

# FELCHEN IM BODENSEE – GESTERN, HEUTE, MORGEN

Die drei Felchenarten des Bodensees sind die «Brotfische» der dortigen Berufsfischerei. Sie sind sich äusserlich ähnlich und genetisch nahe verwandt, unterscheiden sich aber stark in ihrer Lebensweise. Gegenüber Veränderungen ihres Lebensraums sind sie empfindlich. Das Projekt «SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen» untersuchte die Bodenseefelchen genetisch und auf Populationsebene. Im Fokus der angewandten Forschung stand der Zusammenhang zwischen dem Auftreten neuer Wirkfaktoren und dem aktuellen Rückgang der Felchenbestände.

*Peter Rey; Niklas Bosch, Hydra AG; Josephine Alexander, Eawag, Aquatische Ökologie*

*J. Tyrell DeWeber, Institut für Binnenfischerei Potsdam-Sacrow e.V.*

*Philine G.D. Feulner; David Frei, Eawag, Fischökologie und Evolution*

*Žiga Ogorelec, National Institute of Biology, Slovenia*

*Ole Seehausen, Eawag, Fischökologie und Evolution; Institut für Ökologie und Evolution, Universität Bern*

*Dietmar Straile, Limnologisches Institut, Universität Konstanz*

*Piet Spaak, Eawag, Aquatische Ökologie*

## RÉSUMÉ

### LES CORÉGONES DU LAC DE CONSTANCE – HIER, AUJOURD’HUI ET DEMAIN

Le lac de Constance comptait quatre espèces de corégones endémiques. Depuis 1970 environ, le *Coregonus gutturosus*, l'espèce de corégone de la zone profonde est considéré comme éteint. Entre-temps, les prises de *Coregonus wartmanni*, le principal poisson de rendement pour la pêche professionnelle, ont presque complètement cessé. Dans le cadre du projet «SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen», de nouvelles connaissances ont pu être acquises sur la génétique des corégones ainsi que sur leur présence actuelle et les facteurs de menaces pesant sur elle dans le lac. Dans ce contexte, de nouvelles questions sont apparues, par ex.: Le mélange génétique du *Coregonus gutturosus* éteint avec des espèces de corégones récentes a-t-il permis de conserver des caractéristiques qui rendent possible une recolonisation de son ancien habitat? Le présent article tente de replacer les nouvelles conclusions dans le contexte des connaissances actuelles et de préoccupation de conservation de l'espèce et de la pêche du corégone dans le lac de Constance.

## FELCHEN: BROTFISCH DER BERUFSFISCHEREI

Seit Jahrhunderten machen die Felchen weit über die Hälfte des Fischertrags am Bodensee aus, weshalb sie zurecht als «Brotfische» bezeichnet werden. Dies gilt für beide Seeteile des Bodensees, den grossen und tiefen Obersee und den kleineren und flacheren Untersee. Die seit 1911 verfügbare detaillierte Fangstatistik der Berufsfischerei im Obersee [1] zeigt, dass die Fangerträge der Felchen starken Schwankungen unterworfen waren (Fig. 1).

Während es in Zeiten der See-Eutrophierung mit sehr hoher Phosphorbelastung (bis  $> 80 \mu\text{g/l}$ ) zu stark schwankenden Fangserfolgen kam, wurden die über längere Zeit höchsten Felchenerträge ( $> 600 \text{ t/Jahr}$  bis  $> 1000 \text{ t/Jahr}$ ) erreicht, nachdem der Bodensee-Obersee wieder einen Phosphorwert von unter  $35 \mu\text{g/l}$  erreicht hatte. Mit weiter sinkenden Werten bis unter  $10 \mu\text{g/l}$  wurden wieder weniger Felchen gefangen. Ab 2013 kam es zu einem erneuten, beschleunigten Ertragsrückgang [1], der nicht

Kontakt: P. Spaak, piet.spaak@eawag.ch

(Foto: ©AdobeStock)

mehr auf die erfolgreiche Reduzierung der Nährstoffbelastung zurückgeführt wird, sondern auf neue Wirkfaktoren wie z.B. die invasive Ausbreitung von Stichlingen [2]. Zwischenzeitlich wurde ein historischer Tiefpunkt der Felchen-erträge erreicht [1].

