

KLEINER FISCH MIT GROSSER WIRKUNG

WIE DER STICHLING DEN LEBENSRAUM BODENSEE VERÄNDERT HAT

Vorfahren des Dreistacheligen Stichlings haben nach der letzten Eiszeit von Atlantik und Ostsee aus die mitteleuropäischen Binnengewässer besiedelt. In einige Schweizer Gewässer konnten sie nur mithilfe des Menschen gelangen. Auch im Bodensee verbreiten sie sich erst seit den 1950er-Jahren. Um 2012 haben dort Stichlinge invasionsartig das Freiwasser besiedelt, fressen überwiegend Zooplankton und konkurrieren so mit den dort lebenden Felchen um dieselbe Nahrungsressource.

Piet Spaak; Josephine Alexander, Eawag, Aquatische Ökologie

Niklas Bosch, Hydra AG; Žiga Ogorelec, National Institute of Biology, Slovenia

Dietmar Straile, Limnologisches Institut, Universität Konstanz; Peter Rey, Hydra AG

RÉSUMÉ

PETIT POISSON, GRAND EFFET

L'épinoche constituait un objet de recherche important dans le projet «SeeWandel» pour la recherche fondamentale et également pour les recherches halieutiques appliquées. Les épinoches de Suisse et de la région du lac de Constance peuvent être attribuées à au moins trois lignées et à plusieurs épisodes d'introduction. Au contraire, les individus vivant en eau libre (zone pélagique) du lac de Constance sont tous fortement apparentés aux épinoches des affluents polonais de la mer Baltique. Leur apparition massive s'est accompagnée de changements dans la composition du zooplancton d'eau libre. Le recul des grandes espèces zooplanctoniques est principalement dû au fait que l'invasion des épinoches a fortement augmenté le nombre de poissons en eau libre et que ceux-ci exercent désormais – ensemble avec les corégones – une plus forte pression de prédation sur les espèces zooplanctoniques qu'ils préfèrent. Presque au même moment que l'invasion d'épinoches a débuté un fort recul de la population de corégones, qui se poursuit. Jusqu'à présent, il n'est que partiellement possible d'évaluer l'impact sur l'écosystème des autres nouveaux facteurs tels que la moule quagga invasive et le réchauffement climatique. Il est également encore difficile de savoir dans quelle mesure l'épinoche, qui se nourrit aussi d'œufs et de larves de corégones, a un impact sur la reproduction de ces poissons.

STICHLINGSINVASION IM BODENSEE

Im Rahmen des *Projet Lac*, einer schweizweit durchgeführten fischbiologischen Untersuchung von Seen, wurde 2014 die Fischartengesellschaft des Bodensees genauer untersucht [1]. Zwar wiesen Fischereistatistiken [2] und Testfänge der Fischereiforschungsstelle¹ und anderer Fischereifachstellen am See bereits in den beiden Jahren zuvor auf deutliche Veränderungen im Fischbestand hin, dennoch war die Überraschung über das Ergebnis gross: Felchen waren nicht mehr die häufigsten Fische der Freiwasserzone (Pelagial) des Bodensees, sondern Stichlinge; und dies mit 96 % aller dort nachgewiesenen Fischindividuen (Fig. 1 und 2). Wann die Stichlinge begonnen haben, den neuen Lebensraum für sich zu «entdecken», kann nicht rekonstruiert werden. Der Beginn der eigentlichen Stichlingsinvasion in Form einer Massenvermehrung lässt sich aber rückwirkend auf die Jahre 2012 bis 2013 eingrenzen [3, 4]. Im Rahmen des Forschungsprojekts «SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen» wurde die Befischung von *Projet Lac* mit einer weiterentwickelten Methodik wiederholt [3]. Der Befund von 2014 wurde bestätigt (Fig. 2 A): Stich-

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

(Foto: © R. Hansen)

¹ Fischereiforschungsstelle des Landwirtschaftlichen Zentrums Baden-Württemberg
<https://lazbw.landwirtschaft-bw.de> > Themen > Fischereiforschungsstelle



Fig. 1 Ergebnis des «Projet Lac» 2014: 96% aller gefangener Fische der Freiwasserzone im Bodensee-Obersee waren Stichlinge. (Foto aus [1])

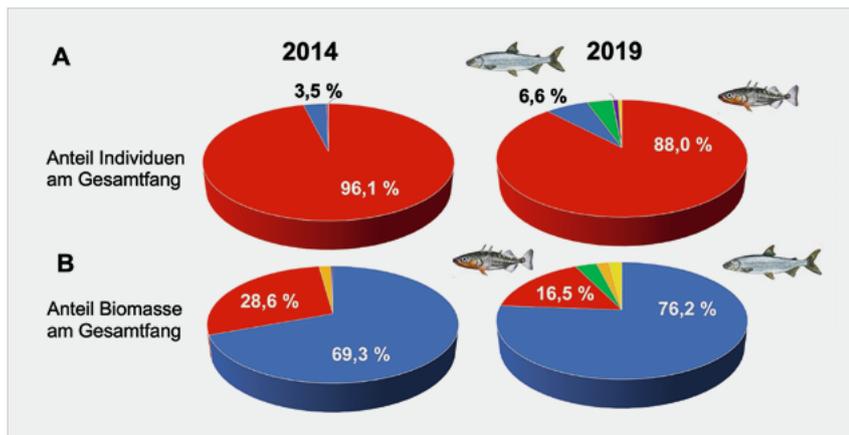


Fig. 2 Anteil der Anzahl (A) und der Biomasse (B) einzelner Fischarten am Gesamtfang der im Rahmen wissenschaftlicher Befischungen im Freiwasser des Bodensee-Obersees gefangenen Fische in den Jahren 2014 [1] und 2019 [3]. Stichlinge sind in roter, Felchen in blauer Farbe dargestellt.

linge hatten sich in der Freiwasserzone etabliert und waren dort auch 2019 die zahlenmässig dominierende Fischart. Da sie im Durchschnitt gegenüber den Felchen aber über hundertmal leichter sind, blieb ihr Biomasseanteil deutlich geringer (Fig. 2 B).

