (NO_2^-). Bei hohem pH-Wert ($\text{pH} > 9$) kommt **Ammonium** vermehrt in seiner giftigen Form als **Ammoniak** (NH_3) vor, welches sich wie **Nitrit** tödlich auf höhere Wasserlebewesen (Fische, Muscheln, Schnecken) auswirkt.

^a Wasserpflanzen welche ganz untergetaucht im Wasser wachsen

1.2 Phosphor- und Stickstoffquellen und Massnahmen zur Reduktion

In Seen kann die Reduktion von nur einem limitierenden Nährstoff, nämlich **P**, nachweislich übermässiges Algenwachstum und Sauerstoffmangel auf effektive und relativ kostengünstige Weise minimieren^{8–12}. Folglich gehört sie zu den primären Sanierungsmassnahmen der Praxis, um die Gewässerqualität zu verbessern. Mit der Inbetriebnahme und Aufwertung von Kläranlagen sowie der Reduzierung der **P**-Düngung und des **P**-Gehaltes von Waschmitteln wurde auch in Schweizer Seen der Eintrag von **P** bereits seit den 1970 & 1980er-Jahren stark reduziert und die Wasserqualität verbessert².

Die generelle Reduktion der übermässigen Düngung führte neben der **P**-Reduktion parallel auch zur Abnahme der **N**-Einträge, wenn auch weniger ausgeprägt. Zusammen mit der gezielten Eliminierung von **N** in Kläranlagen wurde damit der seit den 1960er-Jahren dokumentierte Anstieg der **N**-Konzentrationen deutlich abgeschwächt und in einigen Seen sogar auf hohem Niveau stabilisiert. Die **P**-Konzentrationen haben sich in den meisten Seen bereits wieder Werten wie vor der Eutrophierung angenähert¹³. Folglich ist das mengenmässige Verhältnis von **N** zu **P** (kurz **N:P**-Verhältnis) derzeit noch ein vielfaches höher als vor der Eutrophierung¹⁴.

Direkte oder indirekte Effekte hoher **N**-Konzentrationen auf den ökologischen **Zustand und die Nahrungsnetze von Seen**, sowie Wechselwirkungen mit weiteren Stressoren wie dem Klimawandel sind bislang kaum erforscht. Studien oder Erfahrungswerte zur Effektivität einer gezielten Reduktion der **N**-Einträge oder den damit verbundenen Kosten fehlen fast komplett, weshalb sie bislang in der Praxis nur mit Vorbehalt in Betracht gezogen wurden¹⁵. Gestützt auf neuere Forschungsergebnisse wird die Relevanz und Umsetzbarkeit einer kombinierten Kontrolle von **P**- und **N**-Einträgen zur Bekämpfung der Eutrophierung von Süssgewässern aber mittlerweile weltweit diskutiert^{16–20}. Neben den USA, Indien, China und Lateinamerika gehört auch Europa zu den grössten globalen Emittenten reaktiver Stickstoffformen (N_r)^b. Zahlreiche investigative Berichte beschäftigten sich in den letzten Jahren mit den Ursachen, möglichen Zielen und Lösungsansätzen^c. Zudem wurden bereits strikte europaweite Massnahmen zur Reduktion der Emissionen reaktiver **N**-Formen erhoben²¹.

In der Schweiz befinden sich derzeit viele Seen in einer Übergangsphase. Nach der primären **P**-Reduktion weitete sich der Fokus des Schweizer Gewässerschutzes auf die **N**-Konzentrationen und die Senkung der **N**-Einträge in die Gewässer aus. So verpflichtete sich die Schweiz im OSPAR-Abkommen die **N**-Einträge in die Gewässer gegenüber 1985 um 50% zu senken^d. Hauptquellen für **N**-Einträge und Ansatzpunkte für Massnahmen in Schweizer Seen sind i) Auswaschung und Abschwemmung aus landwirtschaftlich genutzten Flächen (Dünger, Mineralisierung des organisch gebundenen Stickstoffs durch intensive Bodenbearbeitung) und ii) Rest-Stickstofffrachten in gereinigtem Abwasser aus Kläranlagen^e. Einträge aus ungereinigtem Abwasser/Regenüberlauf und direkter atmosphärischer Deposition sind vergleichsweise klein^{22–25}. Die Rest-Stickstofffrachten aus Kläranlagen wurden seit 1985 um rund 50% reduziert. Bei den **N**-Einträgen aus der Landwirtschaft bedarf es weiterführender Aktivitäten, da diese seit 1985 nur um 25% reduziert wurden. Als Konsequenz wurden bereits zusätzliche politische Beschlüsse betreffend i) **N**-Elimination in Abwasserreinigungsanlagen und ii)

^b Reaktiver Stickstoff verbindet sich mit anderen Stoffen, wodurch unterschiedliche Stickstoffverbindungen entstehen. Die entstehenden Stickstoffverbindungen (z.B. Nitrat, Ammonium oder Proteine) können von Organismen genutzt werden.

^c Schweiz^{22,24,25}, Deutschland^{117,118}, Europäische Union¹¹⁹, Österreich^{110,120}, Vereinigtes Königreich¹²¹

^d OSPAR-Abkommen zum Schutz der Nordsee und Übereinkommen zum Schutz des Rheins

^e Für 2010: 48% aus Landwirtschaft, 32% aus ARAs²⁶

Reduktion der Einträge aus der Landwirtschaft, diskutiert und gefasst ²⁶. Werden diese erfolgreich umgesetzt, können die **N**-Einträge in Schweizer Gewässer weiter reduziert werden.

1.3 N:P-Verhältnis als Thema der internationalen Forschung

N und **P** machen wesentliche Bestandteile zentraler Zellkomponenten wie Proteine und Nucleinsäuren aus und sind in vielen Ökosystemen limitierend. Im Forschungsbereich sind Nährstoffe als Kontrollfaktoren für Biomasse und für den Zustand eines Sees bereits ein sehr lang bearbeitetes Thema. Ein neueres Thema befasst sich neben den Gesamtkonzentrationen zusätzlich mit den **Verhältnissen** der Nährstoffe und deren Einfluss auf Organismen. Dieser Forschungszweig wird verstärkt bearbeitet unter dem Namen: **Ökologische Stöchiometrie** ^{27–29}.

In der Ökologischen Stöchiometrie wird das Nährstoffbedürfnis eines Organismus mit dem umgebenden Medium (für Primärproduzenten wie Algen) oder bei höheren trophischen Ebenen (Konsumenten wie Zooplankton oder Fische) mit den vorhandenen Nahrungsquellen in Verbindung gebracht. So wird vorausgesagt, dass bei unterschiedlichen relativen Verhältnissen von wichtigen Nährstoffen auch unterschiedliche Organismen dominieren werden. Als Grund dafür werden die verschiedenen Kohlenstoff- (**C**), **N**- oder **P**-Anteile diverser Strukturen genannt, welche schlussendlich die Biomasse bilden (z.B. haben Fische einen hohen **P**-Bedarf für die Knochenbildung). Die Ökologische Stöchiometrie vergleicht also Nährstoffverhältnisse des umgebenden Mediums, respektive den Nahrungsquellen, mit den gefundenen Verhältnissen in der Biomasse der Konsumenten ^{27,28}.

1.4 N:P-Verhältnis als Forschungsthema des angewandten Gewässerschutzes

Für den angewandten Forschungsbereich rückt das Thema ebenso vermehrt in den Fokus. NITROLIMIT^f, ein Forschungsprojekt des Bundesministeriums für Bildung und Forschung (Deutschland) beschäftigte sich mit der Frage, ob Stickstoffreduktion in Gewässern ökologisch sinnvoll und wirtschaftlich vertretbar ist ³⁰. Im Interreg-Projekt SeeWandel^g dessen Fokus auf dem Bodensee liegt ist diese Problematik ferner von Bedeutung und in der Abteilung Aquatische Ökologie der Ludwig-Maximilians-Universität München beschäftigen sich gleich zwei Forschungsprojekte mit dem Thema. MesoNitro geht der Frage nach, welche Auswirkungen und Dynamiken die Stickstoffzufuhr in Seeökosystemen hat^h. NitroFlex untersucht das Verhältnis von Stickstoff und Phosphor in bayerischen Seen und dessen Bedeutung für das Wachstum von Felchen. Erste Erkenntnisse des NitroFlex-Projektes wurden auch 2019 an der Tagung «Was ist mit unseren Seen los?»ⁱ vorgestellt. In Mesokosmosstudien^j führte ein zugunsten von **N** verändertes **N:P**-Verhältnis zu Änderungen der Nährstoff- und Artzusammensetzung der Zooplankton-Gemeinschaft mit negativen Folgen für das Wachstum von Felchen ³¹. Die Ergebnisse bestärkten den Forschungsbedarf zum Einfluss von Stickstoff auf den ökologischen Zustand von Seen und auf die Struktur der Nahrungsnetze.

Auch für den Gewässerschutz ist es von grossem Interesse, welche Konsequenzen die veränderten **N:P**-Verhältnisse für die Nutzung und den ökologischen Zustand eines Sees haben können. Um einzuschätzen, inwiefern das **N:P**-Verhältnis die Biodiversität beeinflusst, braucht es ein tieferes

^f <http://www.nitrolimit.de/>

^g <https://seewandel.org/>

^h <https://www.aquatische-oekologie.bio.lmu.de/forschung/index.html>

ⁱ Durgeführt von der Jagd- und Fischereiverwalterkonferenz und den Berufsfischerverbänden SBFV und ASRPP, unterstützt durch das BAFU: <https://www.kwl-cfp.ch/de/ifk/themen/seenfischerei/tagung-seenfischerei>

^j Als Mesokosmos bezeichnet werden künstlich geschaffene, kontrollierbare Wasseranlagen mit kompletter oder teilweiser Abgrenzung zur Umwelt. In diesen können unter naturnahen Bedingungen Experimente durchgeführt werden.

Verständnis über die Nährstoffbedürfnisse und Nahrungsbeziehungen der einzelnen Komponenten des Nahrungsnetzes in einem See.

Vor diesem Hintergrund wurde im Auftrag der Abteilung Wasser des BAFU innerhalb einer Literaturstudie das vorhandene Wissen über die ökologischen Konsequenzen von veränderten **N:P**-Verhältnissen in Seen zusammengefasst. Ziel war es, zentrale Fragestellungen des Gewässerschutzes beantworten zu können. Ergänzend dazu wurden die **N:P**-Verhältnisse für exemplarisch ausgewählte Schweizer Seen mit ausreichender Datenlage untersucht und die Relevanz des Themas für Schweizer Gewässer diskutiert.

1.5 Zentrale Fragestellungen des vorliegenden Berichts

- Welche Konsequenzen hat das veränderte **N:P**-Verhältnis für die Biomasse, Zusammensetzung und Vielfalt (Biodiversität) der Phyto- und Zooplankton-Gemeinschaft?
- Welche Konsequenzen hat das veränderte **N:P**-Verhältnis für die *food-transition-efficiency* (d.h. Effektivität der Nahrungskette vor allem für Topkonsumenten wie z.B. Fische)?
- Wie hat sich das **N:P**-Verhältnis in Schweizer Seen über die letzten Jahrzehnte entwickelt?
- In welchem Grössenbereich liegt aktuell das **N:P**-Verhältnis in Schweizer Seen?
- Welche Konsequenzen hat das veränderte **N:P**-Verhältnis für den ökologischen Zustand von Seen, die Fischerei und weitere Nutzungen (Trinkwasser, Baden)?
- Wie relevant ist das veränderte **N:P**-Verhältnis für Schweizer Gewässer in Relation zu anderen Belastungsursachen an Seen, wie z.B. die Klimaveränderung?



Key messages: Hintergrund

- **P** als **Orthophosphat** (PO_4^{3-}), **N** als **Nitrat** (NO_3^-) und unter sauerstoffarmen Bedingungen als **Ammonium** (NH_4^+) gehören zu den wichtigsten Nährstoffen für die Primärproduktion in Seen.
- Hohe **Phosphor- (P-)** und **Stickstoff- (N-)** Einträge führten Mitte des 20. Jahrhunderts in vielen genutzten Seen zu massiven Algenblüten und langfristig zu einem Populationsrückgang und Artenverlust auf Ebene der Fische.
- Im Gegensatz zu **P** sind Effekte hoher **N**-Konzentrationen auf den ökologischen Zustand und die Nahrungsnetze von Seen, sowie Kosten und Nutzen einer gezielten Reduktion der **N**-Einträge bislang kaum erforscht.
- Sanierungsmassnahmen verringerten die **P**-Einträge stärker als die **N**-Einträge. Somit konnten die **P**-Konzentrationen in vielen CH-Seen deutlich gesenkt werden. Zeitgleich stabilisierten sich die **N**-Konzentrationen auf hohem Niveau.
- Als Folge wird eine Erhöhung des **N**- zu **P**-Verhältnisses beobachtet, ein globales Phänomen, besonders für Seen deren Einzugsgebiet intensiv vom Menschen genutzt wird.
- Nach der primären **P**-Reduktion und neuen Erkenntnissen zur Relevanz gezielter **N**-Reduktion weitet sich der Fokus des Schweizer Gewässerschutzes nun auf die Senkung der **N**-Einträge in die Gewässer aus.
- Hauptquellen für **N**-Einträge in Schweizer Gewässern sind landwirtschaftlich genutzte Flächen und Rest-Stickstofffrachten in geklärtem Abwasser.

2 Nährstoffstöchiometrie aquatischer Organismen

2.1 Redfield ratio

Bei der Literaturrecherche über die Nährstoffzusammensetzung (Elementstöchiometrie) von Phytoplankton, stösst man unweigerlich auf den Begriff 'Redfield ratio (*Redfield-Verhältnis*)'. Das Konzept bezieht sich auf die Arbeiten von Alfred C. Redfield, der 1934 die Konstanz des molaren Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff zu Phosphor (106C:16N:1P) in der marinen Phytoplankton-Biomasse aufzeigte³². Wenn alle diese Elemente in nicht limitierender Konzentration vorhanden sind, sollte das **N:P**-Verhältnis des Phytoplanktons etwa dem des Redfield-Verhältnisses entsprechen. Abweichungen können auf eine Limitierung hinweisen, weshalb es oft als ideales Nährstoffverhältnis für das maximale Wachstum von Algen gesehen wird. Zahlreiche Studien zeigten, dass das **N:P**-Verhältnis der Gesamtmenge des marinen Seston^k mit **N:P**≈14-29³³ tatsächlich meist nahe dem Redfield-Verhältnis von **N:P**=16 ist. Hingegen ist das Seston in Süssgewässern nur selten im Bereich des Redfield-Verhältnisses, sondern oft sehr **P**-arm, und es kann regional sowie saisonal sehr variabel sein. Generell finden sich dadurch im Seston der Seen auch unter natürlichen Bedingungen höhere **N:P**-Verhältnisse als durch das Redfield-Verhältnis im marinen Bereich beschrieben^{27,34,35}.

2.2 Stöchiometrie des Phytoplanktons

Die **N:P**-Verhältnisse der Primärproduzenten unterscheiden sich aufgrund (1.) zwischenartlicher und/oder (2.) innerartlicher Variationen.

1. Der Grossteil des Phytoplanktons hat artabhängig unterschiedliche ideale zellinterne Nährstoffverhältnisse, welche wesentlich vom Redfield-Verhältnis abweichen können^{36,37}. Folglich haben einzelne Arten unterschiedliche **N:P**-Bedürfnisse, bevor eine Limitierung durch einen Nährstoff und eine Verringerung der Wachstumsrate eintritt³⁷. Ändert sich die Artzusammensetzung kann es folglich auch zu einer Veränderung des **N:P**-Verhältnisses der Primärproduzenten-Biomasse kommen.
2. Organismen mit autotropher^l Lebensweise, wozu auch einzellige Algen gehören, sind sehr flexibel hinsichtlich ihrer Umgebungs-Stöchiometrie und können ihre zellinternen **N:P**-Verhältnisse den äusseren Verhältnissen anpassen^{38,39}. Das liegt daran, dass bei autotrophen Organismen die Aufnahme und die Verwertung (Photosynthese, Ausscheidungen etc.) verschiedener Elemente (z.B. **C**, **N** und **P**) nicht voneinander abhängig bzw. gekoppelt sind. Viele Arten haben ausserdem die Fähigkeit, mehr Nährstoffe aufzunehmen als für das unmittelbare Wachstum benötigt wird. Bei dieser sogenannten «*luxury consumption*» werden ausreichend verfügbare Nährstoffe in hohen Konzentrationen in Vakuolen, dem Zytoplasma oder als spezielle Speicherverbindungen angereichert. Unter hohen externen **N**-Konzentrationen zum Beispiel wird das überschüssige **N** eingelagert und damit die **N:P**-Verhältnisse der Biomasse erhöht²⁷. Die Flexibilität erlaubt es dem Phytoplankton besser mit einem schwankenden Nährstoffangebot klarzukommen. Wird ein intern gespeichertes Element im umgebenden Medium limitierend, werden die Nährstoff-Depots genutzt und die (hohe) Wachstumsrate kann aufrechterhalten werden, bis die Speicher erschöpft sind. Dementsprechend kann sich das **N:P**-Verhältnis der Primärproduzenten-Biomasse sogar ohne Änderung in der Artzusammensetzung saisonal verschieben.

^k Seston beschreibt die Gesamtmenge des lebenden Planktons und nicht lebender Schwebstoffe wie Mineralien oder abgestorbene Pflanzen-/Tierreste

^l Stellen komplexere organische Substanzen wie Fette oder Eiweisse selbst her, durch die Aufnahme und Umwandlung anorganischer Substanzen wie z.B. CO₂

2.3 Stöchiometrie des Zooplanktons

Mehrzellige Organismen mit heterotropher^m Lebensweise sind im Gegensatz zu den Primärproduzenten weniger unterschiedlich und flexibel bezüglich ihrer Nährstoffzusammensetzung^{40,41}. Das liegt hauptsächlich daran, dass Elemente wie **N** oder **P** bevorzugt direkt ins Wachstum investiert werden und seltener, wie bei den Primärproduzenten üblich, in Speicherverbindungen.

Während die innerartliche **N:P**-Stöchiometrie bei Zooplankton relativ stabil ist, gibt es dennoch Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, wenn auch nicht so stark ausgeprägt wie beim Phytoplankton⁴²⁻⁴⁴. Diese Unterschiede entstehen primär aufgrund der variablen **P**-Gehalte von Zellkomponenten/Strukturen, während der **N**-Gehalt der Biomasse oft nur gering variiert (z.B. sind bei Daphnien das Exoskelett und die Eier sehr **P**-reich⁴⁵).

