



SeeWandel

La vita nel  
Lago di Costanza:  
ieri, oggi e domani

## Scheda informativa SeeWandel No. 04 | Maggio 2023



Foto: © Andreas Hartl



## Lo spinarello a tre spine nel lago di Costanza rappresenta un problema a lungo termine per pesci e pescatori?

Lo spinarello a tre spine (*Gasterosteus aculeatus*) fu introdotto nel sistema del lago di Costanza probabilmente verso la fine del diciannovesimo secolo e vi fu rinvenuto per la prima volta nel 1951. Dal 2012 questa specie, che prima era presente soltanto nella zona litorale, sta colonizzando la zona pelagica del lago, ed è ora il pesce dominante a livello di numero. Le conseguenze sul piano ecologico ed economico sono oggetto di ferventi discussioni. Le osservazioni e conclusioni di cui oggi disponiamo necessitano in parte di ulteriori chiarimenti, soprattutto per comprendere appieno i nessi causali nel complesso ecosistema. Un probabile aumento della competizione per i nutrienti e il consumo circostante di uova e larve di altre specie di pesci sono considerati una delle possibili cause del rallentamento della crescita, del reclutamento e delle densità in particolare dei coregoni di importanza economica per l'industria ittica (prevalentemente coregoni azzurri *Coregonus wartmanni* e coregoni *Coregonus macrophthalmus*).



## Lo spinarello a tre spine: in passato solo nella zona litorale, oggi la specie di pesce numericamente dominante nelle acque pelagiche del lago di Costanza

I neobiota<sup>1</sup>, che si affermano in nuovi habitat causando effetti indesiderati (per l'ecologia, l'economia e la salute), sono definiti come specie invasive. In tutto il mondo, le specie invasive sono considerate una delle principali cause dei cambiamenti della biodiversità [1]. Attraverso le interazioni come la competizione per aggiudicarsi le risorse (nutrimento, habitat, ecc.), o la diffusione di agenti patogeni, così come in veste di parassiti e predatori, le specie invasive possono rappresentare un pericolo per le specie endemiche. Ciò può avere conseguenze negative per la biodiversità, come ad esempio la perdita locale della varietà di specie o l'omogeneizzazione delle comunità biotiche. Inoltre, le specie invasive hanno un impatto sulle caratteristiche e i processi degli ecosistemi e quindi sul loro sfruttamento da parte dell'uomo. Lo spinarello a tre spine (*Gasterosteus aculeatus*) non è un pesce che fa parte delle specie endemiche del lago di Costanza. La sua repentina e massiccia diffusione nelle acque aperte (acque pelagiche) del lago di Costanza è un comportamento piuttosto raro per questo tipo di pesce.

L'introduzione dello spinarello a tre spine da parte dell'uomo nel sistema del lago di Costanza è avvenuta presumibilmente a partire dalla fine del diciannovesimo secolo [recensito da 2]. La presenza di questa specie proprio nel lago di Costanza fu documentata per la prima volta nel 1951/52 [3]. Dopo la sua introduzione, la popolazione nel lago si è espansa e riprodotta, con una densità che ha subito delle oscillazioni negli ultimi 50 anni. La specie viveva inizialmente quasi esclusivamente nella zona litorale del lago, dove è stata descritta per la prima volta negli anni 60'-70' come eccessivamente comune [3]. Nel 2013 furono rilevati spinarelli come cattura accessoria in reti galleggianti libere nelle acque pelagiche [4]. Nel contesto di una pesca scientifica, nel 2014 il 96 % del pescato in acque pelagiche era costituito da spinarelli, mentre la biomassa ammontava al 28 % della pesca totale (fig. 1) [5]. Le elevate densità di popolamento nelle acque pelagiche perdurano fino a oggi, anche se le cause restano ancora inspiegabili (fig. 1) [6, 7]. Le conseguenze negative sul piano ecologico ed economico di questa esplosione demografica nelle acque pelagiche per l'ecosistema del lago di Costanza e per gli utenti delle acque sono sotto valutazione, mentre le complesse relazioni causali non sono ancora completamente comprese.

