

## Herczeg Gábor

„Fajon belüli adaptív változatosság: vizsgálatok a fenotípustól a genotípusig”

MTA doktora címre benyújtott pályázat

**Liker András** bírálataira vonatkozó válaszok:

Köszönöm a bíráló alapos munkáját, a munkásságomat és a dolgozatot illető elismerő szavait és az izgalmas kérdéseket! A felmerült kérdésekre a válaszaim a következők:

Bíráló: Az értekezésben bemutatott kutatásokkal kapcsolatban két általánosabb észrevételem van. Az első az összehasonlított populációk ökológiai viszonyaira vonatkozik. A kis tavi és tengeri populációk közötti fő különbségnek azt tekintik, hogy a kis tavakból hiányoznak a ragadozók és jórészt az egyéb kompetítor halfajok is, míg ezek fontos komponensei a tengeri pikó populációk környezetének. E különbség folyományaként a kis tavi pikóknál az intraspecifikus kompetíciót tekintik a legfontosabb szelekciós tényezőnek. A feltételezések természetesen a vizsgált populációk élőhelyének alapos ismeretén alapulnak, és e különbségek valószínűleg tényleg fontosak. Azonban nem érzem kellően alátámasztottnak azt, hogy csaknem kizárólag ezeknek a tényezőknek (ragadozó hiány, erős kompetíció) a hatásaként értelmezzük a kis tavi populációk összes sajátosságát. **Egy ilyen nagy ívű, sok problémára kiterjedő kutatásban érdemes lett volna tesztelni legalább a vizsgálható 3 alapfeltételezéseket, például hogy a kis tavi populációkban valóban kimutatható-e az intenzív intraspecifikus kompetíció, vagy hogy a nagy testméretnek mennyire jelentős a fitnessz előnye a két ivar esetében (nőstényeknél a peteszám mérésével történt erre kísérlet, de ez csak egy közvetett becslése a tényleges sikernek). Kérdésem, hogy vannak-e esetleg újabb, közvetlen bizonyítékok a feltételezett hatások működésére a vizsgált faj esetében?**

HG: Az intraspecifikus verseny kielezetségét az izolált kis tavi környezetben (i) a laborkörülmények között mért megnövekedett viselkedési aktivitás, beleértve az agressziót, (ii) a csoportban fejlődés *ad libitum* táplálékellátottság és szaporodási kényszerek hiánya mellett mért fejlődési költségei és a (iii) szociális viselkedést illető terepi és laboratóriumi megfigyeléseim (rajképzés a tengeri és nagy tavi populációkban vs. egyedi mozgás és agresszió az izolált kis tavi populációkban a szaporodási időszakon kívül is) támogatják. A természetben nem kvantifikáltam a kompetíciót, az élőhelyek ismeretében (az egyszerű felépítésű, szinte teljesen vizinövény vagy egyéb fizikai struktúráktól mentes izolált kis tavakban gyakorlatilag nyüzsögtek a pikók) és az előbb említett laborkísérletek eredményeinek és a megfigyeléseimnek fényében ez nem tűnt prioritásnak.

A rátermettség becslése halaknál természetes környezetben komoly logisztikai kihívás. Az általam használt peteszám és peteméret méréseken túl mind a túlélés, mind a realizált szaporodási siker mérését még a kis tavakban is csak óriási idő és energiabefektetéssel kísérhettem volna meg, a nagy tavi és tengeri élőhelytípusban pedig szinte lehetetlen lett volna. Mesterséges tavacszkákban vagy laborban végzett kísérleteken gondolkodtam, de azok nem reprodukáltak volna a természetes környezetet és csak egy-egy célzott, a vizsgálati környezetre jellemző hatásra adott válasz becslésében segítettek volna. Az

olyan feltételezések pikóknál, mint pl. a nagyobb hímek sikeresebbek a hím-hím versenyben vagy a nagyobb nőstények több petét raknak, többé-kevésbé evidenciának tekinthetők (pl. Rowland 1989; Heins et al. 2003, 2005; Sparkes et al. 2013). A zsákmány mérete által nem limitált ragadozóknak a zsákmány mérete és növekedési rátája ellen kifejtett szelekciója szintén régóta ismert (pl. Abrams & Rowe 1996, Blanckenhorn 2000; Biro et al. 2004, 2006). Ezeknek a tényeknek a mérlegelése után az elérhető forrásokat inkább a kvantitatív genetikai kísérletekbe fektettem, mert az elsődleges céljaim a független, ismétlődő habitat-függő evolúció bizonyítása és a genetikai háttér feltárása voltak.