Viele Arten aus der Gruppe der Ruderfusskrebse (Copepoden) haben tendenziell einen geringeren **P**-Bedarf und dadurch eine höhere **N:P**-Stöchiometrie (z.B. Ruderfusskrebse der Ordnung Calanoida mit **N:P** \approx 30-50:1). Arten aus der Gruppe der Wasserflöhe (Cladocera) hingegen benötigen mehr **P** für den Aufbau von Zellstrukturen und weisen darum vergleichsweise niedrigere **N:P**-Verhältnisse auf (z.B. *Daphnia* mit **N:P** \approx 14:1)^{27,46}. Zudem ändert sich das **N:P**-Verhältnis bei Wasserflöhen nur wenig in den verschiedenen Lebensphasen, wohingegen die Larvenstadien (Naupliuslarven) mancher Ruderfusskrebse ein deutlich höheres **P**-Bedürfnis und konsequenterweise tieferes **N:P**-Verhältnis aufweisen als adulte Tiere^{27,44,47}.

2.4 Stöchiometrie von Fischen

Mit zunehmender trophischer Ebeneⁿ entlang der Nahrungskette nimmt die stöchiometrische Flexibilität generell ab, während der **P**-Gehalt zunimmt. Wirbeltiere zum Beispiel haben einen erhöhten Gehalt an **P**, da Knochen und Knochenähnliche Strukturen (Zähne, knochige Schuppen etc.) sehr **P**-haltig sind. Gewebe wie Haut oder Muskeln hingegen haben einen relativ hohen Gehalt an **N**²⁷.

Ähnlich wie beim Zooplankton, unterscheiden sich verschiedene Fischarten hauptsächlich in ihrem **P**-Gehalt und damit auch ihrer Biomassen **N:P**-Stöchiometrie und ihrem Nährstoffbedürfnis^{48,49}. Arten aus der Familie der Lachsfische (Salmonidae), darunter Regenbogenforellen und Felchen, und Karpfenfische (Cyprinidae) sind häufig **P**-arm, folglich haben sie geringere **P**-Bedürfnisse während Arten aus der Familie der Echten Barsche (Percidae) tendenziell einen höheren Bedarf an **P** haben^{48,50}. Es wird zudem vermutet, dass omnivore und piscivore Fischarten einen höheren Bedarf an **P** haben als herbi(algi)vore und planktivore Fische. Allerdings ist unklar, ob die Unterschiede tatsächlich abhängig von der Nahrungs-Strategie sind oder lediglich darauf basieren, dass gewisse Nahrungs-Strategien häufiger in bestimmten Fischfamilien vertreten sind^{50,51}.

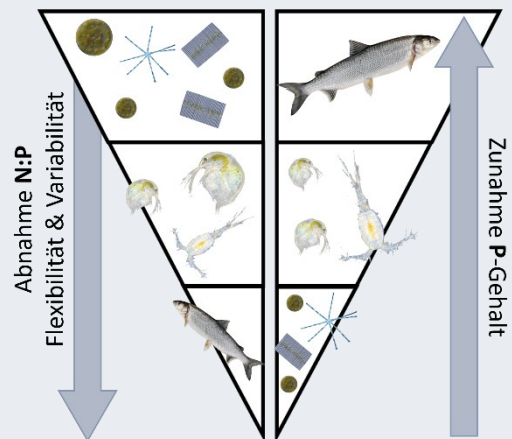
^m Können organische Substanzen nicht selbst herstellen und müssen diese durch Fressen von anderen Organismen aufnehmen

ⁿ Ernährungsstufen einer Nahrungskette. Zeigen, welche Stellung ein Organismus in der Nahrungskette hat und ordnet jeweiliger Ebene einen Fressfeind und eine Nahrungsquelle zu.



Key messages: Stöchiometrie

- Ein Nährstoffverhältnis von $106\text{C}:16\text{N}:1\text{P}$ (*Redfield Verhältnis*) gilt als ideal für das maximale Wachstum von Algen. Im Meer entsprechen die Nährstoffbedingungen oft diesem Verhältnis, in Süßgewässern sind die **N:P-Verhältnisse** auch unter natürlichen Bedingungen häufig höher, sowie regional und saisonal variabel.
- Entlang der Nahrungskette nimmt mit zunehmender trophischer Ebene die stöchiometrische Flexibilität generell ab und der Gehalt an **P** zu.
- Primärproduzenten sind flexibel in ihrer Nährstoffstöchiometrie und passen die zellinternen **N:P-Verhältnisse** den äusseren an, indem sie überschüssige Elemente in Speicherverbindungen einlagern. Zudem hat Phytoplankton artabhängig unterschiedliche optimale **N:P-Verhältnisse** in der Biomasse.
- Höhere trophische Ebenen wie Zooplankton und Fische investieren **N** oder **P** bevorzugt direkt ins Wachstum. Dadurch sind sie weniger flexibel bezüglich der Nährstoffstöchiometrie und können die **N:P-Verhältnisse** in der Biomasse nicht an die Umgebung anpassen. Dadurch ist die Variabilität von **N:P** im Zooplankton und Fischen deutlich geringer als in Phytoplankton.



3 Nahrungsqualität und Energiefluss im Nahrungsnetz See

3.1 Phytoplankton als Nahrungsquelle für Zooplankton

Im Unterschied zu vielen Primärproduzenten können Konsumenten wie Zooplankton wichtige Nährstoffe nicht direkt, sondern nur über den Konsum anderer Organismen aufnehmen (Abb. 1). Dabei kann nicht nur die quantitative Verfügbarkeit von Futterorganismen, sondern auch deren Nahrungsqualität das Wachstum und die Biomasse der Konsumenten begrenzen^{40,52,53}. Die Qualität eines Organismus als Nahrungsquelle für Zooplankton wird beeinflusst durch:

- i) Nährstoff-Gehalt,
- ii) Toxin-Gehalt und
- iii) Morphologie⁵⁴⁻⁵⁶

Die Nährstoffqualität von Phytoplankton als Nahrungsquelle kann sich durch die relativen Häufigkeiten der enthaltenen Fettsäuren und/oder dem **P-Anteil** *per se* unterscheiden. Limitierend für das Wachstum von Zooplankton ist dabei besonders der Gehalt an essenziellen mehrfach ungesättigten Fettsäuren, den sogenannten PUFA^{54,57}. Der Anteil an PUFA und **P** ist variabel und abhängig von der Art sowie den Wachstumsbedingungen des Phytoplanktons (siehe [Kapitel 2.2](#)). Die

^o Morphologie beschreibt die Gestalt und Form eines Organismus.

Nährstoffbedürfnisse der Konsumenten (vergleichbar ihrer **N:P**-Stöchiometrie) können dadurch stark vom tatsächlichen Nährstoffgehalt (inklusive **N:P**-Verhältnis) der Nahrung abweichen^{27,58}.

Ruderfusskrebse konsumieren gezielt Algen von hoher Nährstoffqualität, wenn ein Mix aus nährstoffarmen und nährstoffreichen Algen angeboten wird. Hingegen sind Daphnien weniger selektiv und fressen auch Organismen mit geringem Nährstoffgehalt⁴⁰. Dies kann für die Daphnien von grossem Nachteil sein: Fressen Daphnien mit niedrigen **N:P**-Verhältnis zum Beispiel Algen mit hohem **N:P**-Verhältnis, so müssen sie quantitativ mehr Algen aufnehmen, um an genügend **P** zu gelangen und das nicht benötigte **N** vermehrt ausscheiden⁴⁶.

Kieselalgen weisen oft eine hohe Nahrungsqualität auf, da sie viele für Zooplankton förderliche PUFA enthalten und tendenziell tiefere **N:P**-Verhältnisse der Biomasse aufweisen. Grünalgen hingegen weisen häufiger höhere **N:P**-Verhältnisse der Biomasse auf, und damit einen geringeren Gehalt an **P**³⁶. Blaualgen hingegen gelten allgemein als schlechte Nahrungsquelle, da sie relativ **P**-arm sind und wenige essentielle PUFA, dafür aber häufig Toxine enthalten⁵⁴. Auch Goldalgen (Chrysophyceae) werden aufgrund ihres morphologischen Frassschutzes (oft Kolonien bildend) und schlechter Nährstoffqualität als ungeeignete Nahrungsquelle für Zooplankton eingestuft⁵⁹.

3.2 Zooplankton als Nahrungsquelle für Fische

Das Wachstum von Fischen hängt von vielen abiotischen und biotischen Faktoren ab; unter Anderem ist es ein Zusammenspiel zwischen innerartlicher Konkurrenz und der Menge der verfügbaren Nahrung^{60,61}. In Bezug zu Wachstum und Fortpflanzung von Fischen haben sich bisherige Studien vor allem mit der verfügbaren Nahrungsmenge in einem See beschäftigt. Es gibt bislang kaum Studien im Forschungsbereich der aquatischen Ökologie, die sich mit dem Einfluss unterschiedlicher Nahrungsqualität, insbesondere hinsichtlich der Stöchiometrie, beschäftigen. Ein Grossteil der Arbeiten die sich dem Thema widmen, stammen aus experimentellen Versuchen im Bereich der Aquakultur⁶² und darin zitierte Literatur). Die Nahrungsqualität eines Organismus für zooplanktivore Fische wird demnach beeinflusst durch:

- i) **P** und PUFA-Gehalt
- ii) «Fangbarkeit»

Aus den Studien geht hervor, dass das Wachstum und der Zustand von Fischen, insbesondere Jungfischen, auch mit dem Gehalt bestimmter PUFA und dem Anteil **P** in der Nahrung zusammenhängt⁶³⁻⁶⁵. Demnach bieten Daphnien basierend auf ihrem tiefen **N:P**-Verhältnis und hohem **P**-Gehalt eine qualitativ hochwertigere Nahrungsquelle als die **P**-ärmeren Ruderfusskrebse. Zooplanktonarten unterscheiden sich zudem im Anteil und der Diversität der enthaltenen PUFA, wobei auch diesbezüglich Arten aus der Gruppe der Wasserflöhe gegenüber Ruderfusskrebsen eine bessere Nahrungsquelle darstellen⁶⁶.

Bei der Nahrungspräferenz vieler Fische ist ausserdem die **Sichtbarkeit (Grösse)**, die **Wendigkeit** und das **zeitliche Aufkommen** des Futterorganismus ein wichtiger Faktor, um den für die Jagd benötigten Energieverbrauch zu minimieren^{67,68}. Für viele zooplanktivore Fischarten, wie auch die für die kommerzielle Fischerei wichtigen Felchenarten, gehören die grossen und leicht fangbaren Wasserflöhe, besonders der Gattung *Daphnia*, zu den bevorzugten und wichtigsten Futterorganismen. In Zeiten in welchen Daphnien aufgrund ihrer saisonalen Dynamik nicht mehr häufig zu finden sind, werden vermehrt kleinere (*Bosmina* spp) und agilere Arten (Ruderfusskrebse) konsumiert⁶⁷.



Key messages: Nährstoffgehalt und Energiefluss

- Zooplankton und Fische können im Gegensatz zum Phytoplankton, essenziell benötigte Fettsäuren (PUFA) nicht selbst herstellen und müssen diese durch Frass von anderen Organismen aufnehmen. Starke Abweichungen der Nährstoffbedürfnisse der Konsumenten vom tatsächlichen Nährstoffgehalt der Nahrung kann sich auf deren Wachstum und Zustand auswirken (Abb. 1).
- Die Nährstoffqualität von Phytoplankton als Nahrungsquelle wird beeinflusst durch den i) Anteil an PUFA und P, ii) den Gehalt von Toxinen und iii) die Morphologie.
- Mit hohen Anteilen an PUFA weisen Kieselalgen eine hohe Nahrungsqualität auf. Ungeeignete Nahrungsquellen sind Blaualgen (Cyanobakterien) und Goldalgen (Chrysophyceae) die einen geringen Gehalt an P und PUFA haben und durch Toxine und/oder ihrer Morphologie frassgeschützt sind.
- Die Nährstoffqualität von Zooplankton als Nahrungsquelle für Fische wird beeinflusst durch den i) Anteil an PUFAs und P und dessen ii) Sichtbarkeit (Grösse) und Wendigkeit.
- Arten aus der Gruppe der Wasserflöhe bieten basierend auf ihrem hohen P-Gehalt, Anteil und Diversität der enthaltenen PUFA und ihrer «Fangbarkeit» eine qualitativ hochwertigere Nahrungsquelle für Fische als Ruderfusskrebse.

Theoretisches Schema zu den Effekten hoher N:P-Verhältnisse

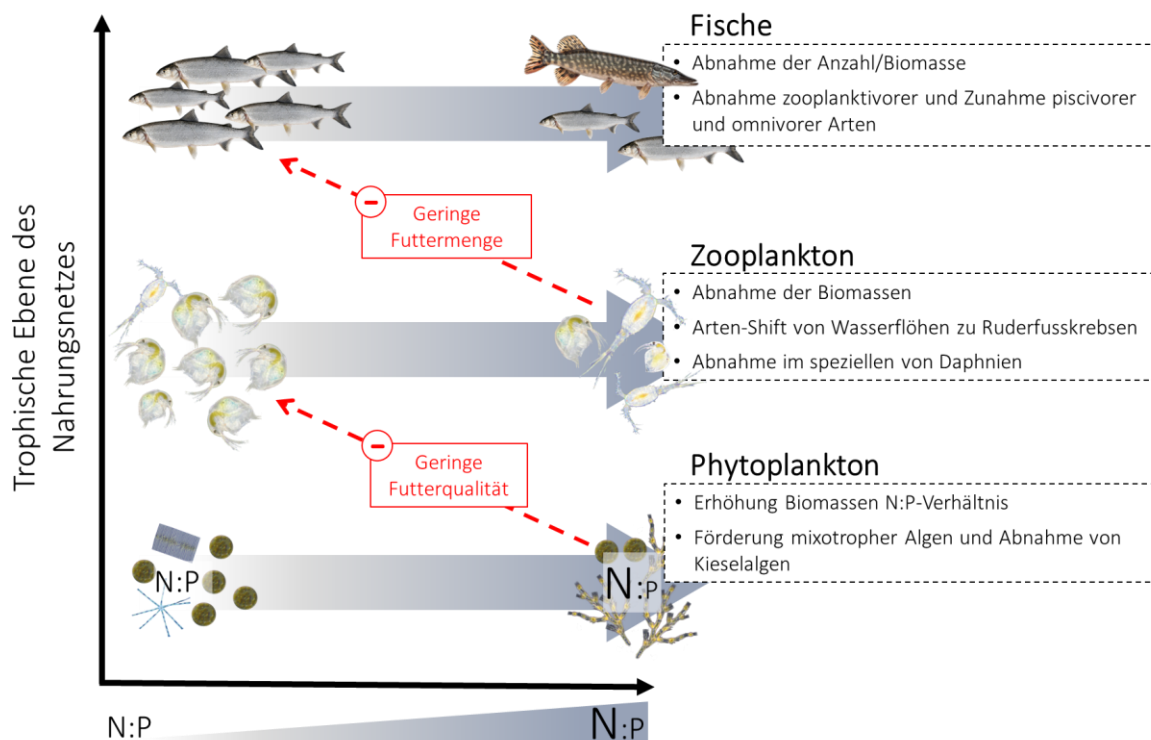


Abbildung 1: Theoretisch zu erwartende Veränderungen des Nahrungsnetzes in Seen bei steigendem N:P-Verhältnis, wenn P konstant auf tiefem Niveau gehalten wird. In Rot sind die erwarteten negativen Effekte der Veränderungen auf die nächsthöhere trophische Ebene eingezeichnet. Das Schema beinhaltet nicht alle Organismen des Nahrungsnetzes, sondern fokussiert auf Änderungen der wichtigsten Gruppen.

4 Effekte hoher N:P-Verhältnisse auf das Nahrungsnetz

Basierend auf dem Wissen der Elementstöchiometrie wird davon ausgegangen, dass hauptsächlich Primärkonsumenten wie Zooplankton von Veränderungen des **N:P**-Verhältnisses der Futterorganismen betroffen sind (Abb. 1&2). Dies erklärt sich daraus, dass ihre Nahrungsquelle (das Phytoplankton) eine sehr grosse Variabilität im **N:P**-Gehalt aufweisen kann. Sekundärkonsumenten wie zooplanktivore Fische ernähren sich von Organismen mit einer wenig flexiblen Nährstoffstöchiometrie und dadurch geringer Variabilität des **N:P**-Gehaltes. Laut Theorie sollte demnach bei hohen **N:P**-Verhältnissen das **Zooplankton direkt** durch schlechter werdende Nährstoffgehalte von Futterorganismen, also der **Qualität**, negativ betroffen sein. **Fische hingegen** sind auch **indirekt** über die Abnahme der Zooplanktonbiomasse betroffen, also der **Quantität**, als Konsequenz der schlechteren Nahrungsqualität des Phytoplanktons^{27,62}.

Im Folgenden wird eingeschätzt, ob der theoretische Ansatz der Elementstöchiometrie mit Ergebnissen angewandter wissenschaftlicher Studien zu den Effekten hoher **N:P**-Verhältnisse auf die einzelnen trophischen Ebenen des Nahrungsnetzes übereinstimmt. Dies erlaubt eine Einschätzung, inwieweit damit Voraussagen über die zu erwartenden Veränderungen getroffen werden können. Eine Übersicht der einbezogenen Studien und Ergebnisse kann im Anhang (Tabelle (i)&(ii)) eingesehen werden.

4.1 Dokumentierte Auswirkungen auf das Phytoplankton

Wie in Abschnitt 2.2 erwähnt, unterscheidet sich das ideale Verhältnis von **N:P** für das Wachstum verschiedener Phytoplanktonarten zum Teil deutlich²⁰. Unabhängig davon, ob deren Konzentrationen limitierend oder sättigend sind, erwarten wir gemäss Nährstofftheorie bei einer Erhöhung der **N:P**-Verhältnisse eine Änderung der **Artzusammensetzung** und Verschlechterung der **Qualität als Nahrungsquelle** für Konsumenten (Abb. 1&2, bezüglich Nahrungsqualität siehe 3.1)^{37,69}.

(i) Nachweise aus experimentellen Versuchen

Versuchsanlagen in Laboren, Mesokosmosanlagen oder sogar ganze experimentelle Seenlandschaften ermöglichen es unter naturnahen, kontrollierten Bedingungen die Reaktionen des Phytoplanktons auf die gezielte Erhöhung der **N**-Konzentrationen zu untersuchen. Dabei zeigte sich überwiegend kein Zusammenhang des **N:P**-Verhältnisses mit der Entwicklung des Gesamtchlorophylls a^{31,39,70,71}. Studien, welche Veränderungen der Artzusammensetzung natürlicher Phytoplanktongemeinschaften nach experimenteller Erhöhung der **N:P**-Verhältnisse untersuchen, sind rarer und beschreiben unterschiedliche Effekte. Während Lorenz et al. (2019)³¹ keinen Zusammenhang bestimmter Arten mit Veränderungen des **N:P**-Verhältnisses feststellte, zeigten Poxleinter et al. (2016)⁷¹ einen positiven Effekt auf das Wachstum von Chrysophyceae und Dinoflagellaten. Viele Arten in diesen Gruppen sind mixotroph, d.h. sie können auch durch die Aufnahme von Organismen und Partikeln an Nährstoffe gelangen und somit eine Limitierung durch **P** bei hoher Verfügbarkeit von **N** umgehen.