**ÄHNLICH UND DOCH SO UNTERSCHIEDLICH!**

Die zu den Coregonen zählenden Felchen haben viele Regionalnamen im deutschsprachigen Raum [3], sehen sich aber oft recht ähnlich, so dass individuelle Variation die eindeutige Zuordnung zu den Arten aufgrund äusserer Merkmale oftmals erschwert. Dies gilt auch für die Felchen des Bodensees, die sich trotz äusserlicher Ähnlichkeit in ihrer Biologie und Lebensweise [4] und auch im Verhalten der frisch geschlüpften Larven stark voneinander unterscheiden [5]. Schwarmfische sind sie alle, die einen leben aber im Freiwasser (Pelagial) und

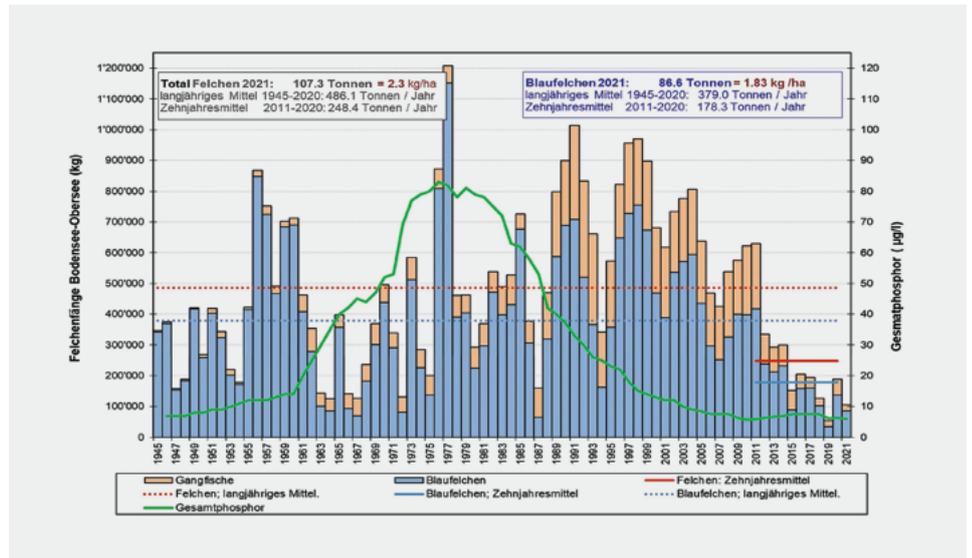


Fig. 1 Fangergebnisse der Felchenfischerei am Bodensee-Obersee (Zeitraum 1945–2021) sowie Verlauf der mittleren Gesamtphosphor-Konzentration im Wasser (als Mass für die Nährstoffbelastung). (Quelle: Kugler (2022): Blaufelchenbericht der IBKF 2022 [1])

laichen dort auch ab, die anderen leben in verschiedenen Tiefen und sind deutlich mehr bodenorientiert [4]. Damit

unterscheidet sich auch ihre Nahrung, ihr Wuchs und der Entwicklungsort ihrer Eier (s. Box).

**DIE BODENSEEFELCHEN**

**BLAUFELCHEN**



Der Blaufelchen (*Coregonus wartmanni*) ist ein Schwarmfisch, der bis in Tiefen von ca. 60 m die grossräumige ökologische Nische des Freiwassers (Pelagial) als Zooplanktonfresser nutzt. Blaufelchen laichen im Frühwinter meist innerhalb weniger Tage in Schwärmen in den oberen Wasserschichten. Pro Kilo Körpergewicht produzieren die Weibchen 16 000–22 000 Eier, die nach der Befruchtung auf den Seeboden absinken und sich dort entwickeln. Die Larven schlüpfen im Frühjahr. Blaufelchen werden bis 60 cm lang und ca. zehn Jahre alt [3]. Sie sind die wichtigsten «Brotfische» für die Bodensee-Berufsfischerei.

**BODENSEE-KILCH**



Der Bodensee-Kilch (*Coregonus gutturosus*)<sup>1</sup> gilt seit 1970 als ausgestorben. Er war der kleinste der Bodensee-Coregonen; sein geringer Wuchs bei hoher Lebenserwartung von über zehn Jahren war seiner Lebensweise im tiefen kalten Tiefenwasser des Sees (in wahrscheinlich bis deutlich über 120 m Wassertiefe) geschuldet, wo er sich von Bodenorganismen ernährte. Kilche laichten bereits im Sommer, auch dies vorwiegend in grossen Wassertiefen. Ihren typischen Kropf auf vielen Darstellungen («Kropffelchen»)

bekamen die Fische erst, wenn sich ihre Schwimmblase beim Hochziehen aus grossen Wassertiefen aufblähte.

**SANDFELCHEN**



Der Sandfelchen (*Coregonus arenicolus*) ist mit einer Länge bis 70 cm und einem Gewicht bis 4 kg der grösste Vertreter der Coregonen im Bodensee. Er besitzt eine geringere Zahl an Kiemenreusendornen, was auf seine Ernährung mit grösseren Bodenorganismen hinweist. Sandfelchen laichen Mitte November bis Mitte Dezember, als einzige in ufernahen Flachwasserzonen des Sees.

**GANGFISCH**



Der Gangfisch (*Coregonus macrophthalmus*) ist äusserlich schwer vom Blaufelchen zu unterscheiden, er hält sich aber eher in Seegrundnähe mittlerer Tiefenstufen auf. Gangfische laichen im Winter über mehrere Wochen hinweg «auf der Halde» über 5–30 m Wassertiefe. Auch Gangfische sind für die Berufsfischerei von grosser Bedeutung.