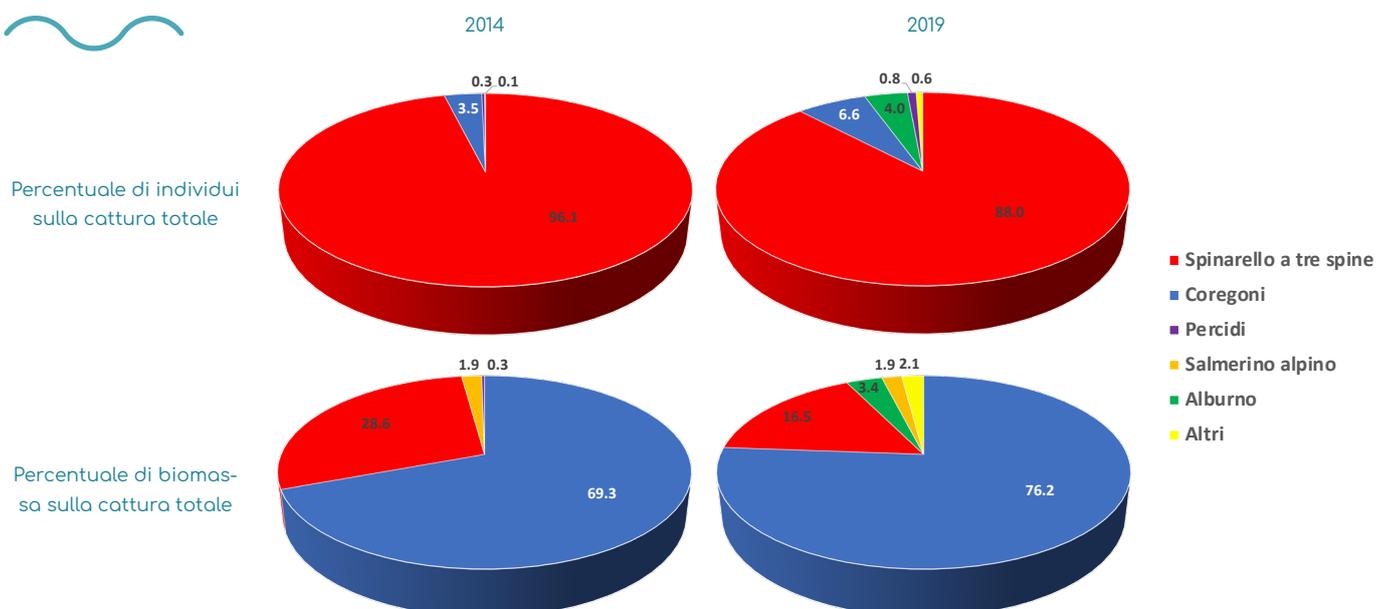


Fig. 1: Percentuale di individui catturati e percentuale di biomassa sulla cattura totale delle specie di pesci nell'ambito delle attività di pesca scientifica in acque pelagiche del lago superiore (Obersee) negli anni 2014 [5] e 2019 [6].

<sup>1</sup> In Europa questo termine indica animali (neozoi) o piante (neofite) la cui introduzione è avvenuta dopo il 1492 (scoperta dell'America da parte di Cristoforo Colombo) ad opera dell'uomo in un territorio dove non erano presenti naturalmente.



## Dove vive oggi giorno lo spinarello a tre spine e da dove proviene?

Lo spinarello a tre spine è ampiamente diffuso nelle regioni temperate e boreali (settentrionali) dell'emisfero nord, nonché ai margini settentrionali dell'Atlantico e del Pacifico [8, 9]. Oltre ai bacini di acqua ferma di tutti i tipi, vive anche nei corsi d'acqua dove le correnti sono deboli. Le popolazioni marine occupano vaste aree lungo le coste marine e le acque salmastre, e in alcuni casi migrano per riprodursi in acque dolci. Si presume che questo tipo di pesce sia originario del Pacifico e che nel tardo Pleistocene<sup>2</sup> abbia colonizzato l'Atlantico attraverso l'Oceano Artico [10]. Probabilmente partendo dall'Atlantico, lo spinarello si diffuse ben presto nell'area mediterranea [11] e, dopo l'ultimo massimo glaciale (terminato all'incirca 20.000 anni a.C.), anche in Europa settentrionale e occidentale [12]. Nel corso della storia della Terra, gli spinarelli si sono più volte spostati dal mare verso le acque dolci, dove vi si sono insediati. Oggi giorno questa specie è presente in piccoli e grandi corsi d'acqua e anche in acque ferme dell'Europa centrale, oltre che nel lago di Costanza, ad esempio nel lago di Ginevra e nel lago dei Quattro Cantoni, nel Rodano alto e nel Danubio [2 e prove ivi citate].



## Come è arrivato lo spinarello nel lago di Costanza?

La storia degli spinarelli nel lago di Costanza in riferimento al periodo del loro arrivo, le fonti della loro colonizzazione e il tipo di diversificazione<sup>3</sup> in spinarelli di lago e di fiume è oggetto di un dibattito scientifico in corso [recensito da 2]. Attualmente, lo scenario più plausibile è la ripetuta introduzione di spinarelli nel sistema del lago di Costanza da parte di acquariofili o pescatori a partire dal tardo diciannovesimo secolo [2]. Il primo ritrovamento documentato nel lago di Costanza è datato 1951 [3]. Da test genetici è emerso che gli spinarelli oggi giorno presenti nel lago di Costanza provengono da fonti diverse e rappresentano almeno tre diversi lignaggi europei e relative introduzioni: dal Reno, dal Rodano e dalla regione baltica [13]. Nel lago principale dominano i discendenti degli spinarelli dell'Europa orientale (lignaggio baltico), mentre il patrimonio genetico delle popolazioni nei ruscelli e fiumi circostanti (affluenti del lago di Costanza) si caratterizza per una rappresentazione più varia di fonti di acqua dolce dell'Europa occidentale (più lignaggi) (fig. 2) [2, 13].