A szelekciós erők bizonyítását célzó új eredmények még nem születtek, de egy széleskörű ökológiai felmérés az összes általam vizsgált populációban és laboratóriumi szelekciós kísérletek egyaránt elindultak vagy tervbe vannak véve.

Bíráló: Ennek a problémának a másik oldala az, hogy kevés nyoma van az értekezésben annak, hogy az eredmények értelmezése során alternatív magyarázatokat is megfontoltak volna. Egyedül a védekező morfológiai képletek kapcsán említik az ionkoncentráció lehetséges hatását, azonban más potenciálisan fontos élőhelyi különbségek nem kerülnek szóba. Ilyenek lehetnek például a **táplálkozási és a hőmérsékleti viszonyok**, amelyek jelentősen eltérhetnek a tengeri és kis tavi élőhelyek között és ezáltal hatással lehetnek az olyan jellegek változatosságára, mint a testméret, növekedési ráta vagy egyes viselkedési tulajdonságok. **Mi a jelölt véleménye arról, hogy például ez a két tényező hozzájárulhatott-e a tengeri és a kis tavi populációk közötti különbségek kialakulásához?**

HG: Elméletileg semmilyen környezeti változót nem zárhatok ki ami szisztematikusan különbözik a különböző habitat-típusba tartozó populációk között. Ez egy általános probléma olyan esetekben amikor a szelekciós erőket nehéz természetes körülmények között mérni. Ha viszont egy laboratóriumi kísérletben számszerűsítjük pl. egy ragadozó faj szelekcióját bizonyos tulajdonságokra, egyáltalán nem biztos, hogy a természetben is hatnak, vagy ugyanúgy hatnak a ragadozók által támasztott szelekciós erők. Szigorúan véve még a közvetlenül szelekció alatt álló tulajdonságokat is nehéz azonosítani a gyakran erős és komplex genetikai korrelációk miatt.

A konkrét kérdésre válaszolva a táplálékinálat szerintem inkább limitáló és kevésbé prediktálható a kicsi, zárt és egyetlen halfajt eltartó tavakban ahol a kilencütkés pikó denzitás extrém változatosságot mutat évek között (saját megfigyelés), mint a nagy, nyitott és komplex halközösséggel bíró élőhelyeken. Ez alapján fokozott raktározást, lassú növekedést és gyors ivaréretést várhatnánk az izolált kis tavakban. A tapasztalat viszont az ellenkezőjét mutatja, és véleményem szerint ez is azt az interpretációt erősíti, hogy a minél nagyobb testméret elérése a kulcs a rátermetség növeléséhez ezeken a speciális élőhelyeken.

A hőmérséklet mint szelekciós tényező azért nem valószínű, mert a 'normál' fenotípus (kicsi, ragadozó elleni csontos képletekkel ellátott, kockázatkerülő) az egész Holarktiszból elterjedt és így a lehető legváltozatosabb hőmérsékleti viszonyok között megtalálható. Az a feltételezés, hogy az általam vizsgált izolált kis tavak egy sehol máshol nem található hőmérséklet-profillal rendelkeznek, és ez eredményezi a kis tavi fenotípust valószínűtlen. Különösen, ha belegondolunk, hogy egy kompetitor vagy ragadozó halfaj jelenléte megszünteti a hatást.

Bíráló: A másik megjegyzésem a kis tavi tulajdonságok kialakulásának értelmezésére vonatkozik. Az értekezésben több helyen és kontextusban is utalás van arra, hogy a kis tavi populációk egymástól függetlenül jöttek létre, ezért a kis tavi fenotípus egymástól függetlenül alakult ki ezekben a populációkban (pl. 23. oldal utolsó, 55. oldal második és harmadik, 61. oldal utolsó, 87. oldal utolsó, 91. oldal harmadik, 96. oldal utolsó, 97. oldal első, és 98. oldal második bekezdése). Ezt azután érvként használják a kimutatott különbségek és a mögöttük meghúzódó mechanizmusok robusztusságának demonstrálására (hiszen a kis tavi populációkban zajló evolúció "több ismétlésben" is ugyanazt eredményezte). Azonban nem nyilvánvaló számomra, hogy ezt a feltételezést mire alapozzák. **Elképzelhető például, hogy a kis tavi fenotípus már korán, az élőhelytípus meghódításának kezdetén kialakult, majd sikeressége révén elterjedt a hasonló élőhelyeken.** A 4.1.1 fejezetben bemutatott erős populációk közötti genetikai differenciálódás nem feltétlenül mond ennek ellent, hiszen az később (a kis tavi fenotípus kialakulását követő kolonizációk után) is kialakulhatott. A 3. ábrán mutatott térkép alapján több vizsgált kis tavi populáció is viszonylag közel helyezkedik el egymáshoz, ami szintén felveti a közös forráspopulációból (vagy egymásból) történő kolonizáció lehetőségét. **Kérdésem, hogy milyen eredményekre alapozzák a kis tavi populációk és fenotípus többszörös független kialakulását?**