<sup>1</sup> Exemplar aus der Sammlung P. Steinmann [3]. Die rötliche Färbung wurde durch die Konservierung verursacht. (Fotos: © O. Selz)



## AUSWIRKUNGEN VERÄNDERTER LEBENSRAumbedingungen

Felchen zeigen als typische Vertreter nährstoffarmer und kühler Seen eine nur begrenzte Toleranz gegenüber Veränderungen in ihrem Lebensraum, auf den sie sich spezialisiert haben [17, 18]. Der Kilch ist wahrscheinlich ausgestorben, weil er in seiner Lebensweise, Nahrungspräferenz und Reproduktion so an die Verhältnisse des Tiefenwassers angepasst war, dass er den Folgen der Nährstoffbelastung in der eutrophen Phase des Sees nicht ausweichen konnte.

Blaufelchen wiederum sind Spezialisten des Freiwassers. Sie halten sich dort fast ausschliesslich in kühleren Wasserschichten auf und fressen nur Zooplankton, bevorzugt die grossen und die nährstoffreichen Arten, wenn diese verfügbar sind [19, 20]. Die Nahrungsverfügbarkeit wiederum hängt von der Produktivität des Ökosystems ab, die im Allgemeinen bei mässiger Nährstoffbelastung (mesotrophe Phase) am höchsten ist [18, 21]. Die mesotrophen

Jahre am Bodensee fielen tatsächlich auch mit einem starken Anstieg des Felchen-, vorwiegend Blaufelchenertrags, in der Berufsfischerei zusammen. Allerdings kam es auch bei ihnen im Verlauf der Eutrophierung zu Ausfällen (vgl. Fig. 1), wenn sich ihr Laich im sauerstoffarmen Tiefenwasser nicht mehr entwickeln konnte [17, 18].

Vor allem die Blaufelchen sind seit über einem Jahrhundert Forschungsobjekt der Fischereiwissenschaft am Bodensee. Fast so lange sind auch Längen- und Gewichtsangaben zu einzelnen Kohorten verfügbar [22]. Im Rahmen von *SeeWandel* konnte deshalb auf Basis der seit damals verfügbaren [1] und der neuen Daten [1, 13, 23] das Wachstum des Blaufelchens in Abhängigkeit von verschiedenen Wirkfaktoren untersucht werden [2, 18, 24, 25]. Mithilfe bekannter bioenergetischer Zusammenhänge wurde ein Wachstumsmodell entwickelt [24], das zu verstehen half, wie die Felchen auf die bisherigen Veränderungen der Ernährungsbedingungen und der Nahrungsverfügbarkeit [17, 19, 20] sowie auf Konkurrenz

durch die invasiven Stichlinge [26-29] reagiert haben. Die Ergebnisse des Modells in Form vorhergesagter Gewichte bei verschiedenem Alter sind in *Figur 4* dargestellt (*schwarze Linien*) und mit realen Daten gestützt (*schwarze Punkte*). Ein dreijähriger Blaufelchen erreichte demnach im Jahr 1935 ca. 250 g Gewicht bei ca. 30 cm Länge. Während der Eutrophierung (1974) stieg das Gewicht auf 450 g bei ca. 35 cm Länge an, um nach der Re-Oligotrophierung (2003) wieder auf die früheren Werte zu sinken. Zeitgleich mit der 2012 beginnenden Stichlingsinvasion sank das Felchengewicht auf 200 g, also deutlich unter das Referenzgewicht für einen oligotropen Bodensee [24].

Nach diesem Modell erklärt sich das Wachstum der Felchen bis 2012 hauptsächlich über die Wassertemperatur und die vorhandene Felchenbiomasse, die in ihrer Dimension vom veränderten Nahrungsangebot abhängt [25].

Nachdem der See wieder nährstoffärmere Verhältnisse aufwies und damit auch das Nahrungsangebot begrenzt war, kam es