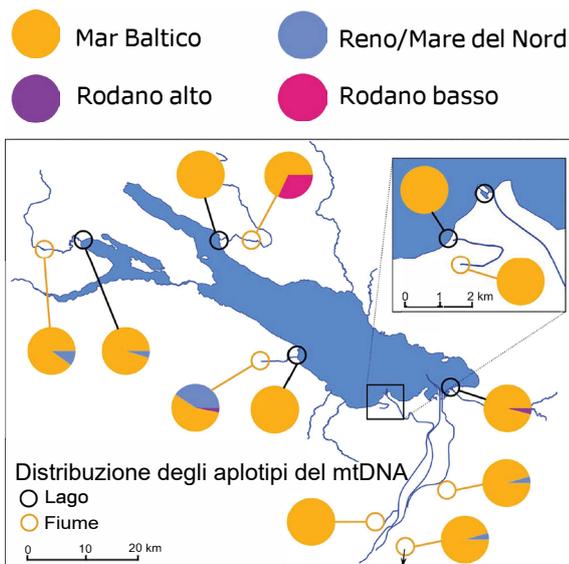


Fig. 2: Composizione genetica (distribuzione aplotipi DNA mitocondriale) delle popolazioni di spinarelli del lago di Costanza in riferimento ai principali lignaggi europei [13, modificato].

<sup>2</sup> Dal punto di vista geologico, il tardo Pleistocene comprende l'ultimo dei quattro piani dell'epoca del Pleistocene. Ebbe inizio all'incirca 126.000 (+/- 50.000) anni fa e terminò 11.784 (+/- 69) anni fa con un riscaldamento globale, l'Olocene, l'epoca geologica più recente, che è anche quella in cui ci troviamo.

<sup>3</sup> Lo sviluppo delle differenze nella speciazione dal punto di vista dell'evoluzione biologica.



## Cosa rende così unici e vincenti gli spinarelli del lago di Costanza?

Nell'area del lago di Costanza si distinguono vari ecotipi di spinarelli con diverse caratteristiche e adattamenti. Una sottospecie vive esclusivamente nei ruscelli e fiumi circostanti o nella zona litorale, un'altra nelle acque pelagiche fino a 50 m di profondità [5-7]. La maggior parte degli avannotti presenti nel lago di Costanza migra nelle acque pelagiche a partire da luglio. Anche gli animali adulti si spostano nelle acque pelagiche e soltanto una parte degli spinarelli rimane nei pressi delle sponde. A novembre/dicembre si possono trovare grandi quantità di spinarelli nelle acque pelagiche e anche nelle zone litorali. In primavera i pesci tornano per deporre le uova nelle acque basse del lago o nei suoi affluenti [14]. La migrazione controcorrente per la deposizione delle uova di alcune popolazioni dell'ecotipo di lago negli affluenti è simile a quella degli spinarelli di mare anadromi<sup>4</sup>. Pur deponendo le uova allo stesso tempo, gli spinarelli di lago sono geneticamente differenti da quelli di fiume [15].

Gli spinarelli del lago di Costanza raggiungono mediamente una lunghezza di 6-7 cm. Alcuni esemplari arrivano fino a 10 cm di lunghezza e sono quindi da annoverare tra gli spinarelli di acqua dolce più grandi al mondo [2]. Ciò potrebbe essere riconducibile, tra le altre cose, a una popolazione di origine marina che è cresciuta velocemente e i cui pesci adulti hanno trovato una ricca disponibilità di cibo. Gli spinarelli del lago di Costanza (anche quelli presenti nella zona litorale) sono caratterizzati da un maggiore adattamento fenotipico<sup>5</sup> alla vita in acque pelagiche (fig. 3). Questo adattamento si contraddistingue per rastrelli branchiali più lunghi, una forma della testa accentuata e un adeguato complesso di difesa (lunghe spine e corpo quasi completamente ricoperto da placche ossee) [2].

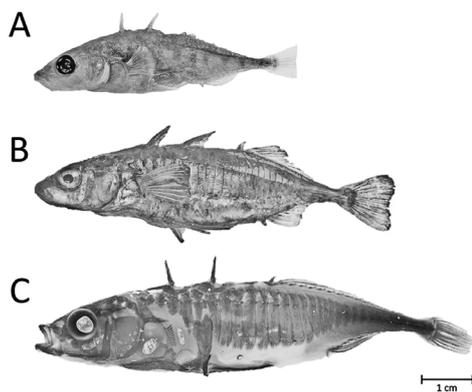


Fig. 3: (A) Esemplare di lignaggio europeo occidentale, catturato nel 1935 nel Reno presso Basilea, (B) esemplare completamente ricoperto da placche ossee, catturato nel 1963 nel lago di Costanza presso Langenargen, (C) grande femmina completamente ricoperta da placche ossee, proveniente dalle acque pelagiche del lago di Costanza, catturata nel 2014 nell'ambito del progetto di ricerca «Projet Lac» presso Meersburg [2, modificato].