Die relativen Anteile von Felchen und Stichlingen haben sich zwischen den beiden Untersuchungsjahren zwar geringfügig verändert und auch die Stichlingsdichten schwankten. Gegenüber den Jahren vor 2012 wird das Bodensee-Pelagial aber weiterhin von einem riesigen Stichlingsbestand von durchschnittlich mehreren Tausend Individuen pro Hektar dominiert [4].

DER WEG VOM MEER INS SÜSSWASSER

Man nimmt an, dass frühe Vorfahren der europäischen Dreistachligen Stichlinge vor 300 000 bis 50 000 Jahren aus

dem Pazifik zunächst den Arktischen Ozean und dann den Atlantik besiedelten [5, 6]. Vom Atlantik aus wanderten Stichlinge dann vor ca. 100 000 Jahren erstmals in Süßwasserlebensräume in Südeuropa ein [6, 7], wo sie das letzte Kaltzeit-Maximum und die Vergletscherung des europäischen Festlands überdauerten [5, 7, 8]. Erst viel später (vor ca. 27 000 bis 11 000 Jahren) wurden auch die Ästuarie in West- und Nordeuropa und zuletzt der erst viel später eisfreie Ostseeraum besiedelt [5, 6] (Fig. 3).

Etwa im selben Zeitraum haben sich – der Gletscherschmelze folgend – die Stichlinge verschiedener Herkunftslinien auseinanderentwickelt, zunächst zwischen Nordsee, Ostsee und europäischem Festland, bis sich vor etwa 5000 Jahren noch die Stichlings-Linien verschiedener Flussgebiete in Westeuropa (Elbe, Rhein, Loire, Rhône, Weichsel u. a.) differenziert haben [5]. Süßwasserstichlinge haben sich dabei vielfach parallel aus marinen Vorfahren entwickelt und danach ihre Verbreitung auf verschiedene Einzugsgebiete ausgedehnt [5, 6, 8].

Stichlingspopulationen leben heute entlang der gesamten europäischen Westküste, vom Ärmelkanal bis Nordskandinavien und der Ostsee im tieferen Salz- bzw. Brackwasser der Küsten [10]. Zur Reproduktion kehren sie in die Flachwasserbereiche angrenzender Flussmündungen zurück, wo sie ihre filigranen

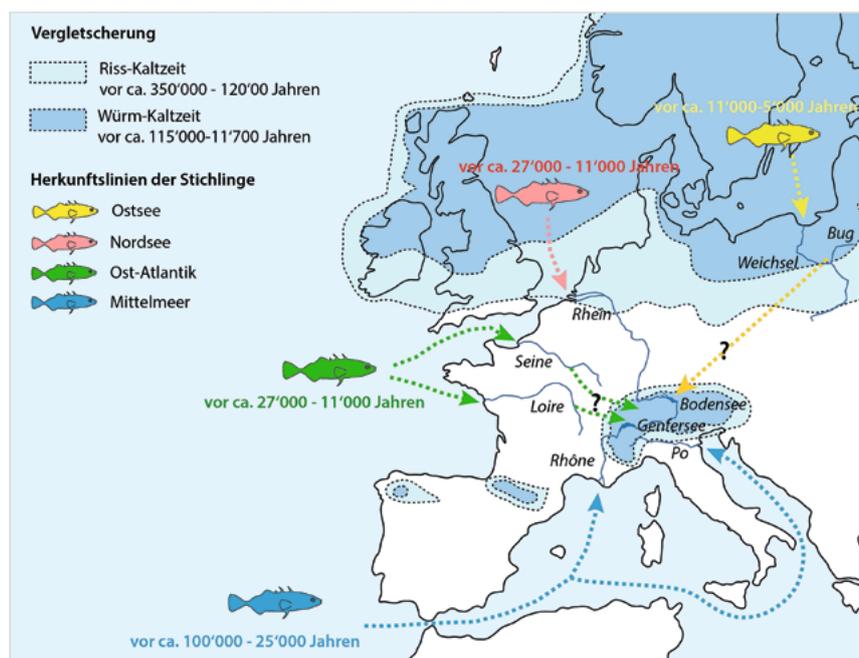


Fig. 3 Herleitung der möglichen Besiedlungsgeschichte und der verschiedenen Herkunftslinien europäischer Stichlinge sowie Unterschiede in der zeitlichen Abfolge in der Kolonisierung von Binnengewässern. (nach [9], verändert)