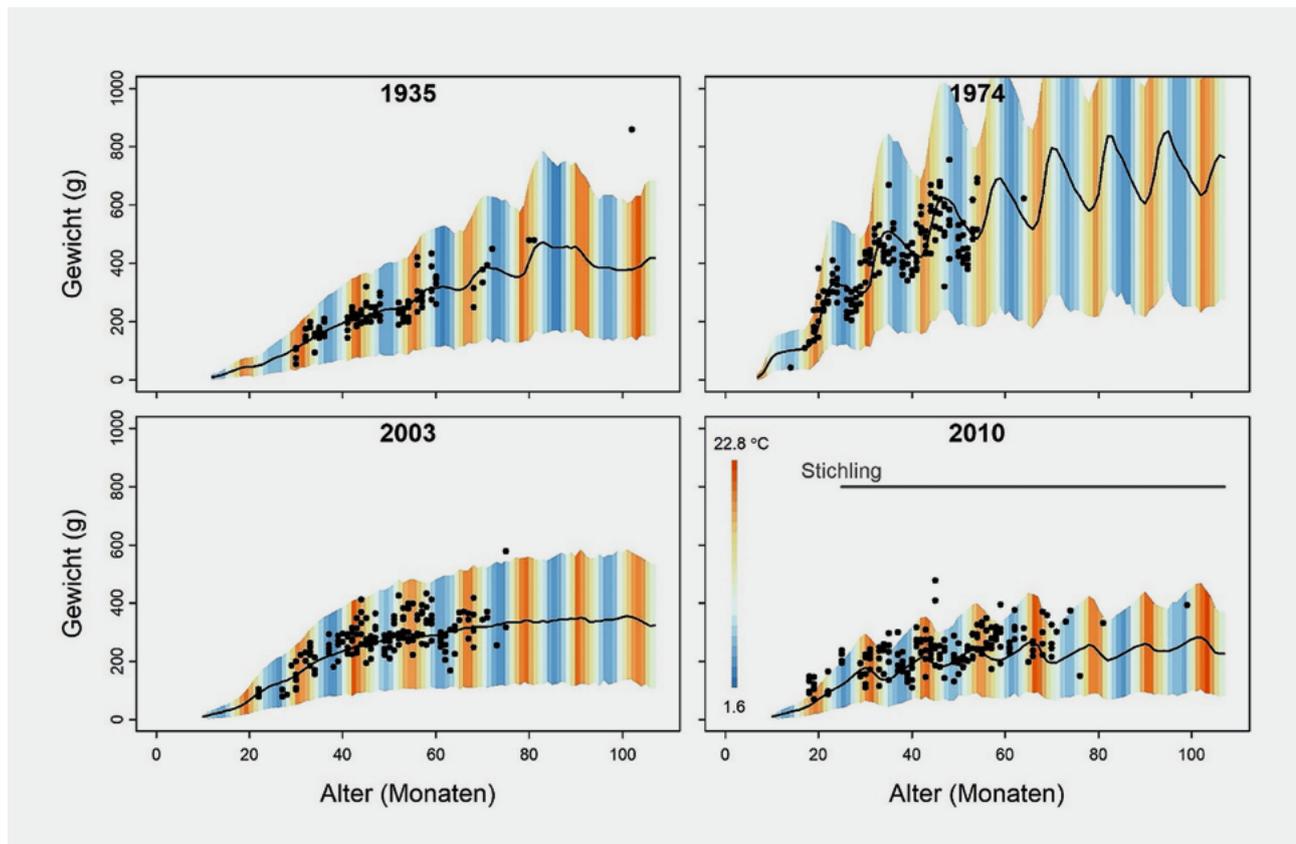


Fig. 4 Gewichtskurven für Felchen-Kohorten der Jahre 1935 (oligotroph), 1974 (eutroph), 2003 (re-oligotroph) und 2010 (re-oligotroph mit Stichlingseinfluss). Die Punkte stellen reale Daten dar und die schwarze Linie zeigt das mittlere, vom Modell vorhergesagte Gewicht im Jahresverlauf. Der schattierte Bereich zeigt den 95% Konfidenzintervall, die Verlaufsfarben die vorhergesagte monatliche Durchschnittstemperatur in 5 m Tiefe. Die horizontale Linie im unteren rechten Feld zeigt den Beginn des starken Stichlingsaufkommens im Freiwasser (Herbst 2012). (Grafik: [24])

mit der Invasion des Stichlings im Pelagial vermutlich zu einer Nahrungskonkurrenz zwischen den Felchen, den bis dahin wichtigsten Zooplankton-Konsumenten und den sich nun ebenfalls auf Plankton spezialisierenden Stichlingen [19, 20, 27]. Diese Konkurrenz verschärfte sich noch dadurch, dass beide Arten vor allem grosswüchsige Zooplanktonarten bevorzugen, die im See vermutlich als Folge des zunehmenden Frassdruckes immer seltener werden [19, 30]. Heute dominiert eine kleine Daphnienart das Zooplankton [19, 31], die von beiden Fischarten weniger stark gefressen wird [20]. Die kälteliebenden Felchen meiden aber darüber hinaus die warmen Oberflächenschichten und kommen deshalb auch weniger in Kontakt mit dieser kleinen Daphnienart, die sich oberflächennah aufhält [20]. Stichlinge und junge Felchen derselben Grösse jagen zwar Zooplankton mit ähnlichem Erfolg [20], Stichlinge verzehren im Winter aber mehr Nahrung pro Körpergewicht und pro Fisch als erheblich grössere Felchen [19].

All dies trug auch dazu bei, dass die Wachstumsleistung der Felchen abgenommen hat. Heute ist sogar im Spätsommer/Herbst eine Gewichtsabnahme zu beobachten, also zu einer Jahreszeit, in der vor der Stichlingsinvasion die grösste Gewichtszunahme bei den Felchen beobachtet wurde [2, 32]. Indirekt könnten aber auch die klimabedingt steigenden Wassertemperaturen und die flächige

Verbreitung der neozoischen Quaggauschel bis in grosse Wassertiefen [33] bereits negative Auswirkungen auf die Kondition der Felchen und ihren Bestand haben.