HG: Ez egy érdekes alternatíva. Az élőhelytípus kialakulása szigorúan véve kb. 8000 éve történhetett (Eronen et al. 2001). Egy ekkor bekövetkezett adaptációt követő elterjedés esetén a kis tavi populációk monofiletikusságát tételezhetnénk fel, amit a genetikai adatok nem támasztanak alá (Shikano et al. 2010; Teacher et al. 2011; DeFaveri et al. 2012; Bruneaux et al. 2013; egy kb. 3 millió SNP-n [*single nucleotide polymorphism*] alapuló még publikáció előtt álló munka). Sőt, a részletesebb analízisek a vízgyűjtő területek alapján együttesen különítik el a populációkat habitat-típustól függetlenül (Teacher et al. 2011; Bruneaux et al. 2013; egy kb. 3 millió SNP-n alapuló még publikáció előtt álló munka). Talán a legszemléletesebb példa az orosz kis tavak pikóié, melyek genetikailag szinte semmiben nem különböznek a fehér-tengeri fajtársaiktól (Shikano et al. 2010), ellenben a várt fenotípust mutatják. Az Orosz Tudományos Akadémia helyi kutatóállomásán dolgozó halbiológusok szerint az orosz kis tavak izolációja maximum 100 évben mérhető, az egyik esetben még kb. 50 éve is volt egy valószínűleg oda-vissza úszható patak a tó és a tenger között.

Ha az élőhelytípus kialakulását tágabban értelmezzük, akkor izolált kis tavak valószínűleg a faj megjelenésekor már rendelkezésre álltak. Viszont ha a 'normál' és kis tavi formák ilyen távlatban izoláltak lennének, akkor már bekövetkezett volna a fajképződés, aminek jelenleg csak az első lépései elképzelhetőek (választási tesztek nem végeztem, de a kis tavi × tengeri hibridek között magasabb arányú a rendellenes fejlődés, különösképpen a második generációban), illetve genetikailag is habitat-alapon elkülönülő kládokat találnánk, amire nincs bizonyíték.

Mindezekről eltekintve is nehezen képzelhető el, hogy az izolált kis tavakhoz extrém módon adaptálódott forma sikeresen terjed és talál új élőhelyeket. Egyrészt a diszperziót más habitatokon (főleg folyók), ökológiai és etológiai barrieréken keresztül kellene sikerre vinni, illetve egy izolált kis tóba bejutni sem egyszerű a konkrétan meglévő fizikai barrierék miatt.

Végezetül kiemelném, hogy a többszörös, független evolúciót nem csak az adott régió belüli, egymáshoz közeli tavak, hanem a területek közötti (Amsele-régió, Svédország; Kuusamo régió, Finnország; Chupa régió, Oroszország) kontextusban is értettem.

Bíráló: Néhány további kisebb észrevétel és kérdés a vizsgálatokkal kapcsolatban:

- 3.5.2. fejezet, módszerek (15. oldal): **Mi a jelentősége annak, hogy a halak tömegét vízben mérték?**

HG: Tisztán módszertani kérdés. Egyszerűbb és tisztább megoldás a halakat vízzel együtt lemérni, majd kivenni, a mérőedénybe lecsepegtetni és az edényt és vizet a hal nélkül újra lemérni (a különbség a hal tömege) mint a halat szárazon mérni. A módszerrel mért tömeg mérési hibája elhanyagolható.