### Lo spinarello a tre spine: caratteristiche generali

- Gli spinarelli a tre spine sono molto variabili dal punto di vista fenotipico [8]
- diversamente da tutte le altre specie endemiche di pesci d'acqua dolce, la prima pinna dorsale è composta da tre, raramente anche due o quattro spine mobili
- al posto delle squame possiedono una quantità variabile da due fino a più di 30 placche ossee che ricoprono i fianchi
- dimensioni in acqua dolce: generalmente da 3 a 8 cm [9, 16]
- aspettativa di vita media da 2 a 4 anni [17]
- riproduzione tra marzo e luglio
- durante il periodo della deposizione delle uova, il maschio di spinarello assume la sua livrea nuziale, diventa territoriale e costruisce il nido
- le femmine pronte per la deposizione delle uova vengono attratte con una danza di corteggiamento
- terminata la fase dell'accoppiamento, il maschio sorveglia, difende e pulisce continuamente il nido e agita l'acqua intorno alle uova per cambiarla
- i maschi si occupano per circa una settimana degli avannotti e impediscono loro di allontanarsi troppo dal nido [9]

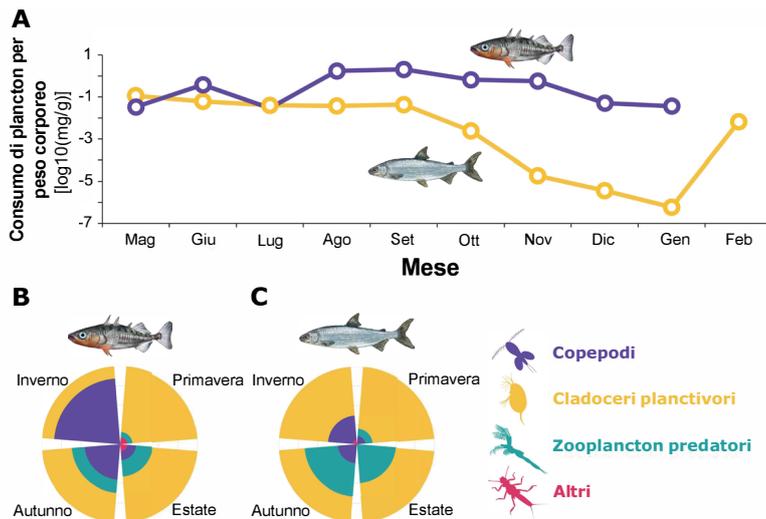
Gli spinarelli del lago di Costanza, come anche i coregoni importanti per l'industria ittica (coregoni azzurri *Coregonus wartmanni* e coregoni *Coregonus macrophthalmus*), si nutrono di zooplancton<sup>6</sup> nelle acque pelagiche [2, 18]. Solo pochi degli spinarelli catturati nelle acque pelagiche contengono nei loro stomaci prede tipiche delle zone litorali o bentoniche (come larve di chironomidi o anfipodi) [18]. Una mandibola più sporgente probabilmente contribuisce alla facoltà degli spinarelli del lago di Costanza (rispetto ad altri spinarelli di lago, come p.es. quelli del lago di Ginevra)

<sup>4</sup> I pesci anadromi migrano dal mare verso le acque dolci per deporre le uova.

<sup>5</sup> Il fenotipo indica l'aspetto di un organismo determinato dalla sua costituzione genetica nonché da fattori (ambientali) endogeni ed esogeni (p.es. caratteristiche morfologiche, processi fisiologici e biochimici, comportamento).

<sup>6</sup> Microorganismi animali sospesi nelle acque libere (ad esempio piccoli granchi o larve di molte specie acquatiche).

di catturare vari tipi di zooplancton in maniera più efficiente, seppur con differenze stagionali relative alla scelta delle prede e differenze all'interno del lago stesso [2, 18]. Analisi del contenuto dello stomaco di coregoni e spinarelli nel lago di Costanza indicano che questi tipi di pesce hanno una preferenza per prede simili, soprattutto in estate e riguardo a specie di zooplancton più grandi, come *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii* e *Daphnia longispina* (fig. 4) [18]. I tipi di zooplancton più piccoli, come la *Bosmina*, sono mangiati quando queste specie sono abbondanti a seconda della stagione e le tipologie di prede preferite sono rare [18]. Rispetto ai coregoni, gli spinarelli si caratterizzano per un maggiore consumo di cibo per peso corporeo [18]. Inoltre, test condotti in acquari hanno dimostrato che gli spinarelli giovani mangiano i sette tipi più comuni di zooplancton del lago di Costanza con lo stesso o con maggiore successo dei coregoni di eguale grandezza [19].



All'occasione, anche le uova di pesce e gli avannotti diventano preda degli spinarelli, p.es. quando i coregoni depongono le uova vicino a sciame di spinarelli o se questi ultimi incontrano grandi quantità di larve di coregoni durante il popolamento [20].

**Fig. 4:** (A) Alimentazione stagionale di zooplancton per grammo di peso dello spinarelli (viola) e del coregone (giallo) e contributo stagionale delle specie di zooplancton da crostacei del lago di Costanza per il nutrimento di singoli (B) spinarelli e (C) coregoni. I cladoceri planctivori comprendono le diverse specie di *Daphnia* e *Bosmina*, gli zooplancton predatori *Leptodora* e *Bythotrephes* [Dati da 18, semplificati; ulteriori dettagli in 18].