Im Zusammenhang mit dem Rückgang der Felchenbestände im Bodensee wurde auch die Frage untersucht, in welchem Masse Felcheneier und -larven durch Stichlinge gefressen werden. In Laborversuchen wurde nachgewiesen, dass Stichlinge diese proteinreiche Nahrung bevorzugen, wenn sich dafür die Gelegenheit bietet [34]. Im Freiland konnte beobachtet werden, dass sich Stichlinge im Winter im Bereich ablaichender Blaufelchenschwärme konzentrieren. Zudem stützen Isotopen-Analysen die Hypothese, dass Stichlinge im Winterhalbjahr vermehrt Fischnahrung nutzen [35]. Die tatsächliche Dimension dieser Prädation und damit der Wirkung auf die Felchenrekrutierung ist aber noch unklar und kann bisher nur theoretisch hergeleitet werden. Demnach könnte es bereits zu einem hohen Verlust des natürlich abgelegten Felchenlaichs kommen, selbst wenn nur ein sehr geringer Anteil aller Stichlinge verstärkt Felcheneier fressen würde [26].

## HAT DIE FELCHENFISCHEREI EINE ZUKUNFT?

Die hier vorgestellten Zusammenhänge sind neben den sozialen und wirtschaft-

lichen Aspekten Grundlage für ein nachhaltiges Fischereimanagement [36]. Mit den aus dem Wachstumsmodell gewonnenen Informationen konnte die bisherige Berufsfischerei besser reflektiert und Überlegungen für deren weitere Entwicklung angestellt werden [25, 28, 32]. Der mögliche Felchenertrag hängt von den Felchenbeständen in den verschiedenen Altersgruppen, der verwendeten Maschengrösse der Kiemennetze, der Zahl aktiver Fischerinnen und Fischer, der Anzahl eingesetzter Netze sowie der Wahrscheinlichkeit des Kontakts und des Verbleibs eines Felchens in einem Netz (Kiemennetz-Selektivität) ab (Fig. 5).

Geht man von den Modell-Prognosen aus, dann kann der Geschwindigkeit des Ertragsrückgangs bei den Felchen mit den bisherigen fischereilichen Regularien wie Anpassung der Maschenweiten, Zahl und Art der Netze und Zahl der Patente aber nicht mehr Einhalt geboten werden [24]. Auf der anderen Seite galten die in den Brutanstalten aufgezogenen Besatzfelchen als entscheidendes Bewirtschaftungsinstrument für die Berufsfischerei (Fig. 6).

Neue Untersuchungen der Internationalen Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei (IBKF) zeigen aber, dass die Bedeutung der Felchenerbrütung vor dem Hintergrund der neuen Einflussfaktoren relativiert werden muss, da der Fangertrag nicht direkt an die Besatzaktivität gekoppelt ist bzw. der Anteil an besetzten Felchen höchstens 20% eines Felchenjahrganges ausmacht [37]. Zudem stünden derzeit auch nicht mehr genügend Laichfische für eine Bewirtschaftung zur Verfügung und ihr Laichfischfang und damit die Erbrütung fielen in den letzten fünf Jahren sogar zweimal aus [1].

Was also tun? Auf der einen Seite zeigen die Prognosen ein beinahe unausweichliches Ende der Felchenfischerei, auf der anderen Seite stehen diejenigen Berufsfischerinnen und -fischer vor nahezu unlösbaren Problemen, deren wirtschaftliche Zukunft von dieser Art Fischerei abhängt, zumal auch der Fang anderer Arten (derzeit vor allem Rotaugen) die massiven Verdiensteinbussen bei Weitem nicht ausgleichen kann. Die derzeit diskutierten Ansätze reichen von einem Fangmoratorium über selektive Fangmethoden auf Stichlinge [28] bis hin zu einem Besatz von Felchen, die der Beutegrösse der Stichlinge bereits entwachsen sind [2].