- 4.1.2. fejezet, morfológiai különbségek (24. oldal): Egyes mintázatok szöveges leírása olyan különbségeket sugall, amik az ábrákról nem egyértelműek, például: a védekező képletek (tüsképajzs főkomponens) tekintetében **a szöveg szerint "A nagy tavak pikói a tengeri fenotípushoz álltak közel." Ezzel szemben a 7B ábra alapján úgy tűnik, hogy mind a tengeri, mind a kis tavi populációktól különböznek**, habár a kis tavi populációk nagy változatossága miatt ezek némelyikétől jobban különböznek mint a tengeriektől, viszont más kis taviakhoz meg jobban hasonlítanak.

HG: Bírálónak igaza van. Az ábrán bemutatott főkomponens a védekezésben ténylegesen részt vevő struktúrák (mell-öv és hasi tüske) mellett tartalmaz a kilenctüskés pikónál már funkcióját veszített de pl. a háromtüskés pikónál fontos képleteket is (oldalpajzsok, háti tüskék). Ha az analízist a mell-övre és hasi tüskére külön végezzük, akkor már jól látszik, hogy a védekezésben fontos képleteknél a tengeri és nagy tavi populációk sokkal közelebb vannak egymáshoz mint a kis taviakhoz (GLMM; mell-öv:  $F_{2,16} = 4,08$ ,  $P = 0,037$ ; tenger [korrigált átlag, 95% konfidencia-intervallum]: 0,17, 0,136-0,204; nagy tó: 0,16, 0,123-0,191; izolált kis tó: 0,117, 0,092-0,142; hasi tüske:  $F_{2,16} = 12,15$ ,  $P < 0,001$ ; tenger: 0,11, 0,086-0,135; nagy tó: 0,094, 0,069-0,118; izolált kis tó: 0,045, 0,027-0,063).

- 4.1.3.1 fejezet, testméret, növekedés, ivarérettség időzítése (28. oldal): A természetes populációk testméretére vonatkozó eredmények alapján arra következtetnek, hogy az eredmények támogatják az un. Sziget-szabályt, mivel a kis tavakban a pikók nagyobbra nőttek, különösen ha nem volt mellettük kompetítor halfaj (háromtüskés pikó). Ahogy fentebb már írtam, ezek a vizek számos más tulajdonságukban is különbözhetnek, pl. **lehet, hogy a két faj (kilenctüskés + háromtüskés pikók) együtt csak a nagyobb, vagy mélyebb, vagy hidegebb stb. "izolált kis tavakban" fordulnak elő. Nem lett volna lehetséges, hogy valamilyen többváltozós statisztikai elemzéssel közvetlenül is teszteljék, hogy a ragadozó / kompetítor prezencia mellett más környezeti változóknak van-e hatása a testméretre?**

HG: Egy megbízható sokváltozós analízishez sokkal több populáció bevonására lett volna szükség, viszont dacára az évről-évre megismételt erőfeszítéseknek, nem sikerült több kilenctüskés pikók által benépesített izolált kis tavat találnom. Ráadásul feltehető, hogy bizonyos abiotikus és biotikus jellemzők (élőhely mérete, zártsága és a halközösség összetétele) korrelációt mutatnának ami tovább erősítené az alacsony mintaszámból adódó problémát. Végezetül egy ilyen analízis mindenképpen korrelatív lenne, azaz nem bírna bizonyító erővel.

Az általam ismert kis tavi élőhelyek alapján a fenti példa, azaz, hogy a kis tavakon belül valamilyen egyszerű fizikai paraméter határozza meg a háromtüskés pikó előfordulását

valószínűtlen. Csak az evolúciós értelemben nem régen izolálódott orosz tavaknál volt példa e két faj által alkotott közösségre. A háromtüskés pikóra nem jellemző, hogy hosszú távon képes egyetlen halfajként fennmaradni izolált élőhelyeken, a kilenctüskés pikóra viszont igen (Banarescu and Paepke 2001).

- **11 ábra, (29. oldal), életkor-függő testméret-változatosság: Nem világos hogyan szerepel az ábrán az életkor, pl. az 1,2,3, stb. számok jelzik ezt az x tengelyen hónapban, vagy évben?**

HG: Elfelejtettem megadni az X tengely skáláját, elnézést kérek az olvasótól. A skála években értendő.