## Conseguenze per un ecosistema in caso di presenza massiva

### Maggiore competizione per il nutrimento:

Come i coregoni, gli spinarelli del lago di Costanza si nutrono prevalentemente di zooplancton di grandi dimensioni nelle acque pelagiche, per cui tra queste specie di pesci, quando le risorse sono limitate, può verificarsi una eventuale competizione per i nutrienti [18]. Gli spinarelli mangiano anche durante il crepuscolo e la notte [21, 22]. Questo potrebbe rappresentare per loro un vantaggio competitivo rispetto ad altri tipi di pesce, come p.es. i giovani di pesce persico [22]. Gli spinarelli inoltre si nutrono tutto l'anno, mentre p.es. i coregoni più grandi nel periodo di deposizione in inverno riducono l'assunzione di cibo e attingono alle loro riserve [18]. Questi fattori potrebbero contribuire alla superiorità numerica e al successo dello spinarelli nelle acque pelagiche del lago di Costanza [22].

### Diminuzione della densità delle riserve ittiche:

Si ritiene che il probabile aumento della competizione

per i nutrienti a fronte dell'invasione degli spinarelli nelle acque pelagiche possa aver causato il perdurante calo della crescita e la diminuzione della densità di popolazione dei coregoni [4, 23]. Ancora non è chiaro in quale misura l'alimentazione di uova e avannotti di coregoni da parte degli spinarelli [4, 20], osservata sia all'aperto che in laboratorio, si ripercuota sul reclutamento dei coregoni nel lago di Costanza. Saranno necessari ulteriori studi per poter documentare inequivocabilmente dei nessi causali.

### Cambiamenti della rete trofica:

Gli adattamenti fenotipici alla vita nelle acque pelagiche facilitano presumibilmente agli spinarelli del lago di Costanza di utilizzare più efficacemente le risorse di zooplancton ivi presenti. Anche in inverno, quando la densità dello zooplancton nel lago di Costanza è relativamente bassa, gli spinarelli si nutrono di grandi quantità di zooplancton [18]. Nel contesto della massiccia dif

fusione dello spinarello nelle acque pelagiche, la grandezza media dello zooplancton è diminuita, mentre specie più piccole di zooplancton, meno allettanti come prede, sono aumentate [24]. Questa evoluzione verso specie più piccole di zooplancton si manifesta soprattutto in piena estate. Ecco ad esempio che dal 2016 la popolazione di pulci d'acqua è dominata dalla piccola specie immigrata *Daphnia cucullata*, generalmente presente in laghi ricchi di nutrimento [24, 25]. Questo tipo di pulce d'acqua, rispetto alla specie *D. longispina* fino ad allora prevalente, è predata assai meno dai coregoni [18, 19]. Inoltre, la crescita della popolazione primaverile dello zooplancton è ritardata e le concentrazioni più elevate si raggiungono più tardi nel corso dell'anno [24]. Gli spinarelli influenzano così probabilmente la disponibilità di nutrienti anche per altre specie di pesci.

### Interazioni con ulteriori specie alloctone:

La cozza quagga (*Dreissena rostriformis*), rinvenuta per la prima volta nel 2016 nel lago di Costanza, è un'altra specie alloctona che si sta diffondendo in tutto il lago. Risultati sicuri circa le conseguenze ecologiche per il lago di Costanza non sono ancora disponibili. Osservazioni più recenti confermano che gli spinarelli nidificano anche nelle cavità tra le colonie di cozza quagga o nei loro insediamenti su substrato morbido [26]. Si teme che un'elevata densità di insediamento congiuntamente all'attività di filtrazione delle cozze potrebbe modificare tra le altre cose la concentrazione e la composizione sia di fitoplancton<sup>7</sup> e zooplancton nel lago di Costanza sia dei microorganismi sul fondale del lago. Un'ulteriore specie alloctona invasiva sta quindi eventualmente interferendo con la disponibilità di cibo per altre specie, con potenziali effetti negativi anche sulle riserve ittiche e sulla redditività del lago [27].



## Conseguenze per la fruizione di un lago in caso di presenza massiva

### Calo delle rese della pesca:

Dal 2005 la concentrazione di fosforo ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ) del lago di Costanza è inferiore a  $10 \mu\text{g/L}$ . Sulla base delle rese della pesca nell'ultima fase oligotrofica prima dell'eutrofizzazione (1910-1955), nel 2015 si stimava una resa della pesca del lago superiore (Obersee) di 400 t pesce/anno (ca. 300 t di coregoni, 100 t di altre specie, come pesce persico, luccio e anguilla) [28]. Le rese del pescato degli ultimi anni sono comunque nettamente inferiori (fig. 5) e nel 2022 sono nuovamente calate. Oltre agli effetti del cambiamento climatico, la massiccia diffusione dello spinarello nelle acque pelagiche è considerata come probabile causa della diminuzione della densità di popolamento di specie di pesci rilevanti per la pesca come i coregoni e, di conseguenza, del calo della produzione ittica [4, 23]. Per i coregoni la resa media del pescato negli anni 2013-2021 è stata di 189 t, circa il 35 % al di sotto del valore atteso [29]. Inoltre, i coregoni di 4 anni, con un peso medio di appena 270 g, sono nettamente più leggeri rispetto al periodo antecedente l'invasione degli