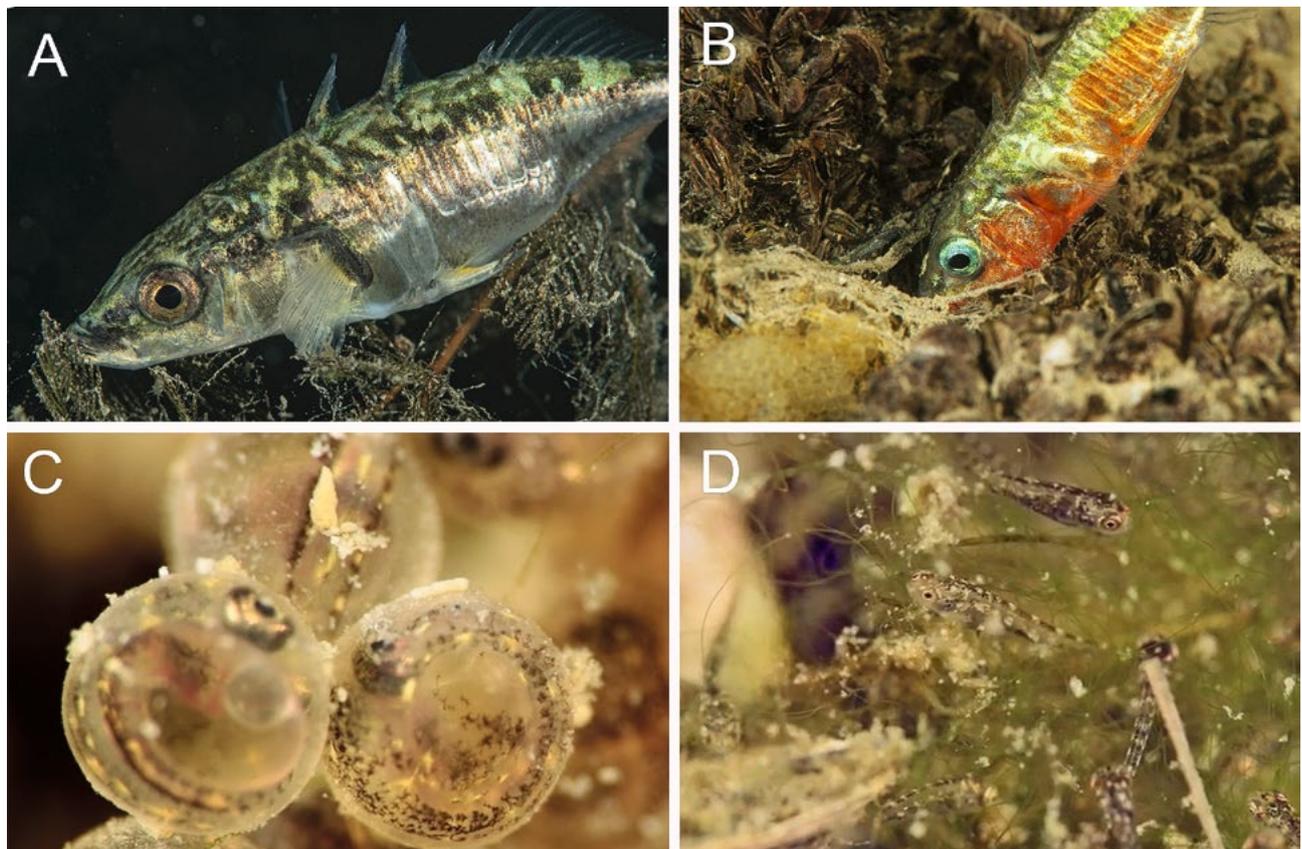


Fig. 4 Die invasiven Stichlinge des Bodensees leben hauptsächlich im Freiwasser, kehren aber zur Reproduktion und Brutpflege in die Flachwasserbereiche zurück. A) reifes Stichlingsweibchen mit Eiern; B) bunt gefärbtes Stichlingsmännchen am Nest bei der Brutpflege; C) Stichlingseier kurz vor dem Schlupf; D) frisch geschlüpfte Stichlingslarven. (Fotos: © R. Hansen).

Nester anlegen und die Männchen Brutpflege betreiben [11]. Auch die im Pelagial des Bodensees lebenden Stichlinge suchen zur Reproduktion wieder das Flachwasser auf (Fig. 4).

WIE KAMEN STICHLINGE IN DEN BODENSEE?

Stichlinge haben sich seit diesem entwicklungsgeschichtlichen Ausbreitungsprozess in vielen mitteleuropäischen Fließgewässern, Kleingewässern und Seen angesiedelt, sind im westlichen Mitteleuropa aber weitgehend im Flachland geblieben. In vielen Teilen der Schweiz kamen Stichlinge erst im Laufe der letzten 150 Jahre an, nachdem sie an mehreren Orten ausgesetzt wurden und sich vor allem in jüngerer Zeit über das Schweizer Mittelland verbreiteten [10, 12]. Auch für das Bodenseegebiet fehlen von dem auffälligen kleinen Fisch zumindest bis 1871 [13] jegliche Hinweise. In der Zeit danach ist es ebenfalls zu wahrscheinlich wiederholten Freisetzungen bzw. auch unbeabsichtigten Einschleppungen gekommen [14], vor allem aus Flussgebieten im östlichen Europa, aus dem Oberrhein und aus der Rhône. Der entscheidende Vektor dafür dürfte die seit dem späten 19. Jahrhundert beliebte Aquaristik [13] gewesen sein. 1951 wurden Stichlinge dann das erste Mal in grösserer Zahl im Bodensee-Untersee beobachtet. Danach haben sie sich von Westen her in den Flachwasserzonen des ganzen Bodensees ausgebreitet [15, A. Brinker persönl. Kommunikation]. Genetische Untersuchungen [16] zeigen, dass die heute im Bodenseegebiet vorkommenden Stichlinge auf mindestens drei der europäischen Abstammungslinien zurückgeführt werden können. Im Bodensee selbst wurden – mit Ausnahme einzelner Flussmün-

dungen – nur Nachkommen der osteuropäischen Linie gefunden, während die Flusspopulationen rund um den Bodensee in ihrer genetischen Zusammensetzung variieren (Fig. 5) [16].