Nachweise zu Veränderungen im Nährstoffgehalt des Phytoplanktons hingegen sind häufiger zu finden und zeigen einen klaren Trend. Mit Erhöhung der **N:P**-Verhältnisse steigt sowohl das **N:P**- als auch das **C:P**-Verhältnis der Phytoplanktonbiomasse an, während der Gehalt an essenziellen PUFA abnimmt^{31,38,39,71,72}. Genau wie bei **N:P**, bedeutet auch ein hohes **C:P**-Verhältnis einen geringen Gehalt an **P** in der Phytoplanktonbiomasse und eine schlechte Nahrungsqualität, insbesondere für Daphnien^{73,74}. Doch auch unter naturnahen, experimentellen Bedingungen kann die hohe Komplexität natürlicher Nahrungsketten in Seen nicht komplett widerspiegelt werden. Die Resultate sind nicht zwingend

direkt ins Freiland übertragbar, können aber deutlich zum Verständnis von Beobachtungen und Mechanismen in natürlichen Systemen beitragen.

(ii) Nachweise aus natürlichen Systemen

Untersuchungen, welche Änderungen der **N:P**-Verhältnisse direkt mit Veränderungen des Phytoplanktons in Verbindung setzen, sind weitaus seltener, vor allem bezüglich Langzeitdaten von natürlichen Systemen. Glibert et al. (2011)⁵¹ verglichen verschiedene Gewässertypen, darunter auch Seen und Flüsse, in welchen die **N:P**-Verhältnisse als Folge von **P**-Reduktionen stark angestiegen sind. Die Autoren stellten bei allen Gewässern einen Zusammenhang mit der Abnahme von Chlorophyll a und im speziellen von Kieselalgen fest. Allerdings geht, wie in dieser Studie gezeigt, die Erhöhung der **N:P**-Verhältnisse in den meisten Seen in Kombination mit Sanierungsmassnahmen, das heisst mit starken **P**-Reduktionen einher. Das erschwert es, den Einfluss des **N:P**-Verhältnisses auf die Organismengemeinschaft von dem direkten Einfluss des veränderten **P**-Gehaltes zu differenzieren. Lorenz et al. (2020)⁷⁵ und Elser et al. (2010)⁷⁶ hingegen fokussierten auf die Untersuchung von Seen in denen **P** unverändert in tiefen Konzentrationen vorhanden war und lediglich die **N**-Einträge variierten. Unter diesen Bedingungen liess sich kein Zusammenhang von hohen **N:P**-Verhältnissen mit der Biomasse der Primärproduzenten feststellen. Der Gehalt an essenziellen PUFA im Phytoplankton nahm auch im Freiland mit steigendem **N:P**-Verhältnis ab, während das Biomassen-**N:P**- und **C:P**-Verhältnis zunahm, was somit zu einer Verschlechterung der Nahrungsqualität für Zooplankton führte.

4.2 Dokumentierte Auswirkungen auf das Zooplankton

Bei hohen **N:P**-Verhältnissen wird erwartet, dass die Zooplanktonbiomasse aufgrund schlechter werdender Nahrungsqualität des Phytoplanktons abnimmt (Abb. 1&2). Ausserdem sollten Zooplankton-Arten mit niedrigen **N:P**-Verhältnissen, wie z.B. Daphnien, verhältnismässig stärker abnehmen, während Ruderfusskrebse nicht oder sogar positiv auf hohe **N:P**-Verhältnisse reagieren.

(i) Nachweise aus experimentellen Versuchen

Mehrere Mesokosmos Studien dokumentierten einen Zusammenhang sinkender Zooplanktonbiomasse mit steigendem **N:P**-Verhältnis. Die Erhöhung der **N**-Konzentrationen in Mesokosmen **P**-armer Seen (und damit des **N:P**-Verhältnisses) hatte insbesondere einen negativen Effekt auf Zooplankton-Gruppen mit hohem **P**-Bedarf (Daphnien und Naupliuslarven der Ruderfusskrebse)^{31,39,72}. Lediglich Poxleitner et al. (2016)⁷¹ fanden keinen direkten Zusammenhang zwischen totaler Zooplanktonbiomasse und dem erhöhten umgebenden **N:P**-Verhältnis, trotz der gleichzeitig dokumentierten Verschlechterung der Nahrungsqualität des Phytoplanktons.

Es gibt auch Hinweise, dass sich die Nährstoffqualität des Zooplanktons selbst mit steigendem **N:P**-Verhältnis verändert. Für Daphnien und Ruderfusskrebse bestätigen experimentelle Studien eine Erhöhung der Biomassen **N:P**- und **C:P**-Verhältnisse mit steigendem **N:P**, wenn auch nicht so ausgeprägt wie für das Phytoplankton dokumentiert^{62,65}. Im Kontrast dazu zeigten Malzahn et al. (2007)⁶² in Ruderfusskrebsen dafür zusätzlich eine Zunahme essentieller PUFA. Laut den Ergebnissen der Studie verschlechtert sich die Nahrungsqualität der Ruderfusskrebse aber bei abnehmendem **P**-Gehalt, auch wenn sich dafür der PUFA-Gehalt verbessert. Uns sind keine Studien bekannt, die vergleichbare Untersuchungen zu Veränderungen des PUFA-Gehalts in Daphnien, der Hauptnahrungsquelle vieler zooplanktivorer Fische durchführten.

(ii) Nachweise aus natürlichen Systemen

Veränderungen der **N:P**-Verhältnisse und die Konsequenzen für das Zooplankton in natürlichen Systemen sind wenig untersucht. Auch hier ist es schwierig, den Einfluss des **N:P**-Verhältnisses auf die

Organismengemeinschaft von dem direkten Einfluss des **P**-Gehaltes zu differenzieren. Dies erschwert auch auf Stufe des Zooplanktons die Interpretation von Freilandbeobachtungen. Für einige Gewässer, in welchen die **N:P**-Verhältnisse aufgrund der Reduktion von **P** anstiegen, wurden positive Effekte auf Daphnien und Ruderfusskrebse beobachtet ⁵¹. Im Genfersee hingegen ist kein Zusammenhang zwischen der jährlichen Abundanz von Daphnien und dem **N:P**-Verhältnis dokumentiert ⁷⁷.

Zu anderen Ergebnissen kam die Studie von Lorenz et al. (2020) ⁷⁵ für Seen, in denen **P** unverändert in tiefen Konzentrationen vorhanden war und lediglich die **N**-Einträge variierten. Die Daphnienabundanz nahm mit höherem **N:P**-Verhältnis eines Sees und einhergehender Abnahme des Phytoplankton-PUFA-Gehaltes ab ⁷⁵. Auch Hasset et al. (1997) ³³ fanden Hinweise auf einen Zusammenhang bestimmter Zooplanktongruppen mit dem **N:P**-Verhältnis. Die Studie zeigte, dass Daphnien mit tieferem **N:P**-Verhältnis in ihrer Biomasse vermehrt in Seen mit tieferem **N:P**-Verhältnis im Seston vorkamen, während Ruderfusskrebse mit hohem **N:P** Verhältnis in ihrer Biomasse häufiger in Seen mit hohem **N:P**-Verhältnis im Seston waren.

4.3 Dokumentierte Auswirkungen auf Fische

Die klassischen Ansichten der Elementstöchiometrie besagen, dass bei einer Erhöhung der **N:P**-Verhältnisse mit zeitgleicher Ausklammerung der Veränderung anderer beeinflussenden Faktoren die Populationsstärke^P von Fischen aufgrund geringerer Nahrungsquantität abnehmen sollte (Abb. 1&2). Folglich sollten zooplanktivore Fischarten stärker von den Veränderungen betroffen sein als Fische mit hauptsächlich anderen Ernährungsformen. Die untergeordnete Rolle der Nahrungsqualität (Gehalt an PUFA und **P**) zur Quantität für Sekundärkonsumenten wird aber immer mehr hinterfragt und untersucht ⁶².

(i) Nachweise aus experimentellen Versuchen

Sogar in der experimentellen Forschung beschäftigten sich bislang nur wenige Studien damit, ob die Folgen hoher **N:P**-Verhältnisse sich vom Phyto- über das Zooplankton bis hin zu den Topkonsumenten (Fische) übertragen. In den Mesokosmosversuchen von Lorenz et al. (2019) ³¹ nahmen unter experimentell erhöhten **N:P**-Verhältnissen Felchenlarven (ca. 3 Monate alt) nach einer 3-tägigen Nahrungsaufnahme weniger an Gewicht zu. Das schlechtere Wachstum wurde der quantitativen Abnahme der bevorzugten Nahrungsquelle, den Daphnien, zugeschrieben. Deren Abnahme wiederum wurde mit der abnehmenden Qualität ihrer Nahrungsquelle, dem Phytoplankton in Zusammenhang gebracht. Vergleichbare Zusammenhänge und negative Auswirkungen hoher **N:P**-Verhältnisse vom Phytoplankton bis zum Wachstum und Ernährungszustand von Heringslarven (Expositionszeit von 5 Tagen) sind auch in Laborversuchen von Malzahn et al. (2007) ⁶⁵ im marinen System festgestellt worden. Allerdings wurden die Heringe nicht von der Nahrungsquantität, sondern dem sinkenden **P**-Gehalt der Nahrung, also dessen Qualität negativ beeinflusst und dies auch nur für gewisse Altersstadien (bei älteren Heringslarven nicht aber bei jungen Heringslarven). Beide Studien sehen in den Ergebnissen Anzeichen dafür, dass sich der Effekt hoher **N:P**-Verhältnisse über die Nahrungskette auch auf höhere Trophiestufen auswirken kann. Im Gegensatz dazu stellten Boersma et al. (2008) ⁶² in vergleichbaren Studien mit Regenbogenforellen zwar einen negativen Effekt auf das **C:P**-Verhältnis im Phytoplankton und in den Daphnien fest, aber keine negative Folgen für den Ernährungszustand der Fische.

^P In diesem Kontext wird die Anzahl der Fische als Mass für die Populationsstärke verwendet

(ii) Nachweise aus natürlichen Systemen

Soweit uns bekannt, wurde bislang nur in einer einzigen Feldstudie anhand von Monitoring-Daten und Messungen untersucht, ob und wie sich die Effekte hoher N:P-Verhältnisse in natürlichen Systemen über die Nahrungskette bis hin zu den Fischen auswirken. Lorenz et al. (2020)⁷⁵ verglichen dafür 11 oligo- bis mesotrophe Seen deren N:P-Verhältnisse sich aufgrund variierenden N-Einträge unterschieden. Im Manuskript⁹ wird beschrieben, dass der Ernährungszustand von Felchen abhängig vom jeweiligen N:P-Verhältnis des beprobten Sees war. Der Ernährungszustand der Fische verschlechterte sich mit steigendem N:P-Verhältnis des Sees und sinkendem PUFA-Gehalt des Phytoplanktons, war aber nicht abhängig von der Daphnienhäufigkeit. Die Studie folgert daraus, dass weitere unbekannte Faktoren, die mit Veränderungen von N:P in Seen im Zusammenhang stehen, eine Rolle spielen und nicht nur die sinkende Nahrungsmenge an sich. Es wurde allerdings nicht untersucht, ob neben dem Ernährungszustand auch die Populationsstärke der Felchen vom jeweiligen N:P-Verhältnis der Seen betroffen war.

Theoretisches Schema & wissenschaftlich nachgewiesene Effekte

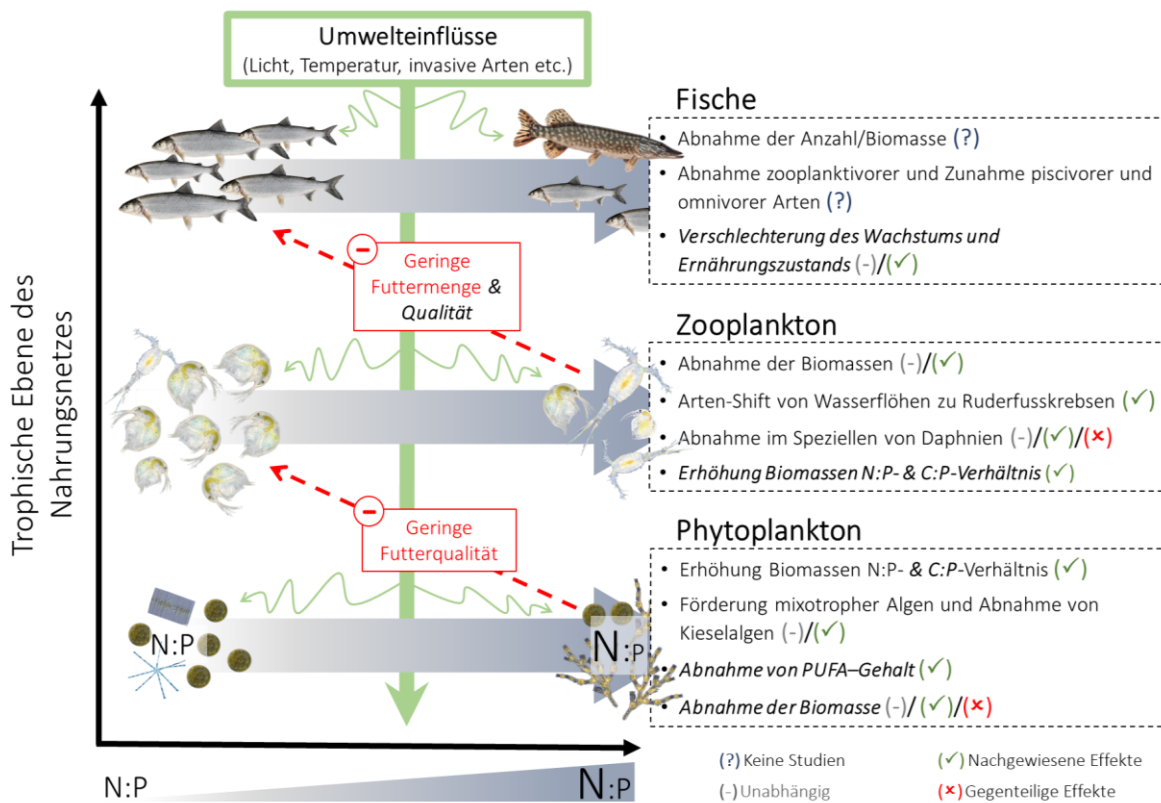


Abbildung 2: Nachweise zu den erwarteten Effekten hoher N:P-Verhältnisse auf das Nahrungsnetz in Seen aus Experimenten und Freilandstudien. (?) markiert erwartete Veränderungen, die bislang in keiner Studie untersucht wurden, (-) steht für keinen nachgewiesenen Zusammenhang, (✓) für einen Nachweis der Erwartung und (✗) für eine Beobachtung gegen die Erwartung. Punkte, bei welchen Studien zu unterschiedlichen Ergebnissen kamen, sind durch / und die jeweilig dokumentierten Beobachtungen gekennzeichnet. Zusätzliche Beobachtungen wurden in kursiv und fett ergänzt.

⁹ Ein Manuskript ist eine unveröffentlichte, schriftliche Beschreibung einer Studie und deren Resultate, welche an wissenschaftliche Zeitschriften zur Prüfung und Publikation eingesendet werden kann.

4.4 Einfluss der Nährstoffstöchiometrie auf Blaualgenblüten

Ein massenhaftes Auftreten von giftigen Blaualgen (Cyanobakterien) hat viele negative Folgen für die Nutzung der betroffenen Gewässer als Trinkwasserquellen und Erholungsgebiete. Ausserdem können Blaualgenblüten den Energietransfer zu höheren Stufen des Nahrungsnetzes negativ beeinflussen. Aufgrund der Giftstoffe stellen sie eine ungeeignete Nahrungsquelle dar und die von ihnen genutzten Nährstoffe sind nicht mehr für anderes Phytoplankton verfügbar. Deshalb werden sie im Nahrungsnetz oft als Nährstoffsенke angesehen⁷⁸.

Bei Blaualgen handelt es sich um eine vielfältige Organismengruppe mit zahlreichen artspezifischen Anpassungen. Folglich können unterschiedliche Arten über ein breites Spektrum ökologischer Bedingungen wachsen. Basierend auf ihren Bedürfnissen und Anpassungen lassen sich Blaualgenarten in vier Kategorien unterteilen, wobei einige Arten auch in mehrere Kategorien fallen können⁷⁹:

- i) **Schichten bildende Arten**, die mit Hilfe zellinterner Gasvesikel ihre Position in der Wassersäule regulieren. Sie bilden häufig dichte Populationen in der Sprungschicht von tiefen, geschichteten Seen.
- ii) **Turbulenz bevorzugende Arten**, welche grösstenteils im gut durchmischten Oberflächenwasser wachsen.
- iii) **Kolonien- oder aggregatbildende Arten**
- iv) **N₂-Fixierer**, die nicht auf externe N-Quellen angewiesen sind und elementaren Stickstoff (N₂) aus der Atmosphäre in spezialisierten Zellen (Heterozysten) zu biologisch verfügbaren Stickstoffverbindungen umwandeln können.

Häufigkeit von Blaualgen

Die höchsten Biomassen von Blaualgen, unabhängig davon, in welche Kategorie sie fallen, finden sich in Gewässern, in welchen **P** und **N** in nicht limitierenden Konzentrationen zur Verfügung stehen^{80,81}. Auch in Schweizer Seen treten Massenentwicklungen von Blaualgen am häufigsten in nährstoffreichen, also eutrophen Gewässern auf. Eine Reduktion der Nährstoffeinträge, insbesondere von **P**, ist eine erprobte Strategie, um nachweislich übermässiges Wachstum verschiedener Blaualgenarten auf effektive Weise zu minimieren¹².

Für das Massenaufreten in restaurierten Seen mit geringem **P**-Gehalt und hohen **N:P**-Verhältnissen sind vorwiegend Gattungen verantwortlich, die an **P**-arme Bedingungen angepasst sind (z.B. *Microcystis*, Burgunderblutalge *Planktothrix*)⁸²⁻⁸⁴. Viele Arten dieser Gattung können auch bei geringen Konzentrationen sehr effizient **P** aufnehmen, es intrazellulär speichern oder zusätzlich organische **P**-Quellen nutzen⁸³ und darin zitierte Literatur). Gleichzeitig sind diese Arten aber ausschliesslich auf externe **N**-Quellen angewiesen. Es ist nicht abschliessend geklärt, in welchem Ausmass die Stöchiometrie und die Verfügbarkeit von **N** zur Förderung dieser Arten beitragen. Klar ist, dass der Klimawandel eine nachweisbare Rolle in der Förderung von Blaualgenblüten spielt: Mit steigenden Wassertemperaturen wird eine generelle Zunahme der Intensität und Häufigkeit von Blaualgenblüten erwartet^{85,86}. So profitieren Gattungen wie die Burgunderblutalge, die sich vertikal einschichten, stark von der erwärmungsbedingten, intensiveren und längeren Schichtung der

^r Ergebnisse aus einer Umfrage bei den Kantonen zu Massenentwicklungen von Cyanobakterien von 2018-2022, vorgestellt von Christiane Ilg (VSA) an der Cercl'eau-Tagung 2022: https://cercleau.ch/wp-content/uploads/2022/06/20_DE_CyanoSchweiz_Ilg.pdf

Wassersäule sowie von der abgeschwächten Tiefenmischung^{82,87}. Andere Blaualgen, wie *Microcystis* profitieren wiederum direkt von den höheren Wassertemperaturen⁸¹.