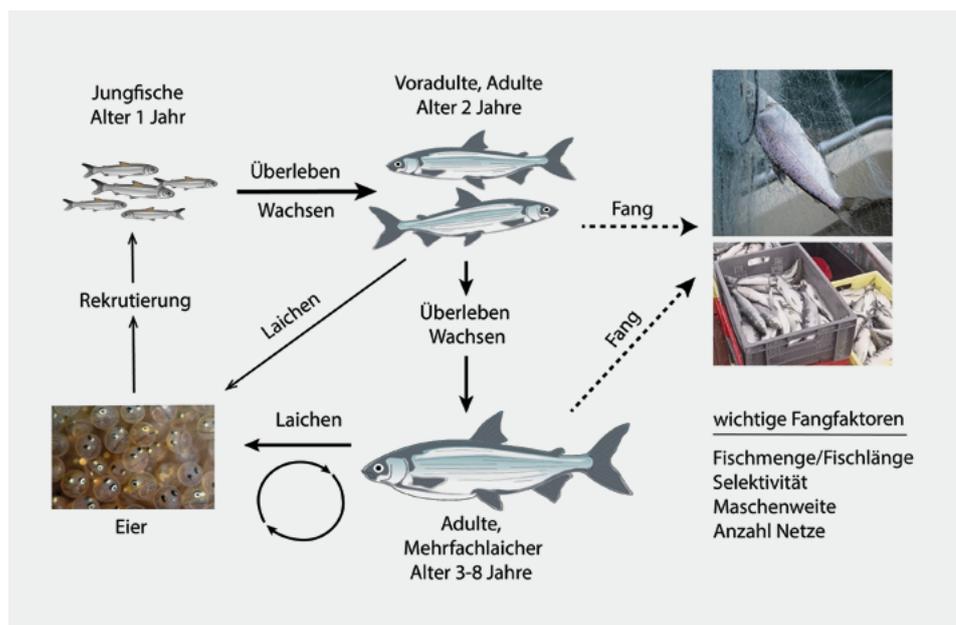


Fig. 5 Lebenszyklusdiagramm der Bodenseefelchen, einschliesslich der für die Fischerei wichtigen Faktoren (gestrichelte Pfeile). Die Pfeildicke für das Laichen steht für die relativ höhere Laichleistung älterer, grösserer Individuen. (Quelle: [25], verändert)

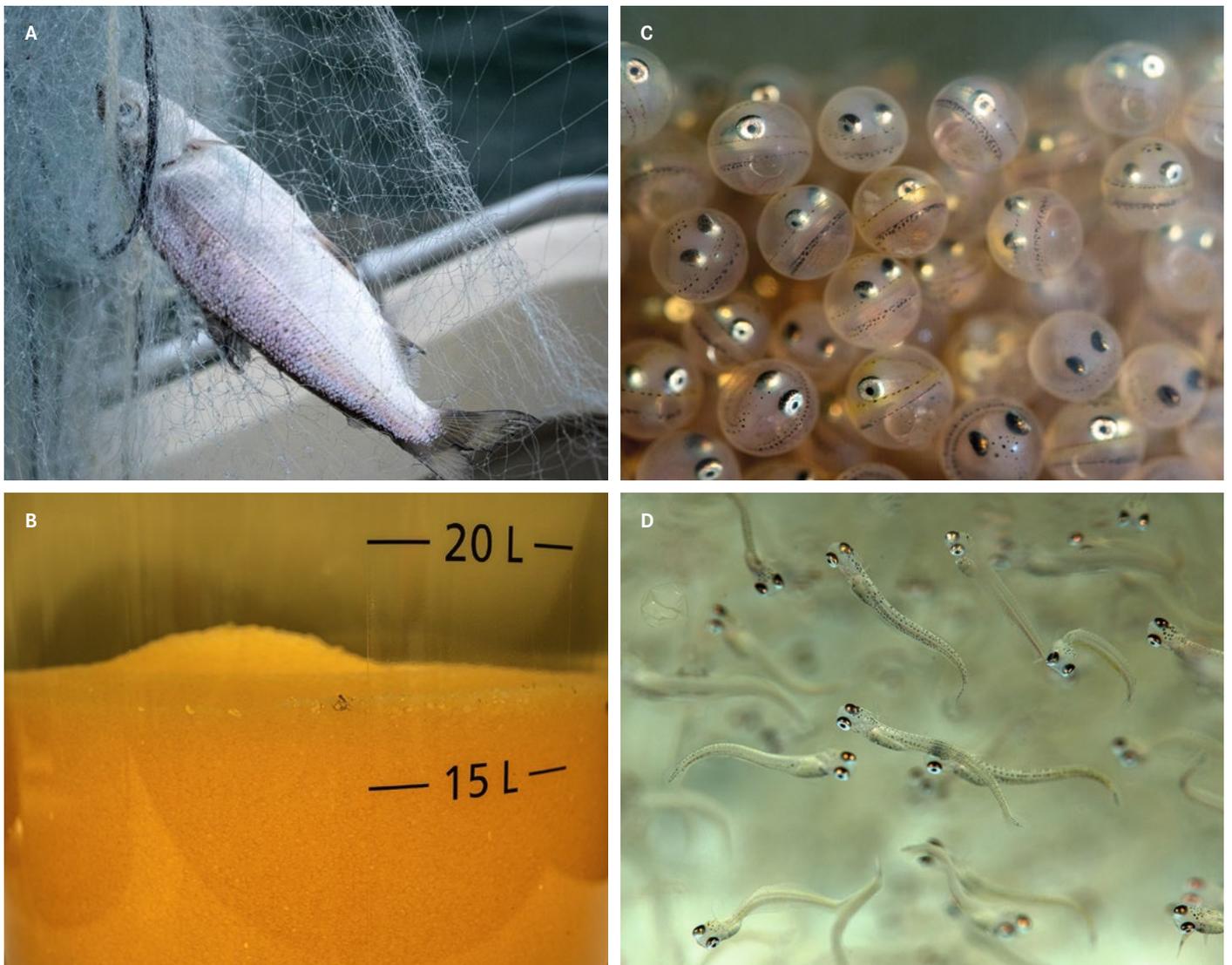


Fig. 6 Felchenbewirtschaftung am Bodensee: (A) Laichfischfang; (B) Erbrütung der Felcheneier im Zugerlass; (C) «geäugte» Felcheneier; (D) frisch geschlüpfte Felchenlarven vor dem Besatz. (Fotos: © R. Hansen)