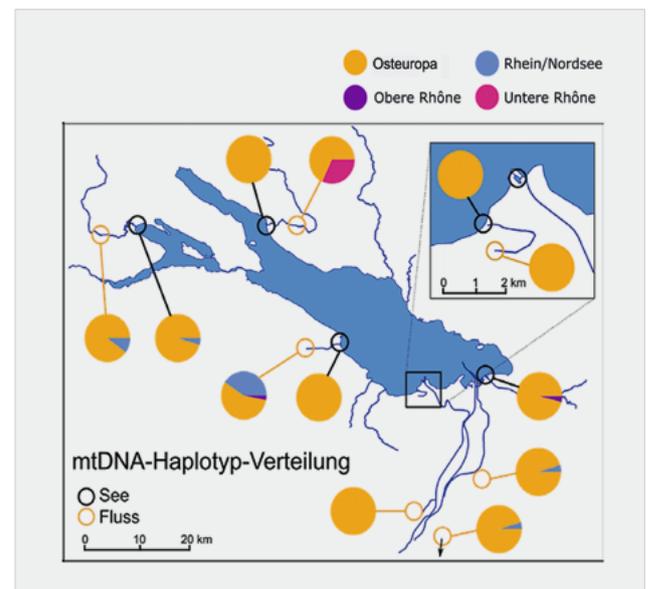


Fig. 5 Die mitochondriale DNA der Stichlinge aus dem Bodensee und den umgebenden Gewässern zeigt, dass in den Teilpopulationen verschiedene Abstammungslinien vertreten sind. Während die Seepopulation aus Haplotypen mit Herkunft aus osteuropäischen Ostsee-Zuflüssen besteht, kommen im Einzugsgebiet noch andere Abstammungslinien hinzu. (aus [16], verändert)

LÄSST SICH DIE HERKUNFT AN DER KÖRPERFORM ERKENNEN?

Trotz teilweise grosser morphologischer Unterschiede fallen alle europäischen Dreistacheligen Stichlinge, auch die marine Form, unter den wissenschaftlichen Namen *Gasterosteus aculeatus*. Die Süsswasserstichlinge westeuropäischer Linien sind klein und unvollständig beplattet. Deshalb wurden sie auch als verschiedene eigenständige Arten beschrieben, wovon der Name *Gasterosteus gymnurus* («nackter» Stichling) am weitesten verbreitet ist (Fig. 6 A) [10]. Im Bodensee leben seit mindestens 60 Jahren Stichlinge, die auf den Flanken vollständig mit Platten ausgestattet sind (Fig. 6 B). Bei diesen Platten handelt es sich um umgebildete Schuppen. Auch die im Bodensee-Pelagial invasiven Stichlinge zeigen eine solche vollständige «Beplattung» (Fig. 6 C). Darüber hinaus sind ihre Kiemenrechen und Stacheln länger [10]. Sie werden durchschnittlich 6–7 cm lang, einige Exemplare aus den Fängen von 2014 erreichten sogar 10 cm Länge und zählten damit zu den weltweit grössten Süsswasserstichlingen. Diese morphologischen Eigenschaften sind eigentlich typisch für Meeresstichlinge und sind im Süsswasser Westeuropas nicht zu finden, wohl aber in den polnischen Zuflüssen der Ostsee, von wo die Bodenseestichlinge sehr wahrscheinlich stammen [16] (vgl. Fig. 3).

WARUM WURDEN STICHLINGE IM BODENSEE INVASIV?

Obwohl naheliegend, kann nicht der Schluss gezogen werden, dass die morphologischen Unterschiede bei der Besiedlung des neuen Lebensraums Freiwasser die Hauptrolle gespielt haben [9]. Die im Bodensee invasiven Stichlinge stammen von einer evolutionsgeschichtlich sehr jungen osteuropäischen Linie ab [16] (vgl. Fig. 5), die wahrscheinlich auch einen anderen Weg der Anpassung durchschritten hat, als dies von anderen Stichlingen aus Westeuropa und Nordamerika bekannt ist. Unter anderem wird angenommen, dass es zwischen Stichlingen des Bodensees und denen seiner Zuflüsse zu einer voneinander abweichenden Selektion bei der Stachelnlänge kam. Diese könnte den Individuen mit längeren Stacheln einen besseren Schutz gegen Frassfeinde geboten haben, in deren Beutespektrum sie ansonsten gut passen würden [17]. Auch

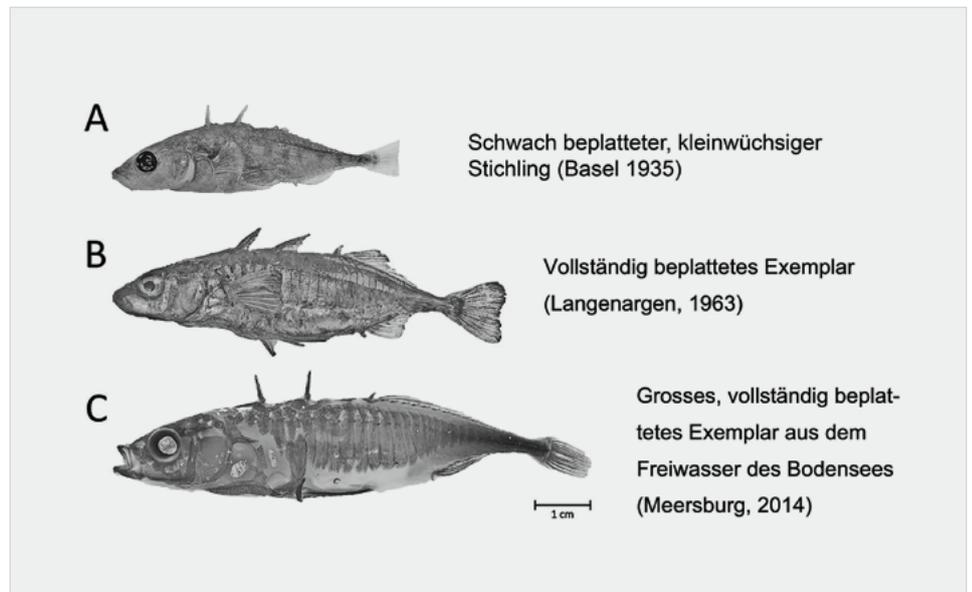


Fig. 6 Phänotypen des Dreistacheligen Stichlings (konservierte Exemplare).