- **32. oldal, predátorok méret limitáltsága a kilenctüskés versus háromtüskés pikónál: Egy vizsgálat szerint a háromtüskés fajnál a ragadozók jelenléte nagy testméretet eredményez, ellentétben a kilenctüskéséknél talált eredményekkel. A jelölt által javasolt magyarázat a különbségre a két pikófaj ragadozóinak eltérő méret-limitáltsága. Tudna adni a jelölt konkrétabb információt a két pikófaj ragadozóinak tulajdonságairól, ami alátámasztja ezt az elképzelést?**

HG: Nem annyira a ragadozók, mint inkább a pikófajok különbsége a magyarázat a ragadozók méret-limitáltságában lévő eltérésekre. Noha a kilenctüskés pikó tüskéinek van védelmi szerepe, ez gyenge védelem a háromtüskés pikó védelméhez hasonlítva (Hoogland et al. 1957). Ennek oka, hogy a háromtüskés pikó háti és hasi tüskéi, illetve a köztük levő oldalpajzsok egy rögzíthető funkcionális védelmi egységet alkotnak (Reimchen 1983). Ez egy igen hatékony rendszer, ami akkora ragadozók ellen is működik amelyek számára a kilenctüskés pikó tüskéinek már nincs jelentősége. Ezért aztán a vizsgálatban szereplő élőhelyen a háromtüskés pikóval együttélő ragadozó pisztrángokkal szemben reális, hogy a pikó elérhet egy biztonságos méretet. Ezzel szemben a kilenctüskés pikó tüskéi kisebb/fiatalabb ragadozók ellen lehetnek csak hatásosak és így számára a méretben keresni a biztonságot a ragadozók ellen még a sügerek tekintetében is irreális, nem beszélve a pisztrángokról, csukákról, tavi szajblingról, stb.

- **33. oldal: A szerzők szerint a késleltetett ivarézés "... csak extrém körülmények között valósulhat meg, a ragadozóktól független mortalitásnak alacsonynak kell lennie, a ragadozóktól függő mortalitásnak viszont szinte a nullához kell tartania". - Habár a modell keretein belül (és a vizsgált faj esetében) ez így lehet, más lehetőség is elképzelhető: pl. a késleltetett ivarézés kifizetődő, ha (1) a párszerzés predációs költsége nagy (pl. feltűnő udvarlás miatt), viszont (2) a fiatal egyedek párszerzési esélye valami miatt alacsony (pl. a nőstények preferenciája miatt). Lehet-e ennek az elképzelésnek relevanciája a pikók esetében?**

HG: Az idézett mondat kimondottan a kilenctüskés pikóra vonatkozik. Egyetértek azzal kapcsolatban, hogy más rendszerekben más mechanizmusok is vezethetnek késleltetett ivarézéshez. Az általam vizsgált fajnál a ragadozó halfajok hiányában alakult ki késleltetett ivarézés, tehát a párszerzésnek nem valószínű az extra predációs költsége.

Ugyanakkor elméletileg működhet ilyen rendszer. A háromtüskés pikónál megfigyeltek kor- és méretfüggő szaporodási sikert hímeknél, ahol már az első telelés után ivarérettek a hímek, de a nagyobb, öregebb példányok kizárják őket a szaporodásból (laboratóriumi körülmények között; Dufresne et al. 1990). A szaporodási viselkedésnek (fészeképítés, násztánc, territorialitás, stb), pedig könnyen elképzelhető a predációs költsége.

- 4.2.1.4 viselkedés (71-72. oldalak): A jelölt és munkatársai szerint "... mivel a kis tavakban az élettartam majdnem kétszerese a többi habitat-típusban megfigyeltnek ... Ezért érthető, hogy a minél nagyobb testméret elérésére törekvő kis tavi pikók nagyobb kockázatot vállaltak táplálékhiány esetén ...". **Nem világos, hogy a jó túlélési esély miért eredményez kockázatvállalás növekedést. Az összefüggést úgy is lehet nézni, hogy mivel a nagy méret mindegyik élőhelyen fontos a fekunditáshoz, ezért ott éri meg az egyednek többet kockáztatni érte a korai életszakaszban, ahol kisebb az esélye a hosszú életnek (és fejlődésnek).** Egy alternatív (nem a jövőbeni fekunditással összefüggő) magyarázat a kis tavi pikók nagyobb kockázatvállalására pl. az **lehet, hogy a nagyobb testméret aktuális fiziológiai fenntartási költsége miatt kell gyakrabban táplálkozniuk.** Mit gondol erről a jelölt?