Ungeachtet dessen wird vermehrt über den zusätzlichen Nutzen einer verstärkten Reduzierung des **N**-Eintrags zur Bekämpfung von Eutrophierungseffekten und von Blüten nicht-**N**₂-fixierender Blaualgen debattiert. Das häufigste Gegenargument dabei ist, dass die Reduktion von **N** wiederum das Wachstum von **N**₂-fixierenden Blaualgenarten fördern könnte. Da **N**₂-Fixierer nicht auf organische oder anorganische Stickstoffverbindungen angewiesen sind, können sie eine **N**-Limitierung bei tiefen **N:P**-Verhältnissen umgehen. Jedoch ist die Fixierung von Stickstoff ein energieaufwändiger Prozess, der sich schlussendlich negativ auf das Wachstum auswirken kann, insbesondere wenn auch andere Nährstoffe nur begrenzt zur Verfügung stehen⁸⁸. Die Strategie zeigt also besonders dann Wirkung, wenn der **P**-Bedarf gedeckt ist und nur **N** in limitierenden Konzentrationen vorhanden ist. Unter solchen Umständen begrenzt die Verfügbarkeit von **N** das Wachstum der Blaualgen und kann **N**₂-Fixierer gegenüber anderen Arten fördern. In einer Langzeitstudie wurde in einem experimentellen See die Stickstoffzufuhr über 37 Jahre hinweg reduziert⁸⁹. Die Autoren zeigten, dass dadurch das Wachstum **N**₂-fixierender Blaualgen gefördert wurde. In der genannten Untersuchung wurde lediglich **N** reduziert, während der **P**-Eintrag konstant blieb. Dagegen berichteten Shatwell und Köhler (2019)⁹⁰, dass die gleichzeitige Reduktion von **N**- und **P**-Einträgen im Müggelsee (Deutschland) über einen Zeitraum von 37 Jahren sich negativ auf **N**₂-fixierende Blaualgen auswirkte.

Giftproduktion von Massenentwicklungen

Ein weiterer wichtiger Aspekt ist der Einfluss erhöhter **N**-Konzentrationen auf den Giftstoffgehalt von Blaualgen. Es gibt vermehrt experimentelle Nachweise, dass hohe Stickstoffbelastungen die Giftstoffproduktion erhöhen können (^{83,91,92} und darin zitierte Literatur). So ist der weitverbreitete Blaualgengiftstoff Microcystin sehr **N**-haltig, und es wurde beobachtet, dass bei hohen externen **N:P**-Verhältnissen der überschüssige Stickstoff in Form von Microcystin gespeichert wird²⁷. Eine Erhöhung der Giftstoffproduktion spricht aber nicht generell für hohe **N**-Konzentrationen: einzelne Untersuchungen zeigen, dass manche Blaualgenarten mehr Giftstoffe bei **N**-Limitation produzieren (Table 1 in ⁹¹).

In Anbetracht der fortschreitenden Erwärmung der Wassertemperaturen sprechen die Erkenntnisse der letzten Jahre weiterhin für Nährstoffreduktion als ein effektives Mittel um das Risiko von Blaualgenblüten (auch in bislang nicht betroffenen Gewässern) zu minimieren⁸⁶. Dabei ist es wichtig, sowohl die **P**- als auch die **N**-Einträgen in Seen zu reduzieren, insbesondere in denjenigen Gewässern, in denen Arten wachsen, die kein **N**₂-fixieren können und an **P**-arme Situationen angepasst sind^{18,90}. Die gleichzeitige Kontrolle von **P**- und **N**-Einträgen verspricht, die Biomasse und artabhängig sogar die Giftigkeit der Blaualgen-Gemeinschaften zu reduzieren, ohne dabei **N**₂-fixierende Arten zu fördern (als Beispiele: ^{90,91,93,94}).

4.5 Gebietsfremde Arten

Störungen oder Veränderungen in einem Ökosystem (z.B. Klimawandel, veränderte Stöchiometrie) können die Dynamik des Nahrungsnetzes aus der Balance bringen und das Ökosystem somit anfälliger für die Ansiedelung von Arten machen, die nicht Teil der ursprünglichen Flora und Fauna sind (**invasive Arten**)⁹⁵. Die Ansiedelung invasiver Arten bedarf primär der Einführung fremder Organismen durch externe Vektoren wie den Menschen. Dennoch, Arten welche besser auf die veränderten Bedingungen angepasst sind, z.B. an hohe **N**-Konzentrationen und Wassertemperaturen, sind konkurrenzfähiger und haben grössere Chancen, sich permanent anzusiedeln^{51,95}.

Kleine, schnellwachsende omnivore Fischarten wie der Stichling, oder effiziente Planktonfiltrierer wie die Quaggamuschel, sind ernsthafte Nahrungskonkurrenten für die lokale Fischgemeinschaft⁹⁶. Manche dieser Neozoen können gleichzeitig neue Krankheiten oder Parasiten einschleppen, wie das Beispiel des amerikanischen Flusskrebsses und der Krebspest zeigte. Zudem kann es zu Verpaarungen und dem Vermischen des Genpools der invasiven und lokalen Arten kommen und damit zu einem Verlust der ursprünglichen Biodiversität.

Beobachtungen aus verschiedenen Systemen weisen auf ein gehäuftes Auftreten von invasiven Arten während der Phasen hin, in denen sich die **N:P**-Verhältnisse stark verändert haben^{28,51,97}. Die Körbchenmuschel (*Corbicula fluminea*) und die Zebramuschel (*Dreissena polymorpha*) siedelten sich vielfach zeitgleich mit steigenden **N:P**-Verhältnissen an^{51,97}. Bei den Wasserpflanzen waren die Grundnessel (*Hydrilla*) und die Wasserpest (*Egeria densa*) die häufigsten Vertreter⁵¹. Parallel mit den steigenden **N:P**-Verhältnissen veränderten sich aber auch die absoluten **P**-Konzentrationen und die Wassertemperaturen, sowie weitere nur schwer quantifizierbare Umweltfaktoren (z.B. Verschleppungsrisiko aufgrund zunehmender Globalisierung). Dies erschwert es, die Bedeutung des **N:P**-Verhältnisses auf die Ansiedlung gebietsfremder Arten vom Einfluss anderer Faktoren zu differenzieren.



Key messages: Vergleich von Theorie und wissenschaftlichen Nachweisen

Das entscheidende Kriterium für die Qualität einer Theorie ist ihre Fähigkeit, beobachtete Veränderungen zu erklären und neue Veränderungen vorauszusagen. Die Anzahl der Studien ist überschaubar, welche gezielt den Zusammenhang steigender **N:P**-Verhältnisse mit Veränderungen im Nahrungsnetz untersuchten. Für höhere trophische Stufen ist sie sogar an einer Hand abzählbar.

Phytoplankton

Für **Primärproduzenten** zeigt sich eine gute Übereinstimmung von Theorie, Experimenten und Freilandbeobachtungen. Bei einer Belastung des Ökosystems durch hohe **N:P**-Verhältnisse (bei tiefen absoluten **P**-Konzentrationen) passt sich das Phytoplankton den neuen Bedingungen an. Während die Biomasse unverändert bleibt, sinkt der **P**-Gehalt und es werden weniger essenzielle Fettsäuren gebildet. Gesamthaft verschlechtert sich die Nahrungsqualität des Phytoplanktons, was den Energietransfer zu höheren Ebenen des Nahrungsnetzes beeinträchtigen kann.

Zooplankton und Fische

Die Folgen hoher **N:P**-Verhältnisse auf Ebene der Primär- und Sekundärkonsumenten sind wesentlich weniger eindeutig. Theorie und Experimente sprechen meist dafür, dass sich der Effekt hoher **N:P**-Verhältnisse über die Nahrungskette auch negativ auf höhere Stufen auswirken kann. Unter kontrollierten Bedingungen nimmt die **Zooplanktonbiomasse** vor allem von Daphnien aufgrund der schlechteren Nahrungsqualität des Phytoplanktons ab. Dies wiederum kann das Wachstum und den Ernährungszustand von **Fischen** beeinträchtigen. Kommen aber weitere Umweltfaktoren im Freiland hinzu, lässt sich kein einheitlicher Effekt hoher **N:P**-Verhältnisse auf das Zooplankton mehr feststellen. An fundierten wissenschaftlichen Freilandstudien mangelt es erheblich, welche direkte Zusammenhänge hoher **N:P**-Verhältnisse mit der Artzusammensetzung und Populationsstärke der Fische in einem See belegen. Lediglich eine Studie untersuchte den Ernährungszustand von Felchen im Zusammenhang mit dem **N:P**-Verhältnis des jeweiligen Sees. Erwartungsgemäss verschlechterte sich der Ernährungszustand der Fische mit zunehmendem **N:P**-Verhältnis, aber entgegen den Schlüssen aus experimentellen Studien bestand kein Zusammenhang zur Biomasse der Daphnien.

Fazit

Nach derzeitigem Wissensstand ist der Einfluss der Stöchiometrie auf höhere Ebenen des Nahrungsnetzes (Zooplankton und Fische) abhängig von den jeweiligen Gegebenheiten unterschiedlich stark ausgeprägt oder nicht vorhanden. Zahlreiche zusätzliche Umweltfaktoren können die Dynamik des Nahrungsnetzes in Seen massgebend beeinflussen. Unter welchen Umweltbedingungen der Einfluss der Stöchiometrie einen relevanten Beitrag dazu leistet, kann basierend auf dem aktuellen Wissen nicht abschliessend eingeschätzt werden. Es bedarf mehr quantitativer Daten aus Experimenten und vor allem aus Freilandstudien.

5 Wie stickstoffbelastet sind Schweizer Seen tatsächlich?

5.1 Der natürliche Zustand & die globale Belastung der Seen

Es gibt nur wenig und unvollständige Daten über Nährstoffe in Schweizer Seen vor 1950, da Messungen häufig erst mit der Eutrophierung gestartet wurden. Für die Beurteilung der ursprünglichen Nährstoffsituation müsste man daher auf historische Beschreibungen von Algenblüten und Fischbeständen zurückgreifen oder auf paleolimnologische Untersuchungen der Sedimente ⁹⁸.

Anhand von alten Berichten über die Planktonbiomasse lässt sich rekonstruieren, dass die Seen in der Schweiz natürlicherweise nährstoff- und organismenarm waren, mit nur mässiger Algenbiomasse ¹³. Der ursprüngliche Zustand von Schweizer Seen kann aufgrund ihrer geographischen Lage (wenig natürlicher Nährstoffeintrag) als oligotroph beschrieben werden, mit geringem **P**- und **N**-Gehalt und einer von Felchen (*Coregonus*) dominierten Fischgemeinschaft ^{13,60}.

Auch wenn viele Seen der Schweiz wieder nahe am ursprünglichen Trophiegrad vor der Eutrophierung sind, hat die massive Nährstoffbelastung doch nachhaltige Spuren in diesen Ökosystemen hinterlassen. Viele endemische Fischarten sind in dieser Zeit verschwunden, während sich ortsfremde Arten verschiedenster Gruppen, von Zooplankton über benthischen Organismen bis hin zu Fischen, angesiedelt haben ⁹⁹. Ausserdem sind viele Seen stark vom Klimawandel beeinflusst und die thermisch-physikalischen Bedingungen entsprechen nicht mehr denen vor 1950 ^{100,101}. Trotzdem können natürliche Nährstoffbedingungen die Voraussetzungen schaffen, dass ursprüngliche Arten, welche an diese Verhältnisse angepasst sind, sich wieder verbreiten ⁹⁹. Die Erwartung, dass eine Nährstoffreduktion allein den ursprünglichen Zustand eines Ökosystems wiederherstellt sollte aufgrund der weitreichenden Veränderungen von Umweltbedingungen und Artzusammensetzungen aber mit Vorsicht betrachtet werden ^{100,102}. Ausserdem sind viele Seen derzeit nicht *per se* nährstoffarm, sondern lediglich **P**-arm. Die erfolgreiche Reduktion der **P**-Einträge und -Konzentrationen verbesserte die Gewässerqualität, doch bereits 1994 bezeichnete Paul Liechti ¹³ die daraus entstehende Veränderung der Nährstoffstöchiometrie: «Das Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor zeigt heute Werte, die gemäss den Messergebnissen aus Sedimentbohrungen seit der letzten Eiszeit noch nie erreicht wurden.»

Tabelle 1: Aktuell geltende gesetzlich festgelegte Grenzwerte für Trinkwasser und Gewässer, die der Trinkwassernutzung dienen sowie Zielwert-Vorschläge, um einen guten ökologischen Zustand eines Gewässers zu erreichen und Biodiversitätsverlust vorzubeugen

	Grenz-/Zielwerte	Quelle
Trinkwasser	Schweiz: 40 mg Nitrat/l	103
Unter- und oberirdische Gewässer, die der Trinkwassernutzung dienen	EU: 50 mg Nitrat/l Schweiz: 25 mg Nitrat/l	104,105
Guter Ökologischer Zustand/keine Gefahr des Verlusts der Biodiversität	European Nitrogen Assessment: 1.5-2 mg N _r /l Nitrolimit: 0.55 mg TN/l für Seetyp ⁵ 13 (z.B. Zürichsee)	105–107

Hohe Stickstoffeinträge und -konzentrationen in Süssgewässern sind ein weltweites Problem. In den USA hat das National Lakes Assessment im Jahr 2012 für 35 % der untersuchten Seen eine übermässige Belastung mit **N** festgestellt ¹⁰⁸. In Deutschland hat das Forschungsprojekt Nitrolimit Datensätze von 482 deutschen Seen bezüglich ihres ökologischen Zustands und der N-Belastung ausgewertet. Es zeigte

⁵ Typisierung der Seen abgeleitet von: Deneke & Nixdorf (2002) ¹²².

sich, dass immer noch viele Deutsche Seen, besonders Flachseen, stark **N**-belastet sind¹⁰⁷. Anhand der Auswertungen ermittelte das Projekt Seetypenabhängige Zielwerte für N- und P-Konzentrationen, bei welchen ein guter ökologischer Zustand des Gewässers erreicht wurde (z.B. Seetyp 13 = 550 µg TN/l bei 26 µg TP/l). Die Bewertung des ökologischen Zustandes basiert dabei auf dem Phyto-Seen-Index (PSI), welcher Informationen zu Phytoplanktonbiomasse, Chlorophyll-a-Konzentrationen und taxonomischer Zusammensetzung des Phytoplanktons beinhaltet¹⁰⁹. Eine komplette Auflistung der Zielwerte für die verschiedenen Seetypen kann im Positionspapier des Projekts Nitrolimit eingesehen werden¹⁰⁷. Österreich verzeichnet für den Grossteil der Seen eine gute Qualität, doch auch hier haben viele Seen hohe Nitratkonzentrationen verglichen mit den Zielwerten aus [Tabelle 1](#) für einen guten Ökologischen Zustand¹¹⁰. Um einen ersten Eindruck über die **N**-Situation in Schweizer Seen zu erhalten, wird folgend am Beispiel von 8 Schweizer Seen mit unterschiedlicher Trophie- und Belastungsgeschichte die Langzeitentwicklung von **Nitrat** und **Phosphor** exemplarisch untersucht.



Key messages: Natürlicher Zustand

- Die Datenlage bezüglich Nährstoffmessungen vor 1950 in Schweizer Seen ist schlecht, da häufig erst mit der Eutrophierung das Monitoring begonnen wurde.
- Historische Berichte beschreiben den ursprünglichen Zustand von Schweizer Seen als oligotroph, mit geringem **P**- und **N**-Gehalt, mässigem Algenwachstum und einer von Felchen (*Coregonus*) dominierten Fischpopulation.
- Übermässige Belastungen von Seen mit **N** und unnatürlich hohe **N:P**-Verhältnisse werden weltweit dokumentiert.

5.2 Schweizer Beispiele

Methoden

Um einschätzen zu können, wie relevant das Thema für Schweizer Gewässer ist, wurden die Veränderungen der **N:P**-Verhältnisse für 8 exemplarisch ausgewählte Schweizer Seen mit ausreichender Datenlage untersucht (Zürichsee, Bodensee, Hallwilersee, Bielersee, Zugersee, Thunersee, Genfersee & Neuenburgersee). Die verfügbaren Datensets der ausgewählten Seen zeigten eine starke Variabilität in Messparametern, Messfrequenz und allgemeinen Mess-Methoden. Um die Veränderungen der **N:P**-Verhältnisse in den einzelnen Seen untereinander vergleichen zu können, wurden die Konzentrationen von **Orthophosphat-P** und **Nitrat-N** aus 5 Meter Tiefe verwendet. Diese Auswahl wurde aufgrund folgender Faktoren getroffen:

1. **P** in seiner gelösten Form als **Orthophosphat** (PO_4^{3-}) und **N** in der Form von **Nitrat** (NO_3^-) werden von Wasserpflanzen und Algen bevorzugt für das Wachstum aufgenommen. Ihr Verhältnis zueinander kann die Biomassenstöchiometrie des Phytoplanktons beeinflussen ([Kapitel 2](#)) und dadurch die Nahrungsqualität für höhere Ebenen des Nahrungsnetzes.
2. In vielen Seen wurde mit den Messungen von **Orthophosphat-** und **Nitratkonzentrationen** aufgrund ihrer Relevanz für das Algenwachstum bereits früh begonnen.
3. Seston-**N:P**-Messungen sind oft nicht Bestandteil von Gewässermonitoring-Programmen. Da Primärproduzenten ihre zellinternen **N:P**-Verhältnisse den äusseren anpassen können, erlaubt die Analyse der biologisch verfügbaren Nährstoffe eine Annäherung an den Nährstoffgehalt des Phytoplanktons.

- Nährstoffmessungen aus 5m Tiefe zeigten in allen untersuchten Seen eine hohe Regelmässigkeit in der Messfrequenz sowie lange Messreihen.
- In vielen Seen finden Phytoplanktonblüten im Bereich von 0-10m (Epilimnion) statt. Die Tiefe von 5m wird in der Limnologie häufig als Richtwert für Untersuchungen des Epilimnions verwendet. Messungen in dieser Tiefe erlauben einzuschätzen, wie viele gelöste Nährstoffe und in welchem Verhältnis diese für das pflanzliche Wachstum verfügbar sind.