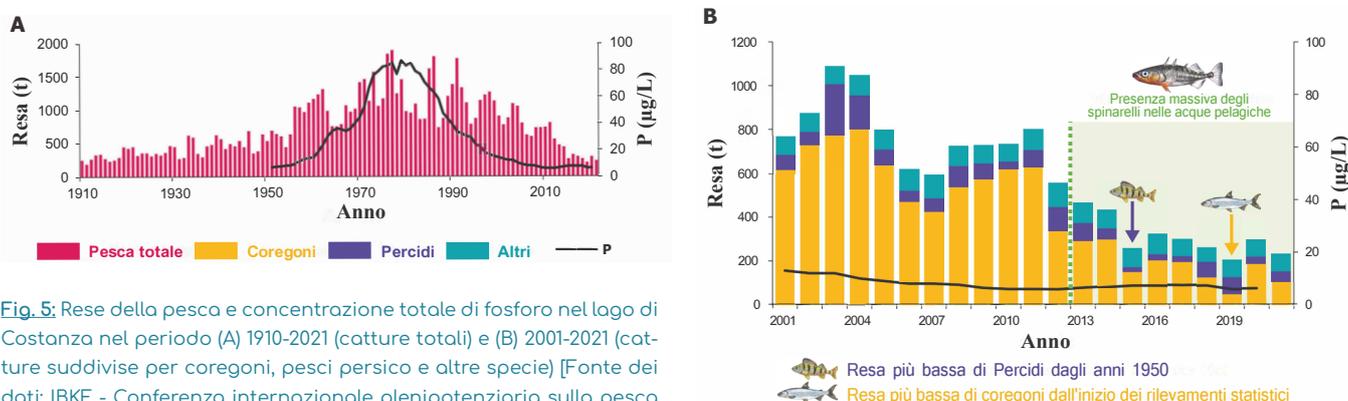


Fig. 5: Rese della pesca e concentrazione totale di fosforo nel lago di Costanza nel periodo (A) 1910-2021 (catture totali) e (B) 2001-2021 (catture suddivise per coregoni, pesci persico e altre specie) [Fonte dei dati: IBKF - Conferenza internazionale plenipotenziaria sulla pesca nel lago di Costanza].

<sup>7</sup> Microorganismi vegetali sospesi nelle acque libere (ad esempio diatomee, alghe verdi ecc.).

spinarelli (340 g). Calcoli del modello confermano perdite di peso dei coregoni dall'espansione degli spinarelli nelle acque pelagiche [30]. Queste perdite di peso si verificano sempre nei mesi estivi. Secondo tale modello, i coregoni più anziani cessano di crescere e i coregoni giovani perdono negli anni successivi fino al 10 % del loro peso corporeo durante il normale periodo di crescita [30]. Studi sulla crescita degli spinarelli suggeriscono altresì che con l'aumento delle temperature essi sono più produttivi in un'ampia gamma di temperature rispetto p.es. alla maggior parte dei loro competitori [31]. A seguito del riscaldamento climatico e a fronte del probabile aumento della competizione per i nutrienti, si prevedono pertanto ulteriori effetti negativi sulla crescita dei coregoni [30]. L'aumento della pressione di predazione potrebbe continuare a incidere sulla disponibilità di nutrimento di zooplancton e, unitamente ai cali di crescita previsti, far diminuire ulteriormente le rese della pesca, già di per sé esigue [30].



## Gestione della situazione e misure appropriate

Con il calo delle rese della pesca, diminuisce anche il numero dei pescatori professionisti attivi sul lago di Costanza [29]. Questo sviluppo, con gli attuali approcci gestionali relativi alla pesca, non può essere arrestato [29].

### Rilevamento della popolazione di spinarelli:

Per i grandi laghi come il lago di Costanza è possibile effettuare una stima periodica della popolazione di spinarelli con metodi idroacustici [7], una tecnica che è possibilmente anche meno onerosa rispetto ad altri metodi. Nel 2021 si è riusciti a sviluppare un procedimento che consente con altissima probabilità la differenziazione tra spinarelli e coregoni mediante l'ecoscandaglio [32]. Finora ciò era considerato quasi impossibile. Mediante la pesca da traino è stato inoltre dimostrato che i piccoli pesci rilevati con l'ecoscandaglio sono effettivamente spinarelli [14] e sono state rilevate densità massime a settembre: fino a 20.000 spinarelli/ha nelle acque pelagiche [14].

### Approcci per il contenimento mediante la pesca:

Lo sforzo di pesca necessario per il contenimento della popolazione di spinarelli nel lago di Costanza è stato stimato teoricamente [14]. Con ingenti sforzi e nel rispetto di determinate disposizioni (metodo, profondità d'impiego degli attrezzi per la pesca e tempo d'impiego) sarebbe probabilmente possibile una pesca intensiva di spinarelli senza rilevanti catture accessorie. Tuttavia, rimane ancora poco chiaro in quale misura le popolazioni del lago di Costanza dovrebbero essere decimate al fine di avere effetti positivi sui rendimenti della pesca, soprattutto per i coregoni. È incerta anche l'efficacia a lungo termine di un tale provvedimento. Inoltre, non sono stati valutati i possibili rischi per l'ecosistema nel suo complesso nel caso venisse messa in atto questa misura.