(aus [10], verändert)

im Genfersee wurden bereits ähnliche Selektionen festgestellt und auch hier kam es schon früher zu Massenaufreten von Stichlingen, die aber zusammen mit der Reduktion der Nährstoffbelastung auch wieder zurückgingen [18]. Dies zeigt, dass evolutionäre Prozesse stattfinden, aber nicht in jedem Gewässer denselben Effekt haben. Als Erklärung für die schnell und explosionsartig ablaufende Stichlingsinvasion im Bodensee sind sie, wie auch einige andere bisher vorgebrachte Hypothesen, noch umstritten. Die Annahme, dass nach einer Einschleppung bestimmte genetisch verankerte Fähigkeiten die Nutzung eines neuen Lebensraums begünstigen, erscheint vor allem am Bodensee plausibel, weil hier bisher nur Stichlinge der osteuropäischen Linie das Freiwasser des Bodensees besiedelt haben. Eine *SeeWandel*-Studie [9] liefert nun Indizien dafür, dass die Besiedlungsgeschichte der Stichlinge in Europa möglicherweise noch einige Überraschungen bringen könnte. Es wurde untersucht, wie sich Stichlinge aus dem Genfersee, aus dem Bodensee und Kreuzungen (Hybride) zwischen den beiden in ihrer Leistungs- und Anpassungsfähigkeit unterscheiden, wenn sie verschiedenen Umweltbedingungen ausgesetzt werden. Die Fische wurden dafür in künstlichen Süsswasserteichen mit stark unterschiedlichen Nährstoffangeboten aufgezogen. Sowohl in den danach eutrophierten Teichen als auch in denen mit niedriger Produktivität übertrafen die hybriden Stichlinge sowohl an Wachstum als auch Überlebens-

fähigkeit stets diejenigen der ursprünglichen Populationen. Ein Zusammenhang zwischen der ebenfalls unterschiedlichen Morphologie und einer unterschiedlichen Fitness konnte dagegen nicht gefunden werden [9]. Solche – in diesem Fall künstlich entstandenen – Stichlingshybride können in entsprechender natürlicher Umgebung somit einen Selektionsvorteil gegenüber den dort angestammten Stichlingen zeigen.

WENN DIE NAHRUNG KNAPP WIRD

Stichlinge in der Flachwasserzone des Bodensees ernähren sich überwiegend von Beutetieren des Seebodens und der Uferzone [19]. Die invasiven Bodenseestichlinge, die in das Freiwasser – bisher das Reich der Felchen – vorgedrungen sind, haben ihre Ernährung v. a. auf Zooplankton umgestellt. Somit nutzen in der Freiwasserzone nun beide Fischarten dieselbe Nahrungsquelle [20–22]. Stichlinge sind viel kleiner als Felchen und haben deshalb über einen grossen Teil des Jahres hinweg einen höheren Nahrungsverbrauch pro Körpergewicht als Felchen (Fig. 7) [22].

Dabei gibt es auch saisonale Unterschiede bei der Wahl der Beuteorganismen. Vor allem im Spätsommer und Herbst überschneidet sich die Beutepräferenz von Stichlingen und Felchen; beide bevorzugen dann grössere Zooplanktonarten [22] (Fig. 8), die aber immer seltener werden. Im Pelagial des Bodensees war im Zeitraum vor der Stichlingsinvasion (2006–2011) die durchschnittliche Plank-

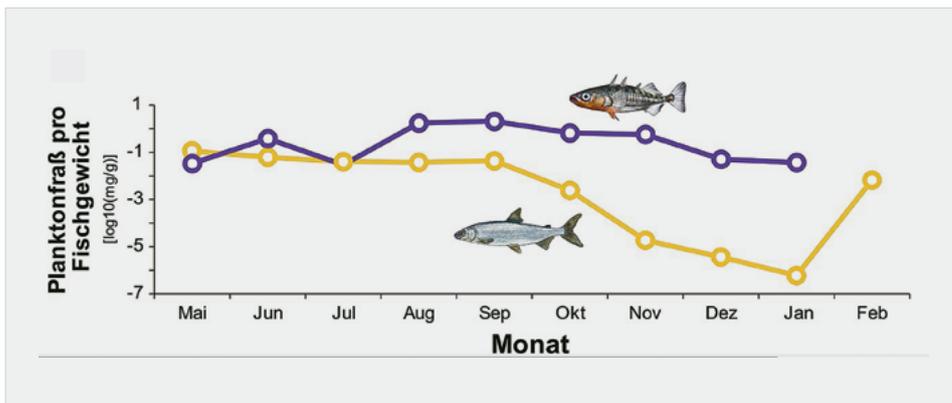


Fig. 7 Saisonaler Zooplanktonfrass pro Gramm Fischgewicht bei Stichlingen (violett) und Felchen (gelb). (nach Daten aus [22], vereinfacht)