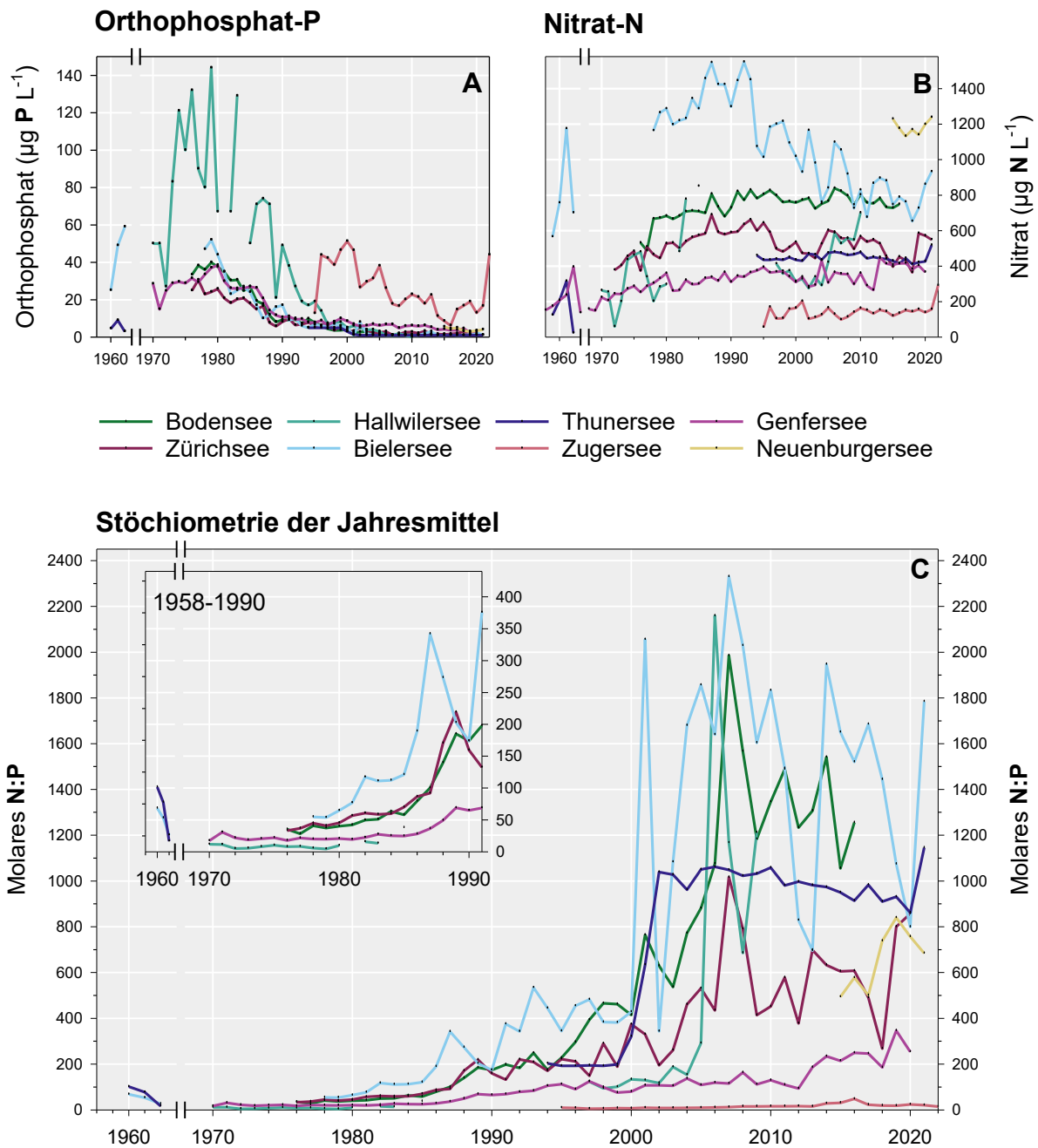


Abbildung 3: Langzeitentwicklung verschiedener Schweizer Seen (seit 1959) von **Orthophosphat-P (A)**, **Nitrat-N (B)** und die daraus resultierenden molaren **N:P-Verhältnisse (C)**. Im **Einsatz** werden die molaren **N:P-Verhältnisse** für den Zeitraum 1959-1990 zusätzlich mit angepasster Skala dargestellt, um den Beginn der Veränderungen detaillierter widerzugeben. Dargestellt sind die Jahresmittel aus Messungen in einer Wassertiefe von 5 Metern. Eine Aufschlüsselung der Messparameter nach Seen ist in **Abb. 4** ersichtlic. Für die jeweiligen Ansprechpersonen und Datenquellen der einzelnen Seen siehe **Tabelle 3**.

Veränderung der Wasserqualität bezüglich N und P

Untersucht wurden 8 Schweizer Seen mit unterschiedlicher Trophie-Stufe und Belastungsgeschichte. Der **Thunersee** war als einziger exemplarisch überprüfter See historisch nur wenig phosphorbelastet mit einem totalen **Orthophosphat-P**-Maximum von 21 $\mu\text{g P L}^{-1}$ ¹¹¹. Der **Zugersee** hingegen gilt immer noch als eutroph mit einem totalen **Orthophosphat-P**-Jahresmittelwert über 70 $\mu\text{g P L}^{-1}$ (Abb. 3). Nichtsdestotrotz hat sich die Wasserqualität bezüglich der **Orthophosphat-P**-Konzentrationen in 5m Tiefe in allen Seen seit dem Ausbau der Abwasserreinigung und Beginn des Phosphatverbots in Textilwaschmitteln (1986) drastisch verbessert (Abb. 3A).

Tabelle 2: Kennwerte der 8 untersuchten Schweizer Seen. Orthophosphat-P Konzentrationen sind kursiv und unterstrichen dargestellt. Bei den Nitrat-N- und Orthophosphat-P-Konzentrationen sowie dem Fischertrag handelt es sich um das Mittel der ersten resp. letzten 4 Messjahre des jeweiligen Datensatzes.

	Trophie Status	Nitrat-N / <i>Ortho-P</i> Anfang Messreihe ($\mu\text{g L}^{-1}$)	N:P Anfang Messreihe	Nitrat-N / <i>Ortho-P</i> Ende Messreihe ($\mu\text{g L}^{-1}$)	N:P Ende Messreihe	Faktorielle Veränderung N:P	Dominante Fischart gemäss Individuenzahl (Project lac)	Gesamtertrag (kg ha ⁻¹) der Berufs- und Angelfischerei
Zugersee	eutroph	ab 1995 109.4 / <u>34.4</u>	7.0	bis 2021 149.0 / <u>16.4</u>	20.2	2.9	<i>Perca</i> (Egli)	11.7
Genfersee	mesotroph	ab 1957/ <u>1970</u> 162.0 / <u>24.2</u>	14.8	bis 2020 392.0 / <u>3.5</u>	248.0	16.8	<i>Perca</i> (Egli)	6.2
Neuenburgersee	oligotroph	NA	NA	bis 2021 1186.4 / <u>3.5</u>	749.3	NA	<i>Perca</i> (Egli)	47.6
Zürichsee (Untersee)	mesotroph	ab 1972/ <u>1976</u> 430.5 / <u>25.7</u>	37.1	bis 2020 488.8 / <u>2.0</u>	541.2	14.6	<i>Perca</i> (Egli)	NA
Thunersee	oligotroph	ab 1959/ <u>1960</u> 167.5 / <u>5.5</u>	67.3	bis 2021 444.5 / <u>1.0</u>	982.6	14.6	<i>Coregonus</i> (Felchen)	1.4
Bielersee	mesotroph	ab 1959 798.8 / <u>71.4</u>	24.7	bis 2021 792.9 / <u>1.5</u>	1168.5	47.3	NA	29.3
Bodensee (Obersee)	oligotroph	ab 1976 589.5 / <u>36.9</u>	35.3	bis 2016 747.8 / <u>1.3</u>	1271.6	36.0	<i>Gasterosteus</i> (Stichling)	NA
Hallwilersee	mesotroph	ab 1970 194.8 / <u>52.3</u>	8.2	bis 2010 583.5 / <u>1.0</u>	1289.9	157.3	<i>Rutilus</i> (Rotauge)	15.7
Ø Durchschnitt			27.8		783.9	41.4		

In allen Seen sind die **Orthophosphat-P**-Jahresmittel der letzten 4 Messjahre geringer als am Anfang der Aufzeichnungen (Tabelle 2). Sogar im **Thunersee**, der nur sehr schwach nährstoffbelastet war und eine grosse Messlücke von 1963-1994 aufweist, zeigt **Orthophosphat-P** eine sichtbare Abnahme (Abb. 3A).

Bei den Stickstoffkonzentrationen zeigt sich ein anderes Muster. Zu Anfang der Messreihen steigen die **Nitrat-N**-Konzentrationen in allen Seen an, erst seit den 1990er-Jahren werden unterschiedliche Trends zwischen den Seen sichtbar (Abb. 3B). Im **Bodensee**, **Hallwilersee** und **Genfersee** steigen die Konzentrationen weiter an, während sie im **Zürichsee** und **Bielersee** tendenziell abnehmen (Abb. 3&4).

Betreffend den **Bielersee** sollte man beachten, dass seit 2003 **Nitrat-N** nur noch einmal im Jahr gemessen wurde. Die **N:P**-Verhältnisse in Seen können saisonal stark variieren (Abb. 5). Im Frühling, während der Zirkulationsphase, gibt es in vielen Seen eine Anreicherung des Oberflächenwassers mit Nährstoffen aus der Tiefe, was zu einem tieferen **N:P**-Verhältnis führt. Das Phytoplankton der Frühjahrsblüte konsumiert während des Wachstums Orthophosphat und Nitrat, aber in unterschiedlichem Ausmass. Dies führt zu einer Zehrung und teilweise massiven Erhöhung der **N:P**-Verhältnisse im Sommer (Abb. 5). Demnach kann eine niedrige Messfrequenz die Interpretation der **N:P**-Verhältnisse im Epilimnion beeinflussen.

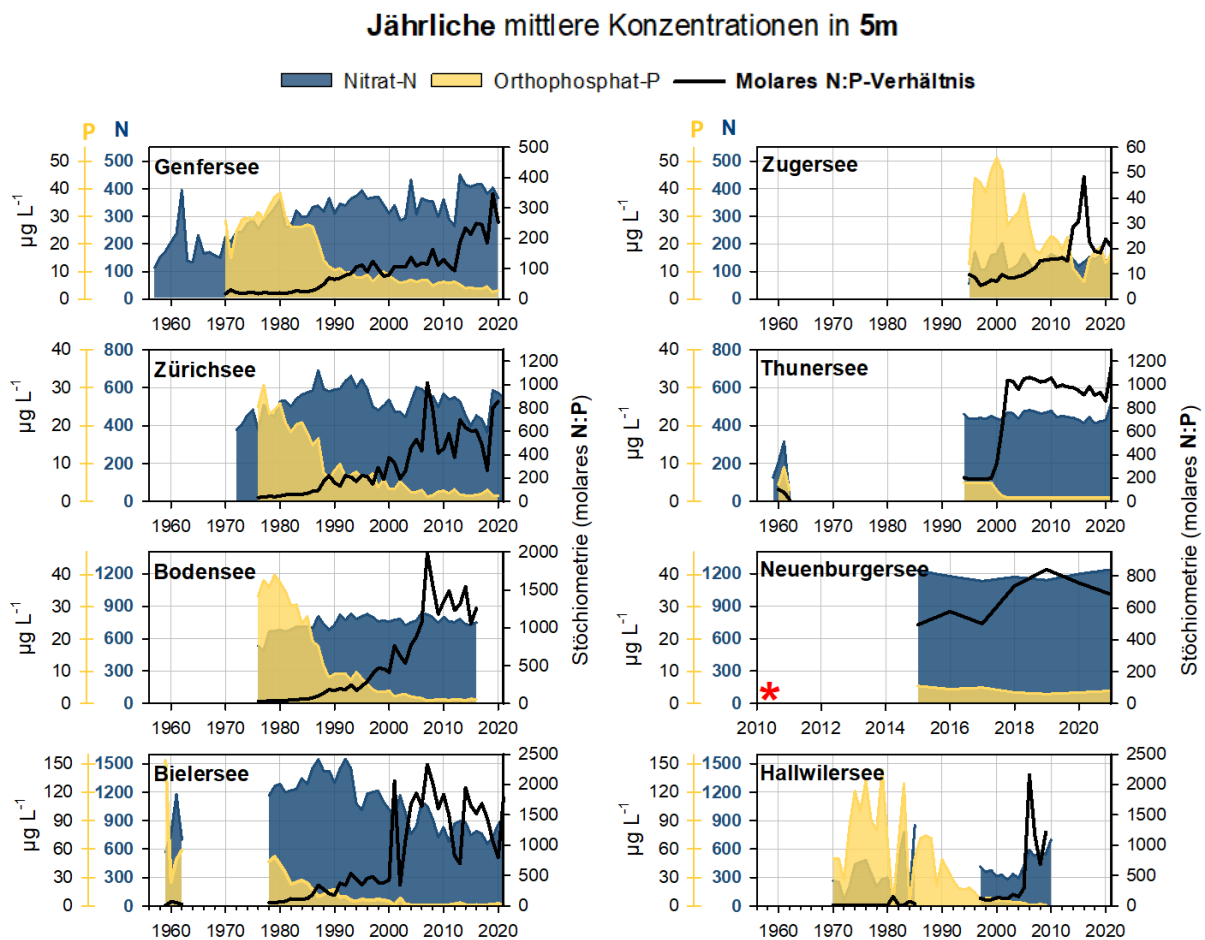


Abbildung 4: Details der Langzeitentwicklung von Orthophosphat-P (gelbe Fläche), Nitrat-N (blaue Fläche) und das daraus resultierende molare N:P-Verhältnis (schwarze Linie) von 8 exemplarisch untersuchten Schweizer Seen. Dargestellt sind die Jahresmittel (farbige Fläche) von Konzentrationen in einer Wassertiefe von 5 Metern. Für den Neuenburgersee (markiert mit rotem Stern) wurde die Jahres-Skala angepasst da die verwendeten Daten erst ab 2015 verfügbar waren. Datenquellen= **Tabelle 3**.

Im **Zürichsee** hat sich die Messfrequenz mit den sinkenden **Nitrat-N**-Konzentrationen nicht verändert. Mögliche Ursachen für die sinkenden **Stickstoffwerte** könnten neben reduzierten **N**-Einträgen durch Sanierungsmassnahmen auch das massenhafte Aufkommen der Burgunderblutalge (*Planktothrix rubescens*) oder die schlechter werdende Frühjahrs-Zirkulation sein. Die Burgunderblutalge ist ein nicht- N_2 -fixierendes Cyanobakterium, welches auf die Verfügbarkeit von Stickstoffverbindungen angewiesen ist. In der Tiefe, in welcher sich die Burgunderblutalge einschichtet, wird jährlich eine starke Zehrung von **Nitrat** beobachtet¹¹². Das Aufkommen der Burgunderblutalge wurde im **Zürichsee** auch durch die Häufung von durchmischungsschwachen Jahren gefördert⁸². Eine Reduzierung der Durchmischungstiefe schränkt den Nährstofftransport ins Oberflächenwasser ein und kann den anoxischen Bereich des Tiefenwassers vergrössern¹¹³. Dies wiederum kann die Umwandlung und Anreicherung von Stickstoff in Form von **Ammonium** (NH_4^+) fördern.

Für den **Zugersee**, **Genfersee** und **Neuenburgersee** standen auch volumengewichtete Jahresmittel zur Verfügung. Im **Neuenburgersee** und **Genfersee** ist eine deutliche Zunahme seit Aufzeichnungsbeginn dokumentiert, was mit den Beobachtungen aus 5m Tiefe übereinstimmt (**Abb. 5**). Im Blauen Bericht der IGKB von 1998¹¹⁴ ist für den **Bodensee**, übereinstimmend mit den Messungen aus 5m, ein deutlicher Anstieg der volumengewichteten **Nitrat-N**-Konzentrationen dokumentiert. Ganz anders im **Zugersee**, in welchem die Konzentrationen seit Anfang der 1990er-Jahre stark abnehmen (**Abb. 5**). Im **Zugersee** gibt es keine Nachweise für Massenauftreten

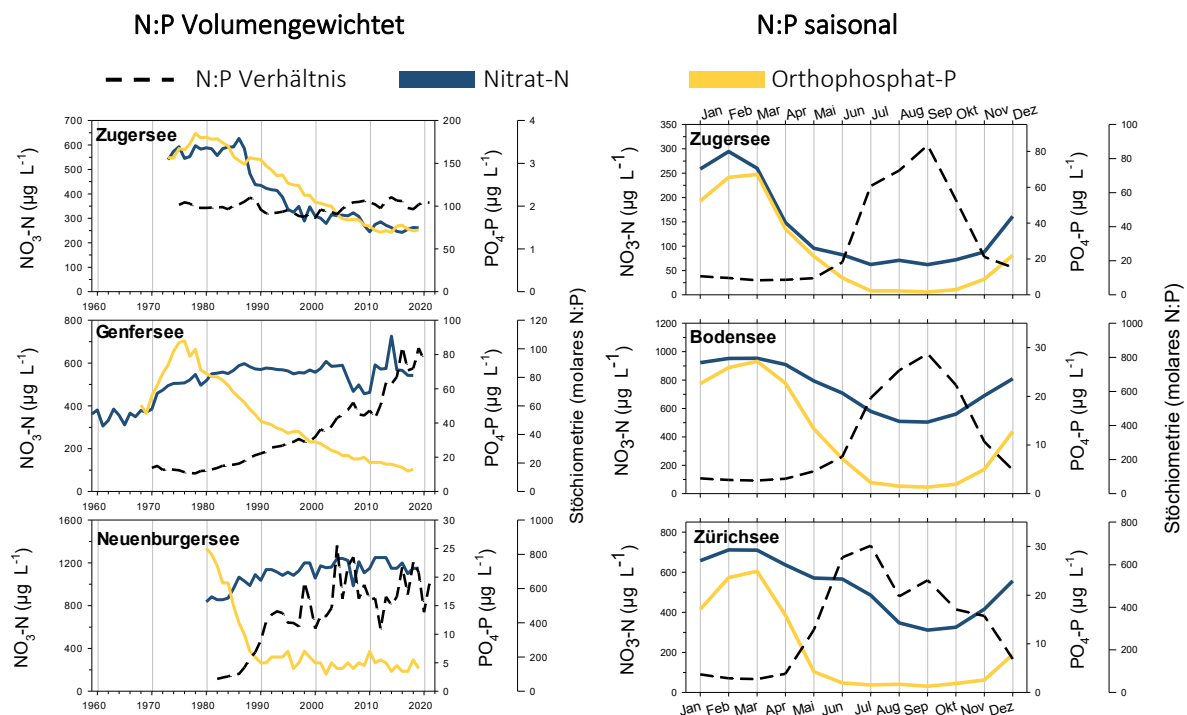


Abbildung 5: Langzeitentwicklung der Volumengewichteten Jahresmittel von (links) Orthophosphat-P (gelbe Linie), Nitrat-N (blaue Linie) und das daraus resultierende molare N:P-Verhältnis (schwarze gestrichelte Linie) des Zugersees, Genfersees und Neuenburgersees. (rechts) Die saisonale Variation von Orthophosphat-P (gelbe Linie), Nitrat-N (blaue Linie) und das daraus resultierende molare N:P-Verhältnis am Beispiel des Zugersees, Bodensees und Zürichsees. Abgebildet sind die Monatsmittel aller Messungen (farbige dicke Linie) und die darauf basierenden N:P-Verhältnisse (schwarze, gestrichelte Linie). Die volumengewichteten Jahresmittel wurden vom jeweiligen Ansprechpartner berechnet (Tabelle 3). Datenquellen= Tabelle 3

von Blaualgen, aber wie im **Zürichsee** wurden in den letzten Jahren praktisch keine Komplettdurchmischungen der Wassersäule mehr beobachtet¹¹⁵. Dies liegt an der stärkeren thermischen Dichteschichtung, bedingt durch die Erwärmung. Dieser Effekt wird im Zugersee zusätzlich durch die chemische Dichteschichtung aufgrund der sehr hohen Nährstoffkonzentrationen im Tiefenwasser verstärkt. **Stickstoff** kann dadurch vermehrt in anderen Formen im sauerstofffreien Tiefenwasser angereichert werden.