Gli spinarelli nel lago di Costanza sono riusciti a insediarsi in quantità eccezionalmente grandi in un habitat nel quale di regola non sono presenti. Questa vertiginosa diffusione nelle acque pelagiche ha luogo dal 2012. Cambiamenti delle reti trofiche e del patrimonio ittico rilevante per la pesca vengono collegati all'invasione degli spinarelli. Tutti i dati e le conoscenze attuali indicano che al momento non si delinea alcun calo naturale della popolazione e che lo spinarello si sta insediando permanentemente anche nelle acque pelagiche. È l'interazione di vari fattori come il cambiamento climatico, la modifica dei nutrienti e la presenza di specie invasive che influenzano la rete trofica e le funzioni dell'ecosistema del lago di Costanza, nonché i suoi servizi ecosistemici come il rendimento della pesca. Comprendere queste interazioni e le relazioni causali è essenziale per poter gestire il lago di Costanza all'insegna della sostenibilità. Per la pesca professionale si teme purtroppo una ulteriore diminuzione della presenza di cibo a fronte della recente introduzione della cozza quagga, nonché un ulteriore calo del rendimento del pescato a causa della crescente pressione di predazione da parte dei cormorani che è stata osservata sul lago di Costanza.



## Nota bibliografica

- [1] Pyšek P, Hulme PE, Simberloff D, Bacher S, Blackburn TM, Carlton JT, Dawson W, Essl F, Foxcroft LC, Genovesi P, Jeschke JM (2020) Scientists' warning on invasive alien species. *Biological Reviews* 95(6):1511-34
- [2] Hudson CM, Lucek K, Marques DA, Alexander TJ, Moosmann M, Spaak P, Seehausen O, Matthews B (2021) Threespine stickleback in Lake Constance: the ecology and genomic substrate of a recent invasion. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:611672
- [3] Muckle R (1972) Der Dreistachlige Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) im Bodensee. *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung* 90:249-257
- [4] 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
- [5] Alexander TJ, Vonlanthen P, Périat G, Raymond JC, Degiorgi F, Seehausen O (2016) Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Bodensee. *Projet Lac, Eawag, Kastanienbaum*
- [6] Bader S, Vonlanthen P, Scholz B, Brinker A (2021) SeeWandel Projekt L12 - Entwicklung und Anwendung einer Methode zur Erfassung der Fischbestände im Bodensee – Bericht für die IBKF. SeeWandel, LAZBW, Langenargen
- [7] Eckmann R, Engesser B (2019) Reconstructing the build-up of a pelagic stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) population using hydroacoustics. *Fisheries Research* 210:189-192
- [8] Wootton RJ (1984) A Functional Biology of Sticklebacks. *Functional Biology Series*. Springer US
- [9] Bell MA, Foster SA (1994) *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback*. Oxford University Press
- [10] Fang B, Merilä J, Ribeiro F, Alexandre CM, Momigliano P (2018) Worldwide phylogeny of three-spined sticklebacks. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127:613-625
- [11] Sanz N, Araguas RM, Vidal O, Viñas J (2015) Glacial refuges for three-spined stickleback in the Iberian Peninsula: mitochondrial DNA phylogeography. *Freshwater Biology* 60(9):1794-1809
- [12] Mäkinen HS, Cano JM, Merilä J (2006) Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* 15(6):1519-1534
- [13] Marques DA, Lucek K, Sousa VC, Excoffier L, Seehausen O (2019) Admixture between old lineages facilitated contemporary ecological speciation in Lake Constance stickleback. *Nature Communications* 10(1):4240
- [14] Gugele SM, Baer J, Brinker A (2020) The spatiotemporal dynamics of invasive three-spined sticklebacks in a large, deep lake and possible options for stock reduction. *Fisheries Research* 232: 105746
- [15] Marques DA, Lucek K, Meier JI, Mwaiko S, Wagner CE, Excoffier L, Seehausen O (2016) Genomics of rapid incipient speciation in sympatric threespine stickleback. *PLoS Genetics* 12(2): e1005887
- [16] Wootton RJ (1976) *The Biology of the Sticklebacks*. Academic Press
- [17] Baker JA (1994) Life History Variation in Female Threespine Stickleback. *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback*. Available online at: <https://ci.nii.ac.jp/naid/10015006230/> (accessed December 9, 2019)
- [18] Ogorelec Ž, Brinker A, Straile D (2022) Small but voracious: invasive generalist consumes more zooplankton in winter than native planktivore. *NeoBiota* 78:71-97
- [19] Ogorelec Ž, Rudstam LG, Straile D (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. *Ecology and Evolution* 12, e8486
- [20] Roch S, von Ammon L, Geist J, Brinker A (2018) Foraging habits of invasive three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) – impacts on fisheries yield in Upper Lake Constance. *Fisheries Research* 204:172-180
- [21] Baer J, Gugele SM, Bretzel J, DeWeber JT, Brinker A (2021) All day-long: Sticklebacks effectively forage on whitefish eggs during all light conditions. *PLoS ONE* 16(8): e0255497
- [22] Bretzel JB, Geist J, Gugele SM, Baer J, Brinker A (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. *Frontiers in Environmental Science* 9: 670125
- [23] Kugler M (2021) Felchenfischerei, Monitoring der Blaufelchen sowie Felchen-Laichfischfang im Jahr 2020
- [24] Ogorelec Ž (2021) Effects of re-oligotrophication and invasive species on fish-zooplankton interactions [Dissertation]. Konstanz: University of Konstanz
- [25] IGKB (2020) Bericht Nr. 43: Limnologischer Zustand des Bodensees
- [26] HYDRA Konstanz (2022) Beobachtungen zum Nestbau von Bodensee-Stichlingen (*Gasterosteus aculeatus*) in *Dreissena*-Kolonien (*Dreissena rostriformis* und *D. polymorpha*)
- [27] SeeWandel Faktenblatt No. 2 | Dezember 2021. Die gebietsfremde Quaggamuschel erobert den Bodensee – drohen massive Folgen für das Ökosystem?
- [28] Baer J, Eckmann R, Rösch R, Arlinghaus R, Brinker A (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, Bower SD, Onyango P, Cooke SJ, Chuenpagdee R (Eds) *Too Big To Ignore-WorldFish, Inter-Sectoral Governance of Inland Fisheries*, St. John's Canada: TBTI Publication Series, E-01/2017, 32-45
- [29] Baer J, Brinker A (2022) Wieviel weniger darf's denn sein? Düstere Zukunftsaussichten für die Bodenseefischerei, eine der größten Binnenfischereien Europas. *Zeitschrift für Fischerei* 2: Artikel 1:1-13
- [30] DeWeber JT, Baer J, Rösch R, Brinker A (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
- [31] Lefébure R, Larsson S, Byström P (2011) A temperature-dependent growth model for the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology* 79(7):1815-1827
- [32] Gugele SM, Widmer M, Baer J, DeWeber JT, Balk H, Brinker A (2021) Differentiation of two swim bladdered fish species using next generation wideband hydroacoustics. *Scientific Reports* 11, 10520