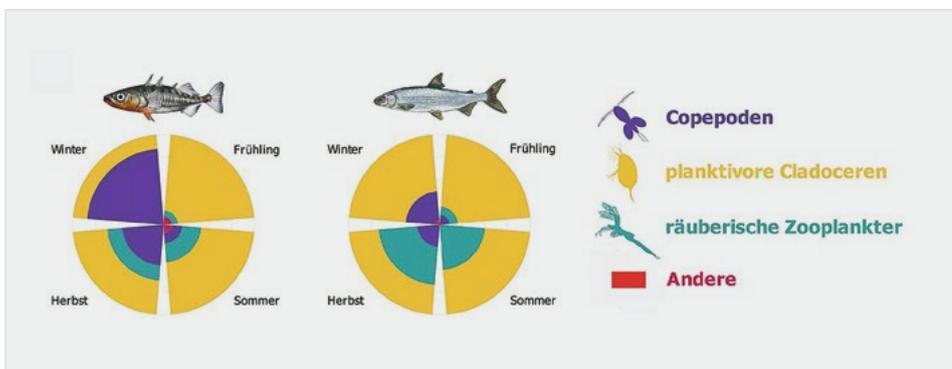


Fig. 8 Saisonaler Beitrag der Zooplanktonarten zur Ernährung von Stichlingen und Felchen. (nach Daten aus [22], vereinfacht)

tongröße signifikant größer als danach (2012–2017) [19, 20].

Stichlinge fressen das ganze Jahr über, während Felchen im Winter die Nahrungsaufnahme stark einschränken. Zudem fressen sie im Gegensatz zu Felchen und (jungen) Barschen auch während der Dämmerung und in der Nacht [14, 23, 24].

Diese Konkurrenzvorteile der Stichlinge spielen auch bei der Ursachensuche zum Rückgang des Felchenbestands im Bodensee eine Rolle. Mit der Abnahme des Phosphatgehalts im Bodensee kam es zu einem starken Rückgang der Fischerträge aus der Berufsfischerei [2]. Die Felchenerträge sanken seit 1990 um rund 75%. Nach 2012, mehr als fünf Jahre, nachdem sich die Phosphatwerte wieder auf niedrigem Niveau stabilisiert hatten, sowie nahezu zeitgleich mit der Stichlingsinvasion im Freiwasser, kam es noch einmal zu einem auffälligen Ertragseinbruch, vor allem bei den Blaufelchen im Bodensee-Pelagial [2, 25] (Fig. 9).

Ein weiteres Indiz, dass sich die Konkurrenz zwischen Stichlingen und Felchen um die Ressource Zooplankton auf den Felchenbestand auswirkt, ist der seit Jah-

ren beobachtete Gewichtsverlust juveniler Felchen im Spätsommer [26, 27]. Als Grund dafür wird die mit der Stichlingsinvasion einhergehende Abnahme der durchschnittlichen Zooplanktongröße angesehen [19]. Inwieweit der vielschich-

tige Wettbewerbsvorteil der Stichlinge auch eine Rolle beim Bestandrückgang der Barsche spielt, wird noch diskutiert [25, 26].

GELEGENHEIT MACHT RÄUBER

Schon lange ist bekannt, dass auch Fischlaich und Fischbrut zur Beute von Stichlingen zählen [24]. Zumindest bei Küsten-Stichlingen ist auch Kannibalismus verbreitet [11]. Stichlingsmännchen betreiben jedoch intensive Brutpflege (bei Eiern und Larven) und legen dabei ein aggressives Revierverhalten an den Tag [11]. Auch im Bodensee werden potenzielle Räuber angegriffen, sobald sie in diese Reviergrenze eindringen, was hier wahrscheinlich zu dem beobachteten Nestabstand von durchschnittlich 60 cm führt [28].

Der Nachwuchs der Felchen ist dagegen ungeschützt. Blaufelchen laichen z. B. im Winter im Schwarm nahe der Wasseroberfläche und ihre befruchteten Eier sinken auf den Seegrund, wo im nächsten Frühjahr die Larven schlüpfen und sich im Freiwasser verteilen. Neben ihrem Einfluss auf die Beutetiere der Felchen können Stichlinge auch Felcheneier und -larven fressen und damit direkt deren Reproduktionserfolg beeinflussen [21, 29]. Die Fischereiforschungsstelle widmete dieser Frage im Rahmen von *SeeWandel* besondere Aufmerksamkeit. Während der Laichzeit der pelagischen Blaufelchen, aber auch in den Laich-

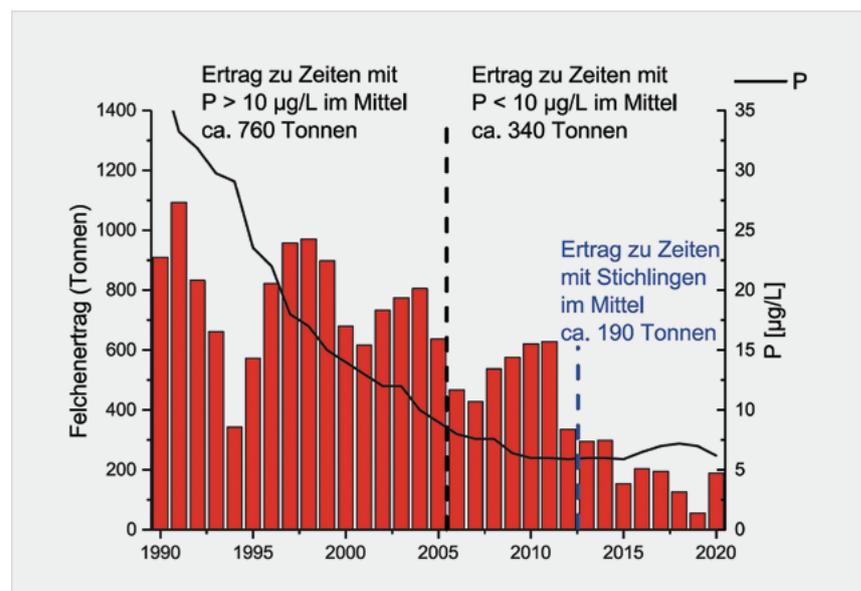


Fig. 9 Felchenertrag und Phosphor-Gehalt (P, hier dargestellt als TP_{mix} im Bodensee-Obersee von 1990 bis 2020). Nach dem Auftreten der invasiven Stichlinge im Freiwasser wurde ein mittlerer Ertrag von nur noch ca. 190 Tonnen (2013–2020) festgestellt [25].