In allen untersuchten Seen, ausser dem **Bielensee**, sind die **Nitrat-N**-Konzentrationen in 5m und die volumengewichteten **Nitrat-N**-Konzentrationen (**Neuenburgersee**, **Zugersee**, **Genfersee**) höher als zu Beginn der Aufzeichnungen (Abb. 3-5, Tabelle 2). Doch in den letzten 10 Jahren schwanken die **Nitrat-N**-Konzentrationen nur leicht und scheinen sich stabilisiert zu haben. Aktuell weisen die untersuchten Seen eine grosse Diskrepanz in den **Nitrat-N**-Konzentrationen auf, von lediglich $149 \mu\text{g L}^{-1}$ im **Zugersee** bis zu $1186 \mu\text{g L}^{-1}$ im **Neuenburgersee**. Die Konzentrationen sind aber weit unter den Grenzwerten für der Trinkwassernutzung dienenden Gewässern und stellen kein Problem für die Nutzung der Seen als Trinkwasserquelle dar (Tabelle 1).

Betrachtet man die Zielwertvorgaben für den totalen Stickstoffgehalt des European Nitrogen Assessment (Tabelle 1) mit dem Ziel, den Verlust der Biodiversität in Seen zu minimieren, sind basierend auf den **Nitrat-N**-Konzentrationen in 5m alle untersuchten Seen unter dem Grenzwert (Tabelle 2). Das Projekt Nitrolimit hingegen setzte tiefere Zielwerte für den totalen Stickstoffgehalt (Tabelle 1). Basierend auf den Untersuchungen der Studie sollten tiefe, geschichtete Seen wie z.B. der **Zürichsee** (LAWA Seetyp 13) unter $630 \mu\text{g TN L}^{-1}$ enthalten um einen guten Phyto-See-Index zu erreichen¹⁰⁷. Demnach wären aktuell der **Neuenburgersee**, **Bielensee** und **Bodensee** basierend auf der **Nitrat-N** Konzentration in 5 m über dem Zielwert, während sich die Werte im **Genfersee**, **Thunersee**,

Zürichsee und **Hallwilersee** knapp unter der Zielvorgabe befinden (Tabelle 1&2). In einem nächsten Schritt sollten die aktuellen Gesamtkonzentrationen für alle Seen auf die gleiche Weise berechnet werden, um sie direkt untereinander und bezüglich der Zielvorgaben vergleichen zu können.

Anstieg der N:P-Verhältnisse

Durch die starke Abnahme von **Orthophosphat-P** in Kombination mit erhöhten **Nitrat-N**-Konzentrationen stieg das **N:P**-Verhältnis in der produktiven Schicht in allen untersuchten Seen stark an (Abb. 3C, Tabelle 2). Die geringste Veränderung fand im **Zugersee** statt. Das Jahresmittel von **N:P=7.0** (1995-1998) stieg auf **N:P=20.2** (2018-2021) an, was beinahe einer Verdreifachung entspricht. Der im Verhältnis zu den anderen untersuchten Seen geringe Anstieg des **N:P**-Verhältnisses liegt an den immer noch hohen Orthophosphatkonzentrationen und den vergleichsweise niedrigen Nitratkonzentrationen. Aufgrund der langen Wasseraufenthaltszeit gestaltet es sich schwierig, die **P**-Konzentrationen im Zugersee weiter zu reduzieren. Wie bereits erwähnt, kann die fehlende Durchmischung die anaeroben Bedingungen im Tiefenwassers verstärken und somit andere Formen von **Stickstoff** und eine erhöhte Rücklösung von **P** aus den Sedimenten fördern.

Im **Genfersee**, **Thunersee** und **Zürichsee** haben sich die **N:P**-Verhältnisse mehr als verzehnfacht (Abb. 3C&4, Tabelle 2). Im **Genfersee** und **Thunersee** führte insbesondere der Anstieg der Nitratkonzentration zur Erhöhung, während im **Zürichsee** die **P**-Reduktion mehr ins Gewicht fällt. Im **Bieleree** und **Bodensee** haben sich die **N:P**-Verhältnisse noch stärker erhöht, sie sind über 35 Mal höher als zu Anfang der Aufzeichnungen. Mit Abstand die grösste Veränderung ist im **Hallwilersee** zu beobachten, in welchem das **Nitrat** in 5m am stärksten anstieg und sich das **N:P**-Verhältnis mehr als hundertfach vergrössert hat (Tabelle 2). In vielen Seen wurde erst im Laufe der Eutrophierung mit Nährstoffmessungen begonnen. Die tiefen Nitratkonzentrationen anfangs der 1960er-Jahre im **Bieleree** und **Thunersee** lassen aber vermuten, dass die aktuellen **N:P**-Verhältnisse in der produktiven Schicht aller untersuchter Seen noch stärker von den ursprünglichen Bedingungen abweichen könnten (als hier dokumentiert). Dennoch sollte man beim Vergleich aktueller mit historischen Konzentrationen bedenken, dass viele Methoden zur Bestimmung der Nährstoffe über die Jahrzehnte verändert wurden und ihre Messgenauigkeit sich dadurch unterscheiden kann.

Die Entwicklung der **N:P**-Verhältnisse hat sich im **Bodensee**, **Bieleree** und **Thunersee** während der letzten 10 Jahre trotz markanter Schwankungen auf einem hohen Niveau stabilisiert (Abb. 4). Im **Zürichsee** steigen sie trotz sinkender Nitratkonzentrationen weiter leicht an, was an einer reduzierten Phosphoranreicherung des Epilimnions während schlechter Durchmischungsjahre liegen kann. Auch im **Genfersee** und **Zugersee** erhöhen sie sich tendenziell noch immer. Im **Zugersee** wird weiter daran gearbeitet, die Phosphorkonzentrationen zu reduzieren, während im **Genfersee** die kontinuierlich ansteigenden Nitratkonzentrationen dafür verantwortlich sind.

Fangerträge der Berufs- und Angelfischerei

In Schweizer Gewässern spiegeln die Fangstatistiken nur bedingt die Bestände an Fischpopulationen wieder, da beispielsweise die Änderung der Fanggeräte und -methoden über die Zeit und der variierende Fangaufwand (catch per unit effort = CPUE) meist nicht dokumentiert sind⁹⁹. Neben diesen abiotischen Faktoren können auch biotische Faktoren dazu führen, dass die Fangstatistik nur bedingt die tatsächliche Fischbiomasse wiedergibt. In nährstoffarmen Seen als Beispiel, kann die Grössenverteilung der Fische und ihr Aufenthaltsort zu Diskrepanzen führen. So setzte sich der Grossteil der Felchenbiomasse in den vom 'Projet Lac' untersuchten, nährstoffarmen Seen aus einer hohen Anzahl kleiner Fische zusammen, zu klein, um von den Netzen der Berufsfischerei gefangen zu werden. Zudem befand sich ein Teil der Felchenbiomasse oft in grösserer Wassertiefe, welche von den Berufsfischern aus kommerziellen Gründen nicht befischt wird. Werden bei einem Vergleich der Fangerträge von Berufs- und Angelfischern mit den standardisierten Befischungen aus dem Projet Lac

jedoch nur die für die Berufs- und Angelfischerei befischbaren Fischgrößen von Felchen und Flussbarschen einbezogen, zeigt sich eine gute Übereinstimmung der Daten (Korrelation: R^2 von ca 0.5) ⁹⁹. Die Aussagekraft der vorliegenden Auswertungen beschränken sich folglich auf einen möglichen Zusammenhang des N:P-Verhältnisses mit den fischereilichen Erträgen, welche Bestenfalls eine Annäherung an die effektiven Bestände darstellen.

Jährliche Fangerträge Berufs- und Angelfischerei

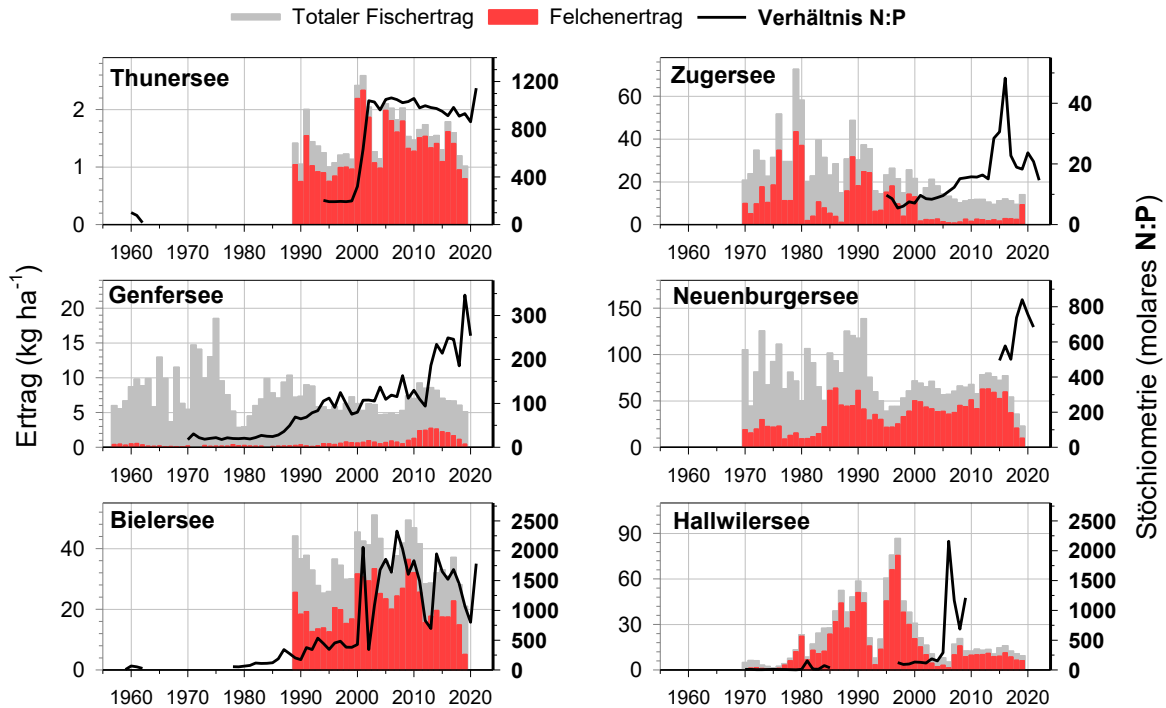


Abbildung 6: Langzeitentwicklung der totalen Fangerträge (graue Balken) und dem jeweiligen Anteil an Felchen (rote Balken) von Berufs- und Angelfischerei in Kombination mit dem entsprechenden N:P-Verhältnis (schwarze Linie). Die Fangerträge entsprechen dem Ertrag in Kilogramm pro Hektar Seefläche. Datenquellen: Fangerträge = Eidgenössische Fischereistatistik (BAFU), Stand 12.05.2022; Seefläche für die Berechnung des Fangertrags = Kennzahlen publiziert vom BAFU.

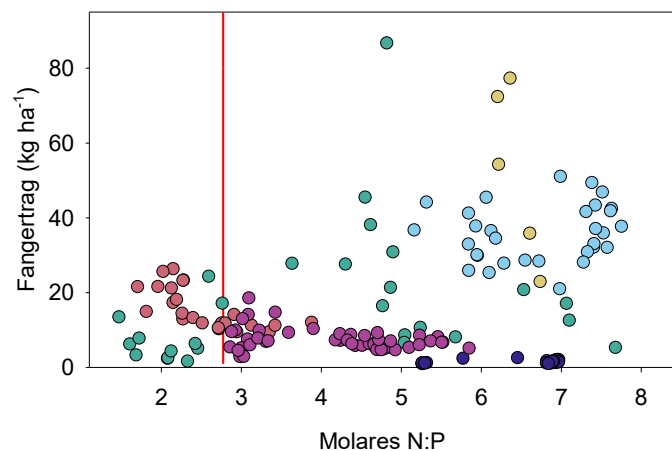


Abbildung 7: Zusammenhang von (links) totalen Fischertrag in Kilogramm pro Hektar und dem N:P-Verhältnis (als $\ln(N:P)$) für alle Seen und den gesamten Messzeitraum (Farbschema entspricht Abb. 3). Die rote Linie entspricht dem natürlichen Logarithmus des Redfield-Verhältnisses ($\ln(16)$).

Der totale Fischertrag pro Hektar Seefläche ist in allen untersuchten Seen mit Ausnahme des **Zugersees** gemäss der Datenerhebung der Fischereistatistik rückläufig (**Abb. 6**). Vergleicht man die Langzeitentwicklung der **N:P**-Verhältnisse (in 5m und wo vorhanden volumengewichtet) aller untersuchter Seen mit den Erträgen der Fischerei, lässt sich kein signifikanter Zusammenhang feststellen (**Abb. 7**). Einzeln betrachtet zeigen sich je nach See unterschiedliche Tendenzen, aber nur im **Zugersee** ist ein klarer Trend ($r^2 > 0.3$) ersichtlich. Im **Zugersee** nehmen die Fangerträge mit zunehmender **N:P**-Stöchiometrie in der produktiven Schicht ab, obwohl sich die **N:P**-Verhältnisse nahe dem für Algen optimalen Redfield-Verhältnis bewegen.



Key messages: Schweizer Beispiele

- Die **P**-Konzentrationen wurden stark reduziert und haben sich in den meisten Seen bereits wieder Werten wie vor der Eutrophierung angenähert.
- Der seit den 1960er-Jahren dokumentierte Anstieg der **N**-Konzentrationen wurde ab den 1990er-Jahren deutlich abgeschwächt und in einigen Seen sogar stabilisiert. Die Konzentrationen sind jedoch immer noch auf unnatürlich hohem Niveau.
- Folglich ist das **N:P**-Verhältnis in allen untersuchten Seen derzeit noch ein Vielfaches höher als vor der Eutrophierung.
- Bei den untersuchten Schweizer Seen ist kein Zusammenhang zwischen hohem **N:P**-Verhältnis und dem fischereilichen Ertrag feststellbar.
- Ein Langzeitvergleich der **N:P**-Verhältnisse mit den Fischbeständen in Schweizer Seen ist mangels zeitlich wiederholter und standardisierter Bestandsdaten nicht möglich.

6 Schlussfolgerungen und Empfehlungen

6.1 N:P-Problematik im Zusammenspiel mit anderen Stressoren

Aquatische Ökosysteme sind einer stetig wachsenden Anzahl unterschiedlicher Stressoren ausgesetzt. Bestand und Artzusammensetzung von Fischpopulationen sind, abgesehen von der Nahrungsqualität und -quantität, von Faktoren wie Klimaerwärmung, Habitatsverlust/Fragmentierung, Befischung, Besatzmassnahmen und Ansiedelung fremder Arten beeinflusst. Hohe **P**- und geringe Sauerstoffkonzentrationen im Sediment können die Überlebensrate von Felchen-Eiern und folglich die Populationstärke massiv reduzieren, bevor für ein weiteres Fischwachstum eine geeignete Nahrungsquelle überhaupt tragend wird¹¹⁶. Das Gleiche gilt für Arten, die Uferbereiche als Laichgrund oder Kinderstube benötigen. In vielen Schweizer Seen sind diese Zonen stark verändert und bieten mitunter kein ausreichendes Habitat mehr, auch wenn genügend und qualitativ hochwertige Nahrung zur Verfügung stehen würde⁹⁹.

Eine detaillierte Analyse der wichtigsten Stressoren für den Fischbestand und Artenreichtum in Schweizer Gewässern bietet der Synthesebericht des 'Projet Lac'⁹⁹. Einige dieser Stressoren werden durch hohe **N:P**-Verhältnisse gefördert, andere können wiederum die Stöchiometrie selbst verändern.

Aufgrund ihrer zahlreichen und tiefgreifenden Effekte gilt die **Klimaerwärmung** immer noch als grösste Bedrohung für aquatische Ökosysteme. Die Erwärmung fördert mixotrophe Phytoplanktonarten und Blaualgen (schlechte Nahrung für Fische) und benachteiligt direkt an Kaltwasser angepasste Fischarten. Wärmere Wassertemperaturen führen ausserdem zu reduzierten Tiefenmischungen und

folglich zur Ausdehnung von sauerstofffreien Zonen im Tiefenwasser. Während einer vollständigen Tiefenmischung wird sauerstoffreiches Oberflächenwasser in die Tiefe transportiert, während nährstoffreiches Tiefenwasser an die Oberfläche gelangt. Eine Abschwächung dieser Zirkulation hat aufgrund der fehlenden **P**-Anreicherung, dementsprechend auch eine höhere **N:P**-Stöchiometrie (und dadurch geringere Nahrungsqualität) der Frühjahrsblüte zufolge. Hinzu kommt, dass anoxische Bedingungen die Rücklösung von **P** aus den Sedimenten und die Umwandlung und Anreicherung von Stickstoff in Form von Ammonium fördern. Durch die Abschwächung der Zirkulation bleiben die Nährstoffe jedoch in den Tiefenschichten 'gefangen'. Dadurch wird die Verfügbarkeit und Stöchiometrie von Nährstoffen in einem See zusätzlich verändert.

In Schweizer Gewässern stehen die Fischbestände und deren Diversität insgesamt unter Druck, höchstwahrscheinlich durch das Zusammenspiel verschiedener Stressoren⁹⁹. Die Gewichtung der einzelnen Faktoren wird sich allerdings von See zu See unterscheiden, von wesentlich bis zu vernachlässigbar. Es bedarf einer vorrangigen Identifizierung der für das jeweilige Ökosystem relevanten Stressoren, um gezielt wirkungsvolle Massnahmen ergreifen zu können.

6.2 Relevanz für Schweizer Gewässer

Die weltweit an Bedeutung gewinnende Problematik steigender **N:P**-Verhältnisse in Seen ist auch für Schweizer Gewässer von Relevanz. In diesem Bericht wurde anhand von acht Beispielen gezeigt, dass die **N:P**-Verhältnisse in allen untersuchten Seen teilweise massiv höher liegen als zu Aufzeichnungsbeginn. Erste Massnahmen des Gewässerschutzes in den 1970 & 1980er-Jahren haben neben den Phosphoreinträgen auch die Stickstoffeinträge reduziert. In vielen Seen sind die Nitratkonzentrationen in den letzten 10 Jahren stabil, doch mit dem Phosphor vergleichbare deutliche **N**-Reduktionen fanden nur in Einzelfällen statt. Deshalb sind die **N**-Konzentrationen sowie das **N:P**-Verhältnis in der produktiven Schicht fast aller untersuchten Seen weiterhin unnatürlich hoch. Die Konzentrationen befinden sich aber noch immer in Bereichen, die keine negativen Konsequenzen für die Trinkwasser- und Badewasserqualität der Seen haben. Zudem wurden kürzlich weiterführende Massnahmen zur Verringerung der **N**-Einträge in Schweizer Gewässer beschlossen, welche bei erfolgreicher Umsetzung ein Sinken der **N**-Konzentrationen in Zukunft erwarten lassen²⁶.