## FAZIT

Die Arbeiten im Projekt «SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen» zum Thema Felchen haben für die Grundlagenforschung und die angewandte fischereibiologische Forschung neue Erkenntnisse geliefert. Im Zusammenhang mit der Bodenseeutrophierung kam es zum Aussterben einer Felchenart im Tiefenwasser und zur Hybridisierung mit und zwischen den überlebenden Arten. Die Forschenden der Eawag sehen darin die Chance, dass der Lebensraum Tiefenwasser in Zukunft wieder von «angepassten» Felchen besiedelt werden kann. Vor dem Hintergrund der existenziellen Probleme der Berufsfischerei am Bodensee stehen für die angewandte Forschung der Fischereiforschungsstelle die Auswirkungen der invasiven Stichlinge auf den Felchenbestand im Mittelpunkt.

Hier wird dringender Handlungsbedarf gesehen und es werden geeignete Managementmassnahmen untersucht und getestet. Mit der ebenfalls invasiven Ausbreitung der Quaggamuscheln und

den Folgen des Klimawandels wirken zunehmend weitere Stressfaktoren auf die Felchenpopulation, deren Folgen in ihrer Form und Dimension noch nicht abgeschätzt werden können.

## DANKSAGUNG

Die in diesem Artikel beschriebenen Studien erhielten Unterstützung durch die Forschungsprojekte «SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen» und SeeWandel-Covid, Ergänzungsprojekt zur Abfederung der Covid19-verursachten Projektbeeinträchtigungen in «SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen» im Rahmen des Interreg V-Programms «Alpenrhein-Bodensee-Hochrhein (Deutschland/Österreich/Schweiz/Liechtenstein)», welche Mittel aus dem Europäischen Fonds für regionale Entwicklung sowie Fördergelder vom Schweizer Bund und den Kantonen erhalten. Es bestand keine aktive Mitwirkung seitens der Geldgeber bei der Entwicklung des Studiendesigns, der Datenerfassung und -analyse, der Entscheidung zur Veröffentlichung oder bei der Erstellung des Manuskriptes. PF, DF und OS zeichnen für die Arbeit an der Felchengenetik verantwortlich. Wir danken *Alexander Brinker* für seine wertvollen Kommentare zu früheren Versionen von diesem Manuskript.