gebieten der Gangfische, einer weiteren Felchenart, wurden besonders erhöhte Dichten von Stichlingen nachgewiesen [30], obwohl dort zu dieser Jahreszeit nur wenig Zooplankton vorkommt [21]. In Laborversuchen konnte gezeigt werden, dass die Freiwasser-Stichlinge bis zur maximalen Magenfüllung Felcheier fressen und bei einem Angebot von Larven verschiedener Fischarten bevorzugt Felchenlarven konsumieren [21, 23, 29]. Dabei mag auch eine Rolle spielen, dass Felchenlarven gegenüber den Larven anderer Fischarten einen schwächeren Fluchtreflex zeigen [29]. Im März 2016 und 2018 gelang auch der methodisch schwierige Nachweis, dass die Stichlinge auch im Freiland Felchenlarven fressen. Mehrere in Netzen gefangene grosse Stichlinge hatten jeweils mehr als 20 Felchenlarven in ihren Mägen. Direkt nach dem Felchenbesatz wurde auch ein Stichling gefangen, der 36 Larven gefressen hatte [21, 29]. Aus den Ergebnissen von Isotopenanalysen der Fischereiforschungsstelle, die an Muskel- und Lebergewebe von Stichlingen durchgeführt wurden, wurde zudem der Schluss gezogen, dass die Stichlinge im Winter und im Frühjahr vermehrt Fischnahrung aufnehmen [30]. Bioenergetische Modellierungen zeigen und quantifizieren bereits verschiedene fischbiologische Effekte der Stichlingsinvasion [27]. Um den Einfluss des Frassdrucks von Stichlingen auf die Bestandsentwicklung der Felchen noch besser dimensionieren zu können, sind aber weitergehende Untersuchungen und Modellierungen nötig.

AUSBLICK

Der Artikel gibt nur einen ausgewählten Teil der im Projekt *SeeWandel* gewonnenen Erkenntnisse über die Stichlinge und die Stichlingsinvasion im Bodensee wieder. Ihre genetische Herkunft konnte in grossen Teilen rekonstruiert, ihre Fähigkeiten identifiziert und ihre Auswirkungen auf das Ökosystem Bodensee beschrieben werden. Derzeit kann mit keinem der bisherigen Forschungsergebnisse endgültig die Frage beantwortet werden, warum die Bodenseestichlinge plötzlich das Freiwasser als Lebensraum entdeckt haben und sich dort derart erfolgreich etablieren konnten. Auch nach Projektende bietet der kleine Fisch also Stoff für neue Hypothesen und fach-

liche Diskussionen. Sicher sind auch noch funktionelle Studien nötig, um das Spektrum der Einflüsse der Stichlinge auf das Zooplankton, die Felchen und andere fischereilich relevante Fischarten besser abschätzen zu können und derzeit noch strittige Zusammenhänge zu klären. An der Fischereiforschungsstelle, wo der aktuelle Handlungsbedarf für Managementmassnahmen gegenüber den Stichlingen als besonders dringend beurteilt wird, wurde bereits der Frage nachgegangen, ob und wie man die Grösse der Stichlingspopulation regulieren kann. 2021 gelang die Entwicklung eines zwischenzeitlich erfolgreich getesteten Verfahrens, welches die Unterscheidung der im Freiwasser dominierenden Fischarten Stichling und Felchen mittels Echolot mit einer auch bei gleicher Fischgrösse sehr hohen Trefferquote ermöglicht [31]. Man könnte also jetzt schon gezielt Stichlingsschwärme im Freiwasser befischen, allerdings mit sehr hohem Aufwand und zunächst einmal nicht vorhersagbarem Erfolg [32]. Ein anderer Ansatz wäre es, die in mehreren Fischereizentren erbrüteten Besatzfelchen erst dann in den See zu entlassen, wenn sie die Beutegrösse für Stichlinge von knapp vier Zentimetern überschritten haben [26].

Stichlinge sind nicht das einzige Problem, mit dem der Bodensee fertig werden muss. Auch die Auswirkungen anderer neuerer Einflussfaktoren, wie die der invasiven Quaggamuscheln und des Klimawandels, werden das Ökosystem Bodensee auf eine harte Probe stellen.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Alexander, T.J. et al. (2016): Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Bodensee. *Projet Lac, Eawag, Kastanienbaum*
- [2] Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei IBKF (jährlich): Bericht zur IBKF [Jahr]. *Die Fischerei im Bodensee-Obersee, Gesamtbericht sowie Teilberichte Blaufelchen, Gangfisch und Barsch, www.ibkf.org*
- [3] Bader, S. et al. (2023): *SeeWandel Projekt L12: Entwicklung und Anwendung einer Methode zur Erfassung der Fischbestände im Bodensee. Darstellung der Fangergebnisse 2019 und Erarbeitung eines zukünftigen Monitorings. Abschlussbericht Projekt SeeWandel: Leben im Bodensee – gestern, heute und morgen*
- [4] Eckmann, R.; Engesser, B. (2019): *Reconstructing the build-up of a pelagic stickleback (Gasterosteus aculeatus) population using hydroacoustics. Fish.*

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. Wir danken *Ole Seehausen, Blake Matthews, Cameron Hudson* und *Alexander Brinker* für ihre wertvollen Kommentare zu früheren Versionen von diesem Manuskript.