HG. A jó túlélési esély a fekunditás méretfüggésével együtt eredményezheti az erősen testméret-függő rátermettséget, ami a maximális növekedési potenciál kihasználása irányában szelektál. Egy intenzíven és sokáig növekvő, ivaréret is kitoló, energiát csak minimálisan raktározó stratégiánál számomra logikus a megnövekedett kockázatvállalás táplálék-szegény környezetben. Különösen, ha a stratégia kialakulásában fontos szerepet kap az egyébként is alacsony predációs kockázat.

Magas predációs nyomásnál, ha a ragadozók a préda teljes testméret tartományát tudják kezelni és ezért nincs biztonságos testméret, szerintem a szaporodáshoz szükséges minimális testméret elérése, és a legalább egy sikeres szaporodási esemény a kulcs a rátermettség növeléséhez. Magas predációs nyomásnál a kockázatvállalás növelése és az ivaréret kitolása ellen is erős szelekció hat.

A nagyobb testméretből fakadó fenntartási költséggel teljesen egyetértek, szerintem a két elképzelés nem kizárólagos, hanem együtt hat. A kis tavi pikók számára a méret-függő rátermettségükből adódóan megéri vállalni az intenzív és hosszú növekedés illetve a nagy méret fenntartásának költségeit. Az így kialakult nagy energiaigény minimális raktározás mellett vezethet megnövekedett kockázatvállaláshoz táplálék-szegény környezetben.

2015. október 20.



Herczeg Gábor

## Irodalom

- Abrams PA, Rowe L 1996. The effects of predation on the age and size of maturity of prey. *Evolution* 50:1052–1061
- Banarescu PM, Paepke H-J 2001. *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol 5/III. AULA-Verlag, Wiebelsheim.
- Biro PA, Abrahams MV, Post JR, Parkinson EA 2004. Predators select against high growth rates and risktaking behaviour in domestic trout populations. *Proc R Soc Lond B* 271:2233–2237
- Biro PA, Abrahams MV, Post JR, Parkinson EA 2006. Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *J Anim Ecol* 75:1165–1171
- Blanckenhorn WU 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? *Q Rev Biol* 75:385–407
- Bruneaux M, Johnston SE, Herczeg G, Merilä J, Primmer CR, Vasemägi A 2013. Molecular evolutionary and population genomic analysis of the nine-spined stickleback using a modified restriction site-associated DNA tag approach. *Mol Ecol* 22:565–582
- DeFaveri J, Shikano T, Ab Ghani NI, Merilä J 2012. Contrasting population structure in two sympatric fishes in the Baltic Sea basin. *Mar Biol* 159:1659–1672
- Dufresne F, FitzGerald GJ, Lachance S 1990. Age and size-related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behav Ecol* 1: 140–147
- Eronen M, Gluckert G, Hatakka L, van der Plassche O, van der Plicht J, Rantala P 2001. Rates of Holocene isostatic uplift and relative sea-level lowering of the Baltic in SW Finland based on studies of isolation contacts. *Boreas* 30:17–30
- Heins DC, Johnson JM, Baker JA 2003. Reproductive ecology of the nine-spined stickleback from south-central Alaska. *J Fish Biol* 63:1131–1143
- Heins DC, Baker JA, De Silva G, Birden EL 2005. Clutch characteristics of two populations of nine-spined stickleback from south-central Alaska. *J Fish Biol* 67:873–878
- Hoogland R, Morris D, Tinbergen N 1957. The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defence against predators (*Perca* and *Esox*). *Behaviour* 10:205–236
- Reimchen TE 1983. Structural relationships between spines and lateral plates in threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Evolution* 37:931–946
- Rowland WJ 1989. The effects of body size, aggression and nuptial coloration on competition for territories in male threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Anim Behav* 37:282–289
- Shikano T, Shimada Y, Herczeg G, Merilä J 2010. History vs. habitat type: explaining the genetic structure of European nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations. *Mol Ecol* 19:1147–1161
- Sparkes TC, Rush V, Kopp DA, Foster SA 2013. Reproductive success in a natural population of male three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: effects of nuptial colour, parasites and body size. *J Fish Biol* 82:1720–1727
- Teacher AGF, Shikano T, Karjalainen ME, Merilä J 2011. Phylogeography and genetic structuring of European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*)—mitochondrial DNA evidence. *PLoS ONE* 6(5): e19476