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei IBKF (jährlich): Bericht zur IBKF [2022]. Die Fischerei im Bodensee-Obersee, Gesamtbericht sowie Teilberichte Blaufelchen, Gangfisch und Barsch. [www.ibkf.org](http://www.ibkf.org)
- [2] Rösch, R. et al. (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(1): 243–254
- [3] Steinmann, P. (1950): Monographie der Schweizerischen Koregonen. Beitrag zum Problem der Entstehung neuer Arten. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 12: 109–189, 340–491
- [4] Eckmann, R.; Rösch, R. (1998): Lake Constance fisheries and fish ecology. *Adv. Limnol* 53: 285–301
- [5] Eckmann, R. (1987): A comparative study on the temperature dependence of embryogenesis in three coregonids (*Coregonus* spp.) from Lake Constance. *Aquat. Sci.* 49(3): 353–362
- [6] Selz, O. et al. (2020): A taxonomic revision of the whitefish of lakes Brienz and Thun, Switzerland, with descriptions of four new species (Teleostei, Coregonidae). *Zookeys* 989: 79–162
- [7] Kottelat, M.; Freyhof, J. (2007): *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 S
- [8] BAFU / info fauna (2022): Rote Liste der Fische und Rundmäuler. Gefährdete Arten der Schweiz. Bundesamt für Umwelt (BAFU); info fauna (GSCF). Aktualisierte Ausgabe. *Umwelt-Vollzug Nr. 2217*: 37 S
- [9] De-Kayne, R. et al. (2022): Genomic architecture of adaptive radiation and hybridization in Alpine whitefish. *Nat. Commun.* 13, 4479
- [10] Hudson, A.G. et al. (2011): Rapid parallel adaptive radiations from a single hybridogenic ancestral population. *Proc. R. Soc. B* 278: 58–66
- [11] Doenz, C. et al. (2018): Rapid buildup of sympatric species diversity in Alpine whitefish. *Ecol. Evol.* 8(18): 9398–9412
- [12] Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB): Jahresberichte zum limnologischen Zustand des Bodensees. [www.igkb.org](http://www.igkb.org)
- [13] Alexander, T. et al. (2016): Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Bodensee. *Projet Lac, Eawag, Kastanienbaum*
- [14] Vonlanthen, P. et al. (2012): Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature* 482: 357–362
- [15] Frei, D. et al. (2022): Genomic variation from an extinct species is retained in the extant radiation following speciation reversal. *Nat. Ecol. Evol.* 6(4): 461–468
- [16] Frei, D. et al. (2022): Introgression from extinct species facilitates adaptation to its vacated niche. *Mol. Ecol.* 32(4): 841–853
- [17] Baer, J. et al. (2017): Managing Upper Lake Constance fishery in a multi-sector policy landscape: beneficiary and victim of a century of anthropogenic trophic change. In: Song AM et al. (Eds) *Too Big To Ignore-WorldFish, Inter-Sectoral Governance of Inland Fisheries, St. John's Canada: TBTI Publication Series, E-01/2017*, 32–45
- [18] Sabel, M. et al. (2020): Long-term changes in littoral fish community structure and resilience of total catch to re-oligotrophication in a large, peri-alpine European lake. *Freshw. Biol.* 65(8): 1325–1336
- [19] Ogorelec, Ž. et al. (2022): Small but voracious: Invasive generalist consumes more zooplankton in winter than native planktivore. *NeoBiota* 78: 71–97
- [20] Ogorelec, Ž. et al. (2021): Can young-of-the-year invasive fish keep up with young-of-the-year native fish? A comparison of feeding rates between invasive sticklebacks and whitefish. *Ecol. Evol.* 12(1), e8486
- [21] Willemsen, J. (1980): Fishery-aspects of eutrophication. *Hydrological Bulletin* 14: 12–21
- [22] Grimm, J. (1983): Zur Geschichte der «künstlichen Erbrütung» von Blaufelchen. *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung*, 101. Jg. 1983, S. 131–148
- [23] Bader, S. et al. (2021): SeeWandel Projekt L12 - Entwicklung und Anwendung einer Methode zur Erfassung der Fischbestände im Bodensee – Bericht für die IBKF. SeeWandel, LAZBW. Langenargen
- [24] DeWeber, J. et al. (2021): Long-term changes in body condition and gillnet selectivity in Lake Constance pelagic spawning whitefish (*Coregonus wartmanni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 78(7): 841–851
- [25] DeWeber, J. et al. (2022): Turning summer into winter: nutrient dynamics, temperature, density dependence and invasive species drive bioenergetic processes and growth of a keystone coldwater fish. *Oikos* 2022: e09316
- [26] Baer, J. et al. (2021): All day-long: Sticklebacks effectively forage on whitefish eggs during all light conditions. *PLoS ONE* 16(8), e0255497
- [27] Eckmann, R.; Engesser, B. (2019): Reconstructing the build-up of a pelagic stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) population using hydroacoustics. *Fish. Res.* 210: 189–192
- [28] Gugele, S. (2020): The spatiotemporal dynamics of invasive three-spined sticklebacks in a large, deep lake and possible options for stock reduction. *Fish. Res.* 232: 105746
- [29] Roch, S. et al. (2018): Foraging habits of invasive three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) – impacts on fisheries yield in Upper Lake Constance. *Fish. Res.* 204: 172–180
- [30] Becker, M.; Eckmann, R. (1992): Plankton selection by pelagic European whitefish in Lake Constance: dependency on season and time of day. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 39(3–4): 393–402
- [31] Ogorelec, Ž. (2021): *Effects of re-oligotrophication and invasive species on fish-zooplankton interactions [Dissertation]*. Konstanz: University of Konstanz
- [32] Baer, J.; Brinker, A. (2022): Wiewiel weniger darf's denn sein? Düstere Zukunftsaussichten für die Bodenseefischerei, eine der grössten Binnenfischereien Europas. *Zeitschrift für Fischerei* 2: Artikel 1: 1–13
- [33] SeeWandel Faktenblatt No. 2 | Dezember 2021. Die gebietsfremde Quaggamuschel erobert den Bodensee – drohen massive Folgen für das Ökosystem?
- [34] Lucas, J. et al. (2021): The hunter and the hunted – A 3D analysis of predator-prey interactions between three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) and larvae of different prey fishes. *PLoS ONE* 16(8), e0256427
- [35] Gugele, S. et al. (unveröff.): Stable isotope values and trophic position of a unique invasion of the threespined stickleback in Lake Constance indicates significant piscivore. *Fischereiforschungsstelle Langenargen (FFS-LAZBW)*
- [36] Hillborn, R.; Walters, C. (1992): *Quantitative fisheries stock assessment: choice, dynamics & uncertainty*. Chapman and Hall, London
- [37] Baer, J. et al. (2023): A matter of time - Efficacy of whitefish stocking in a large prealpine lake. *Fish. Manag. Ecol.* 30/2