Res. 210: 189–192

- [5] Fang, B. et al. (2018): *Worldwide phylogeny of three-spined sticklebacks. Mol. Phylogenet. Evol. 127: 613–625*
- [6] Mäkinen, H.S. et al. (2006): *Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (Gasterosteus aculeatus) revealed by microsatellites. Mol. Ecol. 15(6): 1519–1534*
- [7] Sanz, N. et al. (2015): *Glacial refuges for three-spined stickleback in the Iberian Peninsula: mitochondrial DNA phylogeography. Freshw. Biol. 60(9): 1794–1809*
- [8] Lucek, K.; Seehausen, O. (2015): *Distinctive insular forms of threespine stickleback (Gasterosteus aculeatus) from western Mediterranean islands. Conserv. Genet. 16: 1319–1333*
- [9] Hudson, C.M. et al. (2023): *Environmentally independent selection for hybrids between divergent freshwater stickleback lineages in semi-natural ponds. J. Evol. Biol. (im Druck)*
- [10] Hudson, C. M. et al. (2021): *Threespine Stickleback in Lake Constance: The Ecology and Genomic Substrate of a Recent Invasion. Front. Ecol. Evol. 8, 611672*
- [11] Fitzgerad, G.J. (1993): *Fortpflanzungsstrategien des Dreistachligen Stichlings. Spektrum der Wissenschaft. Magazin 6/93*
- [12] Lucek, K. et al. (2010): *Hybridization between distant lineages increases adaptive variation during a biological invasion: stickleback in Switzerland. Mol. Ecol. 19(18): 3995–4011*

- [13] Heller, C. (1871): *Die Fische Tirols und Vorarlbergs*. Innsbruck: Wagner
- [14] Bretzel, J.B. et al. (2021): Feeding ecology of invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in relation to native juvenile Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in the pelagic zone of Upper Lake Constance. *Front. Environ. Sci.* 9: 670125
- [15] Muckle, R. (1972): *Der Dreistachelige Stichling (Gasterosteus aculeatus L.) im Bodensee*. Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung 90: 249–257
- [16] Marques, D.A. et al. (2019): Admixture between old lineages facilitated contemporary ecological speciation in Lake Constance stickleback. *Nat. Commun.* 10(1): 4240
- [17] Lucek, K. et al. (2013): Repeated and predictable patterns of ecotypic differentiation during a biological invasion: lake-stream divergence in parapatric Swiss stickleback. *J. Evol. Biol.* 26(12): 2691–2709
- [18] Lucek, K. et al. (2014): Contemporary ecotypic divergence during a recent range expansion was facilitated by adaptive introgression. *J. Evol. Biol.* 27(10): 2233–2248
- [19] Ogorelec, Ž. (2021): Effects of re-oligotrophication and invasive species on fish-zooplankton interactions [Dissertation]. Konstanz: University of Konstanz
- [20] Ogorelec, Ž. et al. (2022): Can young-of-the-year invasive fish keep up with young-of-the-year native fish? A comparison of feeding rates between invasive stickleback and whitefish. *Ecol. Evol.* 12, e8486
- [21] 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
- [22] Ogorelec, Ž. et al. (2022): Small but voracious: invasive generalist consumes more zooplankton in winter than native planktivore. *NeoBiota* 78: 71–97
- [23] Baer, J. et al. (2021): All day-long: Sticklebacks effectively forage on whitefish eggs during all light conditions. *PLoS ONE* 16(8): e0255497
- [24] Wootton, R.J. (1976): *The Biology of the Sticklebacks*. London: Academic Press
- [25] Baer, J.; Brinker, A. (2022): *Wieviel weniger darf es sein? Düstere Zukunftsaussichten für die Bodenseefischerei, eine der grössten Binnenfischereien Europas, Zeitschrift für Fischerei 2: Artikel 1: 1–13*
- [26] 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): 243–54
- [27] DeWeber, J.T. 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
- [28] Hansen, R.; Rey, P. (2023): *Beobachtungen zum Nestbau von Bodensee-Stichlingen (Gasterosteus aculeatus) in Dreissena-Kolonien (Dreissena rostriformis und D. polymorpha)*. Interner SeeWandel Kurzbericht
- [29] Ros, A. et al. (2019): Antipredator mechanisms in evolutionarily predator-naïve vs. adapted fish larvae. *Ecosphere* 10(4), e02699
- [30] Gugele, S.M. et al. (2023, überarbeitet): Stable isotope values and trophic position of a unique invasion of the threespined stickleback in Lake Constance indicates significant piscivor
- [31] Gugele, S.M. et al. (2021): Differentiation of two swim bladdered fish species using next generation wideband hydroacoustics. *Sci. Rep.* 11, 10520
- [32] Gugele, S.M. et al. (2020): The spatiotemporal dynamics of invasive three-spined sticklebacks in a large, deep lake and possible options for stock reduction. *Fish. Res.* 232: 105746

WETSCH
AU **DU**
TEIL SI VO ÜSERE
BERUFSBILDER-KAMPAGNE?
SCHICK ÜS BILDER US DINERE
BRUEFSPRAXIS
#OHNI-EUS-GAHT-NÜT