Eine Erhöhung der **C:P**-Biomassenverhältnisse von **Phytoplankton** im Zusammenhang mit der Reduzierung von **P**-Einträgen wurde bereits für einige Schweizer Gewässer gezeigt^t. Es kann davon ausgegangen werden, dass sich in den betreffenden Seen als Konsequenz der veränderten Stöchiometrie auch das **N:P**-Verhältnis der Phytoplanktonbiomasse erhöht und der Gehalt an essenziellen Fettsäuren reduziert hat. Dies würde generell eine Verschlechterung der Nährstoffqualität des Phytoplanktons als Nahrungsquelle für höhere trophische Ebenen des Nahrungsnetzes bedeuten.

Basierend auf den ersten Auswertungen in diesem Bericht, gibt es bislang keine Anzeichen dafür, dass sich die hohen **N:P**-Verhältnisse in den untersuchten Schweizer Seen über die Nahrungskette auf die **Fangerträge der Berufs- und Angelfischerei** ausgewirkt haben. Der Einfluss weiterer Umweltfaktoren scheint zurzeit die Relevanz der veränderten Stöchiometrie zu übertreffen. Diese Erkenntnis kann momentan nur auf den direkten Zusammenhang von **N:P** und den fischereilichen Erträgen basiert werden, welche Bestenfalls eine Annäherung des effektiven Fischbestands (Biomasse, Artzusammensetzung und Anzahl) darstellen. Einschätzungen diesbezüglich könnten mit Einbezug der im 'Projet Lac' erhobenen Daten über mehrere Seen hinweg betrachtet werden, jedoch nicht über einen zeitlichen Verlauf innerhalb der einzelnen Seen, da zeitlich wiederholte und standardisierte

^t Ergebnisse vorgestellt von Alfred Wüest an der Cercle'eau-Tagung 2022: https://cercleau.ch/wp-content/uploads/2022/06/15_DE_Einsichteseen.pdf

Bestandsdaten zu den Schweizer Seen bisher fehlen. Im Gegensatz zu Vergleichen innerhalb eines Sees sind Vergleiche zwischen Seen mit Vorsicht zu interpretieren. Aufgrund unterschiedlicher absoluter **N:P** Verhältnisse und damit einhergehende Eutrophierungsgrade, sowie a- und biotischer Faktoren (z. Bsp. Vorkommen von Neobiota wie die Quagga-Muschel) weisen die verschiedenen See-Ökosysteme andere Voraussetzungen auf, die den effektiven Fischbestand multifaktoriell beeinflussen können.

Hohe **N:P**-Verhältnisse können sich durchaus über Veränderungen im Phytoplankton auch auf das Zooplankton und weiter auf Fische auswirken. Gemäss dem aktuellen Stand der Forschung sind die Dynamiken höherer trophischer Ebenen im Freiland aber häufig stärker durch andere, zum Teil seespezifische Umweltfaktoren beeinflusst, wie zum Beispiel klimabedingte Veränderungen oder die Ausbreitung invasiver Arten⁹⁹. Unter welchen Umweltbedingungen der Einfluss der Stöchiometrie von Relevanz ist, wird zurzeit erst erforscht.

6.3 Offene Fragen und mögliche Handlungsansätze

Basierend auf experimentellen Studien und dem modernen Verständnis der Nährstoffstöchiometrie kann das zunehmende Ungleichgewicht von **N** und **P** das Nahrungsnetz auf allen Ebenen beeinflussen. Das mögliche Spektrum der Folgen dieser Entwicklung für natürliche aquatische Ökosysteme wird derzeit allerdings nur teilweise verstanden. Für ein besseres Verständnis könnte man, die Untersuchungen zu den Effekten der veränderten Stöchiometrie in Schweizer Gewässern auszuweiten. Folgende zentrale Fragestellungen und exemplarische Handlungsansätze für die Forschung, könnten unser prinzipielles Verständnis der Sachlage erweitern, um angemessene Massnahmen für den Gewässerschutz in der Schweiz zu entwickeln:

i) Was beeinflusst die grosse Diskrepanz der Nitrat-Konzentrationen zwischen den Seen?

Vertiefte Analysen der bereits vorhandenen Nährstoff-Daten mit Einbezug aller Stickstoffformen. Ergänzend dazu sollten weiterführende Analysen zu Wasseraufenthaltszeit, Temperatur- und Schichtungsverhältnissen, Grösse und Nutzung des Einzugsgebiets sowie Verbauung der Ufer zum besseren Verständnis beitragen.

ii) Sind die erwarteten Folgen hoher N:P-Verhältnisse auf Ebene der Algen in Schweizer Seen bereits nachweisbar?

Das Phytoplankton reagiert als erste Ebene des Nahrungsnetzes auf Veränderungen der Nährstoffstöchiometrie. Wo Monitoring-Programme vorhanden sind, lohnt sich ein Vergleich von **N:P** und **C:P** des Sestons mit den **N:P**-Verhältnissen im Freiwasser (in Kombination mit Fragestellung i) möglich). So könnte eingeschätzt werden, ob die zu erwartende Veränderung der Nahrungsqualität des Phytoplanktons aufgrund der Nährstoffstöchiometrie bereits stattgefunden hat.

iii) Lässt sich ein Zusammenhang des N:P-Verhältnisses mit dem Zooplankton in Schweizer Seen nachweisen?

Als Folgeprojekt oder in Kombination mit Fragestellung i) und ii) könnte ein Vergleich der Zooplanktonbiomasse und Artzusammensetzung mit den **N:P**-Verhältnissen im Freiwasser von Nutzen sein. Somit könnte sich erahnen lassen, in welchen Schweizer Seen der Einfluss der Stöchiometrie gegenüber weiteren Umweltfaktoren von Relevanz ist. Um den Aufwand derartiger Untersuchungen in realistischem Rahmen zu halten, wäre es durchaus möglich, sich beim Zooplankton auf die Häufigkeit bestimmter Schlüsselorganismen oder-organismengruppen zu fokussieren, wie beispielsweise *Daphnia* spp., *Bosmina* spp., cyclopoide und calandoide Copepoden.

iv) Gibt es in Schweizer Gewässern einen Zusammenhang zwischen Stöchiometrie des Sees, des jeweiligen Sestons und dem Ernährungszustand und/oder der Populationsdichte bestimmter Fischarten?

Derzeit fehlt eine detaillierte Studie, die sich genau mit diesen Fragen beschäftigt hat. Eine Freilandstudie für Schweizer Gewässer gemäss dem Vorgehen von Lorenz et al. (2020)⁷⁵ würde unser Verständnis vertiefen. Dabei sollten Daten der Fischereistatistik sowie des Grossprojekts 'Projet Lac' einbezogen werden, um zu klären, unter welchen Umweltbedingungen der Einfluss der Stöchiometrie einen relevanten Beitrag leistet.

Die vier aufgelisteten Fragestellungen sind Ansatzpunkte für weiterführende wissenschaftliche Studien und sollten mit zunehmendem Verständnis angepasst und ergänzt werden. Insgesamt bestätigt sich in diesem Bericht der Wert von Langzeit-Monitoring-Daten für das Verständnis und die Rekonstruktion aktueller sowie historischer Vorgänge in aquatischen Ökosystemen. Es zeigt sich, dass Parameter wie **N:P-Verhältnisse**, die früher vielleicht als weniger massgeblich galten, sich zu einem späteren Zeitpunkt durchaus als wichtig erweisen.

Schlussfolgerungen

Empirische und experimentelle Studien bringen das Auftreten von zusätzlichen Stressoren in aquatischen Ökosystemen in Verbindung mit Veränderungen der **N:P-Stöchiometrie**. Bei den meisten Schweizer Seen kann davon ausgegangen werden, dass sich die Stöchiometrie und der Nährstoffgehalt der Algen verändert hat. Es bräuchte jedoch weitere wissenschaftliche Studien in natürlichen Systemen, um eindeutige Schlüsse zu den Konsequenzen für Zooplankton und Fischpopulationen im Freiland zu ziehen. Im Moment scheinen sich die unnatürlich hohen **N:P-Verhältnisse** nicht direkt auf die fischereilichen Erträge in der Schweiz auszuwirken. Unter welchen Umweltbedingungen der Einfluss der Stöchiometrie gegenüber anderen Umweltfaktoren von Relevanz ist, wird jedoch auch erst erforscht. Wir empfehlen daher neue **Erkenntnisse aus der Forschung** zu den Konsequenzen veränderter Nährstoffstöchiometrie in Seen **weiterzuverfolgen**, um angemessene und gezielte Massnahmen für den Gewässerschutz in der Schweiz entwickeln zu können.

Ferner sollten **Massnahmen in Bereichen mit grossem Reduktionspotential zur N-Verringerung weiterverfolgt werden**, um eine möglichst **ausgeglichene Reduzierung der P- und N-Einträge** sowie ein naturnahes **N:P-Verhältnis** zu erreichen. Dies lässt eine Verbesserung des ökologischen Gesamtzustands vieler Schweizer Seen erwarten. Bedenken, dass dadurch **N₂-fixierende** Blaualgenarten gefördert werden, können anhand neuer Erkenntnisse weitestgehend verworfen werden, wenn gleichzeitig die absoluten Konzentrationen beider Nährstoffe tief gehalten werden. Möglichst natürliche Bedingungen machen Gewässer robuster gegen negative Auswirkungen aktueller und zukünftiger Belastungen wie dem Klimawandel und der Einschleppung gebietsfremder Arten. Ein derartiges Vorgehen wird also schlussendlich allen biotischen Komponenten dieser Ökosysteme zugutekommen, wie auch der Nutzung der Seen (zum Beispiel Trinkwasser, Erholung, Fischerei) durch den Menschen.

Tabelle 3: Datenquellen und Ansprechpersonen für die im Bericht untersuchten Seen.

Stelle	Kontakt	See	Messungen
Wasserversorgung Zürich	Oliver Köster	Zürichsee	Tiefenstufen
IGKB	SeeWandel Harald Hetzenauer	Bodensee	Tiefenstufen
Kanton Zug Amt für Umwelt	Peter Keller	Zugersee	Tiefenstufen Volumengewichtetes Jahresmittel
AWA, Amt für Wasser und Abfall, Gewässer- und Bodenschutzlabor	Vinzenz Maurer	Bieleree, Thunersee,	Tiefenstufen
Kanton Neuenburg	Isabelle Butty	Neuenburgersee	Volumengewichtetes Jahresmittel
CIPEL	CIPEL (Daten aus Online-Limnothek) ¹	Genfersee	Volumengewichtetes Jahresmittel
Kanton Aargau, Abteilung Umwelt	Lukas de Ventura	Hallwilersee	Tiefenstufen

Referenzen

- 1 F, R. *et al.* The Observatory on LAKes (OLA) database: Sixty years of environmental data accessible to the public. *Limnol [Internet]*. 27Feb.2020 [cited 2Apr.2020] Available from: <https://limnol.it/index.php/jlimn>.
- 2 Schindler, D. W. (2006). Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnol. Oceanogr.* **51**, 356–363.
- 3 Kalff, J. (Prentice Hall, 2002). *Limnology: Inland water ecosystems*.
- 4 Frei, D., De-Kayne, R., Selz, O. M., Seehausen, O. & Feulner, P. G. D. (2022). Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal. *Nat. Ecol. Evol.* **6**, 461–468.
- 5 Uhlmann, D. & Horn, W. (Eugen Ulmer, 2001). *Hydrobiologie der Binnengewässer*.
- 6 Vonlanthen, P. *et al.* (2012). Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature* **482**, 357–362.
- 7 Alexander, T. J., Vonlanthen, P. & Seehausen, O. (2017). Does eutrophication-driven evolution change aquatic ecosystems? *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **372**.
- 8 Jeppesen, E. *et al.* (2005). Lake responses to reduced nutrient loading - An analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshw. Biol.* **50**, 1747–1771.
- 9 Schindler, D. W. (2012). The dilemma of controlling cultural eutrophication of lakes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* vol. 279 4322–4333.
- 10 Dove, A. & Chapra, S. C. (2015). Long-term trends of nutrients and trophic response variables for the Great Lakes. *Limnol. Oceanogr.* **60**, 696–721.
- 11 Klug, J. L. & Whitney, K. (2015). Long-term trends in water quality in a new england hydroelectric impoundment. *Northeast. Nat.* **22**, 273–286.
- 12 Schindler, D. W., Carpenter, S. R., Chapra, S. C., Hecky, R. E. & Orihel, D. M. (2016). Reducing phosphorus to curb lake eutrophication is a success. *Environ. Sci. Technol.* **50**, 8923–8929.
- 13 Liechti, P. (1994). Der Zustand der Seen in der Schweiz. *Schriftenreihe Umwelt Nr. 237* BUWAL.
- 14 Jeppesen, E. *et al.* (2005). Response of northern temperate shallow lakes to reduced nutrient loading, with special emphasis on Danish lakes. *SIL Proceedings, 1922-2010* **29**, 115–122.
- 15 NITROLIMIT - Stickstofflimitation in Binnengewässern-Ist Stickstoffreduktion ökologisch sinnvoll und wirtschaftlich vertretbar? (2016). Abschlussbericht des BMBF-Verbundprojekts NITROLIMIT II. *BTU Cottbus-Senftenberg, Lehrstuhl Gewässerschutz Bad Saarow*, Modul 1.
- 16 Conley, D. J. *et al.* (2009). Controlling eutrophication: Nitrogen and phosphorus. *Science (80-.)*. **332**, 1014–1015.
- 17 USEPA (2015). Preventing eutrophication: Scientific support for dual nutrient criteria. *Epa-820-S-15-001* 1–6.
- 18 Paerl, H. W. *et al.* (2016). It takes two to tango: When and where dual nutrient (N & P) reductions are needed to protect lakes and downstream ecosystems. *Environ. Sci. Technol.* **50**, 10805–10813.
- 19 Burton, A. & Armstrong, N. (2020). Setting phosphorus and nitrogen targets to improve water

- quality. *Manitoba Agric. Resour. Dev. Rep.*
- 20 Chorus, I. & Spijkerman, E. (2021). What Colin Reynolds could tell us about nutrient limitation, N:P ratios and eutrophication control. *Hydrobiologia* **848**, 95–111.
- 21 Erisman, J. W. *et al.* (2011). The European nitrogen problem in a global perspective. *Eur. Nitrogen Assess.* 9–31.
- 22 Heldstab, J., Leippert, F., Biedermann, R. & Schwank, O. (2013). Stickstoffflüsse in der Schweiz 2020. Stoffflussanalyse und Entwicklungen. *Umwelt-Wissen Nr. 1309*.
- 23 Heldstab, J., Reutimann, J., Biedermann, R. & Leu, D. (2010). Stickstoffflüsse in der Schweiz Stoffflussanalyse für das Jahr 2005. *Umwelt-Wissen* **1018**, 128.
- 24 BAFU (2014). Grundlagenpapier zur Stickstoffproblematik Luft, Boden, Wasser, Biodiversität und Klima. Referenz/Aktenzeichen: N281-1904. 1–31.
- 25 Guntern, J. (2016). Eutrophierung und Biodiversität. Auswirkungen und mögliche Stossrichtungen für Massnahmen im Kanton Zürich. *Fachbericht als Grundlage für die Ergänzung des Naturschutzgesamtkonzeptes des Kantons Zürich im Auftrag der Fachstelle Naturschutz, Amt für Landschaft und Natur*. Forum Biodiversität.
- 26 UREK-N & BAFU (2021). Konzentrationsverhältnis von Stickstoff (N) zu Phosphor (P) in Schweizer Seen im Kontext des Po . 15 . 3795 der UREK-N « Standortbestimmung zur Fischerei in Schweizer Seen und Fliessgewäss- sern ». *Bericht zuhanden der UREK-N*.
- 27 Sterner, R. W. & Elser, J. J. (Princeton University Press, 2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*.
- 28 Glibert, P. M. (2012). Ecological stoichiometry and its implications for aquatic ecosystem sustainability. *Current Opinion in Environmental Sustainability* vol. 4 272–277.
- 29 Hessen, D. O., Elser, J. J., Sterner, R. W. & Urabe, J. (2013). Ecological stoichiometry: An elementary approach using basic principles. *Limnol. Oceanogr.* **58**, 2219–2236.
- 30 BTU-Cottbus (2014). Stickstofflimitation in Binnengewässern: Ist Stickstoffreduktion ökologisch sinnvoll und wirtschaftlich vertretbar? Abschlussbericht des BMBF-Verbundprojekts NITROLIMIT I. 208.
- 31 Lorenz, P., Trommer, G. & Stibor, H. (2019). Impacts of increasing nitrogen:phosphorus ratios on zooplankton community composition and whitefish (*Coregonus macrophthalmus*) growth in a pre-alpine lake. *Freshw. Biol.* **64**, 1210–1225.
- 32 Redfield, A. C. (1934). On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. *James Johnstone Meml. Vol.* 176–192.
- 33 Hassett, R. P., Cardinale, B., Stabler, L. B. & Elser, J. J. (1997). Ecological stoichiometry of N and P in pelagic ecosystems: Comparison of lakes and oceans with emphasis on the zooplankton-phytoplankton interaction. *Limnol. Oceanogr.* **42**, 648–662.
- 34 Hecky, R. E., Campbell, P. & Hendzel, L. L. (1993). The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnol. Oceanogr.* **38**, 709–724.
- 35 Elser, J. J. & Hassett, R. P. (1994). A stoichiometric analysis of the zooplankton-phytoplankton interaction in marine and freshwater ecosystems. *Nature* **370**, 211–213.
- 36 Rhee, G. & Gotham, I. J. (1980). Optimum N:P ratios and coexistence of planktonic algae. *J. Phycol.* **16**, 486–489.
- 37 Hecky, R. E. & Kilham, P. (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* **33**, 796–822.
- 38 Rhee, G. -Y (1978). Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.* **23**, 10–25.
- 39 Trommer, G. *et al.* (2017). Altered food-web dynamics under increased nitrogen load in phosphorus deficient lakes. *Aquat. Sci.* **79**, 1009–1021.
- 40 Sterner, R. W. & Hessen, D. O. (1994). Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **25**, 1–29.
- 41 DeMott, W. R., Gulati, R. D. & Siewertsen, K. (1998). Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna*. *Limnol. Oceanogr.* **43**, 1147–1161.
- 42 Andersen, T. & Hessen, D. O. (1991). Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **36**, 807–814.
- 43 Hessen, D. O. & Lyche, A. (1991). Inter- and intraspecific variations in zooplankton element composition. *Arch. für Hydrobiol.* **121**, 343–353.
- 44 Carrillo, P., Reche, I. & Cruz-Pizarro, L. (1996). Intraspecific stoichiometric variability and the ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by zooplankton. *Freshw. Biol.* **36**, 363–374.
- 45 Vrede, T., Andersen, T. & Hessen, D. O. (1999). Phosphorus distribution in three crustacean zooplankton species. *Limnol. Oceanogr.* **44**, 225–229.
- 46 Elser, J. J. & Urabe, J. (1999). The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: Theory, observations, and consequences. *Ecology* **80**, 735–751.
- 47 Schulz, K. L. (The University of Michigan, 1996). The nutrition of two cladocerans, the predacious *Bythotrephes cederstroemei* and the herbivorous *Daphnia pulex*. *Doctoral dissertation*.
- 48 Sterner, R. W. & George, N. B. (2000). Carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometry of cyprinid fishes. *Ecology* **81**, 127–140.
- 49 McIntyre, P. B. & Flecker, A. S. (2010). Ecological stoichiometry as an integrative framework in stream fish ecology. *Am. Fish. Soc. Symp.* **73**, 539–