## Nota editoriale

Nell'ambito di vari progetti di ricerca SeeWandel, si sta studiando lo spinarello a tre spine. Nel progetto «P1: Lo spinarello nel lago superiore (Obersee)» è analizzata in primo luogo l'autoecologia dello spinarello nel lago di Costanza, mentre il progetto «L13: Ecologia e diversità degli spinarelli nel lago di Costanza» esamina quali processi ecologici ed evolutivi spiegano la frequenza, la diffusione e il fenotipo dello spinarello nel lago di Costanza. Le preferenze alimentari di spinarelli e coregoni e gli effetti sulla comunità zooplanctonica sono analizzati nel progetto «P3: Effetti della ri-oligotrofizzazione, del cambiamento climatico e delle specie invasive sulle interazioni pesce-zooplancton e sulla dinamica di popolamento dei coregoni». Le conoscenze acquisite con i progetti di ricerca costituiscono la base della scheda informativa SeeWandel No. 4 «Lo spinarello a tre spine nel lago di Costanza rappresenta un problema a lungo termine per pesci e pescatori?». Per ulteriori informazioni si rimanda al sito: [www.seewandel.org](http://www.seewandel.org).

«SeeWandel: La vita nel Lago di Costanza: ieri, oggi e domani» prende in esame le conseguenze della diminuzione di nutrienti, del cambiamento climatico, della diffusione di specie alloctone e di altri fattori di stress per l'ecosistema del lago di Costanza, la sua biodiversità e il suo funzionamento nonché sulla fruizione umana del sito acquatico e delle sue rive.

### Editore

SeeWandel  
PD Dr. Piet Spaak  
Überlandstrasse 133 | CH-8600 Dübendorf  
E-mail: [seewandel@seewandel.org](mailto:seewandel@seewandel.org)

### Informazioni e contatto

Eawag, Ecologia acquatica  
PD Dr. Piet Spaak  
Überlandstrasse 133 | CH-8600 Dübendorf  
E-mail: [piet.spaak@eawag.ch](mailto:piet.spaak@eawag.ch)

### Autori e autrici

- Josephine Alexander, Ecologia acquatica, Eawag
- Alexander Brinker, Fischereiforschungsstelle (FFS)
- Žiga Ogorelec, National Institute of Biology (NBI)
- Piet Spaak, Ecologia acquatica, Eawag
- Dietmar Straile, Università di Costanza

Nelle schede informative di SeeWandel sono riportate le valutazioni degli autori/delle autrici e dell'editore.

### Con il sostegno di

- Sarah Gugele, Landesfischereizentrum Vorarlberg
- Cameron Hudson, Ecologia acquatica, Eawag
- Blake Matthews, Ecologia ed evoluzione dei pesci, Eawag
- Ole Seehausen, Ecologia ed evoluzione dei pesci, Eawag
- Bänz Lundsgaard-Hansen, UFAM
- Nikolaus Schotzko, Landesfischereizentrum Vorarlberg
- Dominik Thiel, Amt für Natur, Jagd und Fischerei St.Gallen

Questa scheda informativa è una traduzione della scheda informativa SeeWandel No. 4 «Ist der Dreistachlige Stihling im Bodensee ein langfristiges Problem für Fische und Fischer?» (versione originale in tedesco), pubblicato nel maggio 2023. La traduzione è stata finanziata dall'Ufficio federale dell'ambiente (UFAM). Desideriamo ringraziarli per il loro sostegno.