- 558.
- 50 Hendrixson, H. A., Sterner, R. W. & Kay, A. D. (2007). Elemental stoichiometry of freshwater fishes in relation to phylogeny, allometry and ecology. *J. Fish Biol.* **70**, 121–140.
- 51 Glibert, P. M., Fullerton, D., Burkholder, J. M., Cornwell, J. C. & Kana, T. M. (2011). Ecological stoichiometry, biogeochemical cycling, invasive species, and aquatic food webs: San Francisco Estuary and comparative systems. *Rev. Fish. Sci.* **19**, 358–417.
- 52 Lampert, W. (1985). Food limitation and the structure of zooplankton communities. Proceedings of an International symposium held at Plön, W. Germany, July 9th-13th, 1984. *Ergebnisse der Limnol.* **21**,.
- 53 Sommer, U. *et al.* (2012). Beyond the plankton ecology group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **43**, 429–448.
- 54 Gulati, R. D. & Demott, W. R. (1997). The role of food quality for zooplankton: Remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. *Freshw. Biol.* **38**, 753–768.
- 55 Mitra, A. & Flynn, K. J. (2005). Predator-prey interactions: Is 'ecological stoichiometry' sufficient when good food goes bad? *Journal of Plankton Research* vol. 27 393–399.
- 56 DeMott, W. R., Gulati, R. D. & Van Donk, E. (2001). Daphnia food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: Evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. *Limnol. Oceanogr.* **46**, 2054–2060.
- 57 Müller-Navarra, D. C. *et al.* (2004). Unsaturated fatty acid content in seston and tropho-dynamic coupling in lakes. *Nature* **427**, 69–72.
- 58 Elser, J. J. *et al.* (2000). Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs. *Nature* **408**, 578–580.
- 59 Vad, C. F. *et al.* (2020). Grazing resistance and poor food quality of a widespread mixotroph impair zooplankton secondary production. *Oecologia* **193**, 489–502.
- 60 Eckmann, R. (2013). A review of the population dynamics of coregonids in European alpine lakes. *Adv. Limnol.* **64**, 3–24.
- 61 Thomas, G. & Eckmann, R. (2007). The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth - The Lake Constance example revisited. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **64**, 402–410.
- 62 Boersma, M. *et al.* (2008). Nutritional limitation travels up the food chain. *Int. Rev. Hydrobiol.* **93**, 479–488.
- 63 Jardine, T. D., Galloway, A. W. E. & Kainz, M. J. (2020). Unlocking the power of fatty acids as dietary tracers and metabolic signals in fishes and aquatic invertebrates. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **375**,.
- 64 Sargent, J., Bell, G., McEvoy, L., Tocher, D. & Estevez, A. (1999). Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture* **177**, 191–199.
- 65 Malzahn, A. M., Aberle, N., Clemmesen, C. & Boersma, M. (2007). Nutrient limitation of primary producers affects planktivorous fish condition. *Limnol. Oceanogr.* **52**, 2062–2071.
- 66 Persson, J. & Vrede, T. (2006). Polyunsaturated fatty acids in zooplankton: Variation due to taxonomy and trophic position. *Freshw. Biol.* **51**, 887–900.
- 67 Mookerji, N., Heller, C., Meng, H. J., Bürgi, H. R. & Müller, R. (1998). Diel and seasonal patterns of food intake and prey selection by *Coregonus* sp. in re-oligotrophicated Lake Lucerne, Switzerland. *J. Fish Biol.* **52**, 443–457.
- 68 Confer, J. L. & Blades, P. I. (1975). Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.* **20**, 571–579.
- 69 Tilman, D., Kiesling, R., Sterner, R., Kilham, S. S. & Johnson, F. A. (1986). Green, bluegreen and diatom algae: Taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen. *Arch. für Hydrobiol.* **106**, 473–485.
- 70 Schindler, D. W. (1977). Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science (80-)*. **195**, 260–262.
- 71 Poxleitner, M., Trommer, G., Lorenz, P. & Stibor, H. (2016). The effect of increased nitrogen load on phytoplankton in a phosphorus-limited lake. *Freshw. Biol.* **61**, 1966–1980.
- 72 Trommer, G., Lorenz, P., Lentz, A., Fink, P. & Stibor, H. (2019). Nitrogen enrichment leads to changing fatty acid composition of phytoplankton and negatively affects zooplankton in a natural lake community. *Sci. Rep.* **9**,.
- 73 Brett, M. T., Müller-Navarra, D. C. & Sang-Kyu, P. (2000). Empirical analysis of the effect of phosphorus limitation on algal food quality for freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **45**, 1564–1575.
- 74 Urabe, J. & Watanabe, Y. (1992). Possibility of N or P limitation for planktonic cladocerans: An experimental test. *Limnol. Oceanogr.* **37**, 244–251.
- 75 Lorenz, P. *et al.* (Ludwig-Maximilians-Universität München, 2020). Manuscript 1: Increasing N:P ratios change seston fatty acids, zooplankton growth and whitefish growth conditions in pre-alpine lakes.
- 76 Elser, J. J. *et al.* (2010). Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton. *Ecol. Lett.* **13**, 1256–1261.
- 77 Tadonleke, R. D., Lazzarotto, J., Anneville, O. & Druart, J.-C. (2009). Phytoplankton productivity increased in Lake Geneva despite phosphorus loading reduction. *J. Plankton Res.* **31**, 1179–1194.
- 78 Knapp, D. & Posch, T. (2021). Burgunderblutalge im Zürichsee. Populationsdynamik und Einfluss des Klimawandels. *Aqua Gas* **101**, 14–21.
- 79 Dokulil, M. T. & Teubner, K. (2000). Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* **438**, 1–12.
- 80 Dolman, A. M. *et al.* (2012). Cyanobacteria and cyanotoxins: The influence of nitrogen versus phosphorus. *PLoS One* **7**,.

- 81 Huisman, J. *et al.* (2018). Cyanobacterial blooms. *Nat. Rev. Microbiol.* **16**, 471–483.
- 82 Posch, T., Köster, O., Salcher, M. M. & Pernthaler, J. (2012). Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nat. Clim. Chang.* **2**, 809–813.
- 83 Gobler, C. J. *et al.* (2016). The dual role of nitrogen supply in controlling the growth and toxicity of cyanobacterial blooms. *Harmful Algae* **54**, 87–97.
- 84 Paerl, H. W. & Otten, T. G. (2016). Duelling ‘CyanohABS’: Unravelling the environmental drivers controlling dominance and succession among diazotrophic and non-N₂-fixing harmful cyanobacteria. *Environ. Microbiol.* **18**, 316–324.
- 85 Ho, J. C., Michalak, A. M. & Pahlevan, N. (2019). Widespread global increase in intense lake phytoplankton blooms since the 1980s. *Nature* **574**, 667–670.
- 86 Havens, K. E. & Paerl, H. W. (2015). Climate change at a crossroad for control of harmful algal blooms. doi:10.1021/acs.est.5b03990.
- 87 Yankova, Y., Villiger, J., Pernthaler, J., Schanz, F. & Posch, T. (2016). Prolongation, deepening and warming of the metalimnion change habitat conditions of the harmful filamentous cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in a prealpine lake. *Hydrobiologia* **776**, 125–138.
- 88 Scott, T. J. & McCarthy, M. J. (2010). Nitrogen fixation may not balance the nitrogen pool in lakes over timescales relevant to eutrophication management. *Limnol. Oceanogr.* **55**, 1265–1270.
- 89 Schindler, D. W. *et al.* (2008). Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **105**, 11254–11258.
- 90 Shatwell, T. & Köhler, J. (2019). Decreased nitrogen loading controls summer cyanobacterial blooms without promoting nitrogen-fixing taxa: Long-term response of a shallow lake. *Limnol. Oceanogr.* **64**, S166–S178.
- 91 Glibert, P. M. (2017). Eutrophication, harmful algae and biodiversity — Challenging paradigms in a world of complex nutrient changes. *Mar. Pollut. Bull.* **124**, 591–606.
- 92 Glibert, P. M. & Burkholder, J. A. M. (2011). Harmful algal blooms and eutrophication: ‘strategies’ for nutrient uptake and growth outside the Redfield comfort zone. *Chinese J. Oceanol. Limnol.* **29**, 724–738.
- 93 Paerl, H. W. *et al.* (2019). Mitigating eutrophication and toxic cyanobacterial blooms in large lakes: The evolution of a dual nutrient (N and P) reduction paradigm. *Hydrobiologia* **847**, 4359–4375.
- 94 Paerl, H. W., Hall, N. S. & Calandrino, E. S. (2011). Controlling harmful cyanobacterial blooms in a world experiencing anthropogenic and climatic-induced change. *Sci. Total Environ.* **409**, 1739–1745.
- 95 Hobbs, R. J. (Washington, DC, Island Press, 2000). *Invasive Species in a Changing World*.
- 96 Rösch, R., Baer, J. & Brinker, A. (2018). Impact of the invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on relative abundance and growth of native pelagic whitefish (*Coregonus wartmanni*) in Upper Lake Constance. *Hydrobiologia* **824**, 243–254.
- 97 Leuven, R. S. E. W. *et al.* (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biol. Invasions* **11**, 1989–2008.
- 98 John Anderson, N., Jeppesen, E. & Søndergaard, M. (2005). Ecological effects of reduced nutrient loading (oligotrophication) on lakes: An introduction. *Freshw. Biol.* **50**, 1589–1593.
- 99 Alexander, T. J. & Seehausen, O. (2021). Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes—“Projet Lac” synthesis report. *Eawag Swiss Fed. Inst. Aquat. Sci. Technol.* 282 pages.
- 100 Salmaso, N., Anneville, O., Straile, D. & Viaroli, P. (2018). European large perialpine lakes under anthropogenic pressures and climate change: present status, research gaps and future challenges. *Hydrobiologia* **824**, 1–32.
- 101 Kraemer, B. M. *et al.* (2021). Climate change drives widespread shifts in lake thermal habitat. *Nat. Clim. Chang.* **11**, 521–529.
- 102 Duarte, C. M., Conley, D. J., Carstensen, J. & Sánchez-Camacho, M. (2009). Return to Neverland: Shifting baselines affect eutrophication restoration targets. *Estuaries and Coasts* **32**, 29–36.
- 103 TBDV (2016). Verordnung des EDI über Trinkwasser sowie Wasser in öffentlich zugänglichen Bädern und Duschanlagen EDI, Verordnung des Öffentlich, über Trinkwasser sowie Wasser in Duschanlagen, zugänglichen Bädern und. *Eidgenössische Dep. des Inn.* Stand am 1. August 2021.
- 104 Richtlinie 98/83/EG (2020). Richtlinie des Europäischen Parlaments und des Rates über die Qualität von Wasser für den menschlichen Gebrauch (Neufassung). S. 37.
- 105 GSchV(2017). *Gewässerschutzverordnung*.
- 106 Sutton, M. A. *et al.* (2011). Technical summary Part I Nitrogen in Europe : the present position.
- 107 Wiedner, C. & Schlieff, J. (2016). Positionspapier des Projekts NITROLIMIT. Stickstofflimitation in Binnengewässern. Ist Stickstoffreduktion ökologisch sinnvoll und wirtschaftlich vertretbar? *Bad Saarow*.
- 108 USEPA (2016). National Lakes Assessment 2012: A collaborative survey of lakes in the United States. EPA 841-R-16-113. U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC. <https://nationallakesassessment.epa.gov/>.
- 109 Mischke, U., Riedmüller U., Hoehn E., N. B. (2017). Handbuch Phyto-See-Index – Verfahrensbeschreibung Für Die Bewertung Von Seen Mittels Phytoplankton. *Im Rahmen des Länderfinanzierungs- Program. ‘Wasser, Boden und Abfall’.* Stand 15. Dezember 2017. 86 S.
- 110 BMLRT(2020). *EU Nitratrichtlinie 91/676/EWG*,

- Österreichischer Bericht. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft.*
- 111 Gerdeaux, D., Anneville, O. & Hefti, D. (2006). Fishery changes during re-oligotrophication in 11 peri-alpine Swiss and French lakes over the past 30 years. *Acta Oecologica* **30**, 161–167.
- 112 Posch, T. & Knapp, D. (2019). *Planktothrix rubescens* im Zürich- und Bodensee : Vergleich der Langzeitdaten. *Forschungsprojekt für das Bundesamt für Umwelt, BAFU, Bern.*
- 113 Yankova, Y., Neuenschwander, S., Köster, O. & Posch, T. (2017). Abrupt stop of deep water turnover with lake warming: Drastic consequences for algal primary producers. *Sci. Rep.* **7**,.
- 114 IGKB (1998). Langjährige Entwicklung Chemischer Parameter im Bodensee-Obersee. *Blauer Bericht.*
- 115 Müller, B. & Wüest, A. (2016). Abnahme des Phosphorgehalts im Zugersee. *Eawag, Kastanienbaum.*
- 116 Müller, R. (1992). Trophic state and its implications for natural reproduction of salmonid fish. *Hydrobiologia* **243–244**, 261–268.
- 117 SRU(2015). *Stickstoff: Lösungsstrategien für ein drängendes Umweltproblem, Sondergutachten, Sachverständigenamt für Umweltfragen.*
- 118 BMEL & BMU (2020). Nitratbericht 2020. Gemeinsamer Bericht der Bundesministerien für Umwelt, Naturschutz und nukleare Sicherheit (BMU) sowie für Ernährung und Landwirtschaft (BMEL). Bonn, Deutschland.
- 119 EC(2021). *Report From the Commission To the European Parliament and the Council.*
- 120 BMLRT (2021). Nationaler Gewässerbewirtschaftungsplan NGP 2021 - Entwurf. *BMLRT; Bundesministerium für Landwirtschaft, Reg. und Tour.* **3**, 1–336.
- 121 Hicks, W. K. et al.(2022). *Nitrogen : Finding the balance. Towards a comprehensive approach to nitrogen in the UK, Report produced for WWF-UK.*
- 122 Deneke, R. & Nixdorf (Hrsg.), B. (2002). Implementierung der EU-Wasserrahmenrichtlinie in Deutschland: Ausgewählte Bewertungsmethoden und Defizite. *BTUC-AR 5/2002*, ISSN 1434-6834.

Anhang

Tabelle (j): Dokumentierte Effekte bei Erhöhung der N:P-Verhältnisse in experimentellen Versuchen. Leere Felder waren nicht im Fokus der jeweiligen Studie.

Referenz	Manipulation	Phytoplankton			Zooplankton		Fische
		Abundanz	Arztzusammensetzung	Nährstoffgehalt	Abundanz/Arztzusammensetzung	Nährstoffgehalt	
Schindler et al. 1977 ⁷⁰	Zugabe und Reduktion von N und P	Unabhängig					
Rhee 1978 ³⁸	Zugabe und Reduktion von N und P			Erhöhung des N:P-Verhältnisses			
Malzahn et al. 2007 ⁶⁵	Reduktion von N oder P			Erhöhung der Biomassen-C:P- und -N:P-Verhältnisse, Zunahme essenzieller PUFAs		Erhöhung der Biomassen-C:P- und -N:P-Verhältnisse, Zunahme essenzieller PUFAs	Geringeres Wachstum und schlechterer Zustand (5 Tage Beobachtungszeitraum) von älteren Heringlarven, nicht aber von Jüngeren.
Boersma et al. 2008 ⁶²	Reduktion von N oder P			Erhöhung des C:P-Verhältnisses		Erhöhung des C:P-Verhältnisses	Kein Effekt auf Zustand von Regenbogenforellen
Poxleitner et al. 2016 ⁷¹	Zugabe von N	Kein Zusammenhang	Erhöhtes Wachstum von Chrysophyceae und Dinoflagelaten	Erhöhung der C:P- und N:P-Biomassenverhältnisse	Kein Zusammenhang		
Trommer et al. 2017 ³⁹	Zugabe von N	Zunahme und Abnahme, abhängig von See		Erhöhung der C:P- und N:P-Biomassenverhältnisse in 2 von 3 Mesokosmos	Abnahme von totaler Zooplanktonbiomasse wegen Abnahme von Wasserflöhen und Naupliuslarven		
Lorenz et al. 2019 ³¹	Zugabe von N	Kein Zusammenhang	Kein Zusammenhang	Erhöhung der C:P- und N:P-Biomassenverhältnisse	Abnahme von totaler Zooplankton- und im Speziellen Daphnienbiomasse		Geringeres Wachstum (3 Tage Beobachtungszeitraum) bei Felchenlarven (ca. 3 Monate)
Trommer et al. 2019 ³¹	Zugabe von N			Abnahme essenzieller PUFAs	Abnahme von Daphnienbiomasse		

Tabelle (ii): Dokumentierte Effekte bei Erhöhung der N:P-Verhältnisse in Feldstudien. Leere Felder waren nicht im Fokus der jeweiligen Studie.

Referenz	Veränderung	Phytoplankton			Zooplankton		Fische
		Abundanz	Artzusammensetzung	Nährstoffgehalt	Abundanz/Artzusammensetzung	Nährstoffgehalt	
Hasset et al. 1997 ³³	N- und P-Einträge				Daphnien häufiger, wenn Seston-N:P tief, Copepoden häufiger, wenn Seston-N:P hoch		
Tadonleke et al. 2009 ⁷⁷	P-Reduktion				Kein Zusammenhang mit Daphnienabundanz		
Elser et al. 2010 ⁷⁶	N-Einträge	Kein Zusammenhang (Biomasse)		Erhöhung der C:P- und N:P-Biomassenverhältnisse		Anzeichen für P-Limitierung in Wasserflöhen	
Glibert et al. 2011 ⁵¹	P-Reduktion	Abnahme (Chlorophyll a)	Abnahme von Kieselalgen		Zunahme von Wasserflöhen und bestimmten Copepoden		
Lorenz et al. 2020 ⁷⁵	N-Einträge			Abnahme essenzieller PUFAs	Abnahme von Daphnien		Schlechterer Ernährungszustand von Felchen (Beobachtungszeitraum: 2-mal jährlich, über 3 Jahre, gefischt mit Maschenweiten von 20-45 mm)