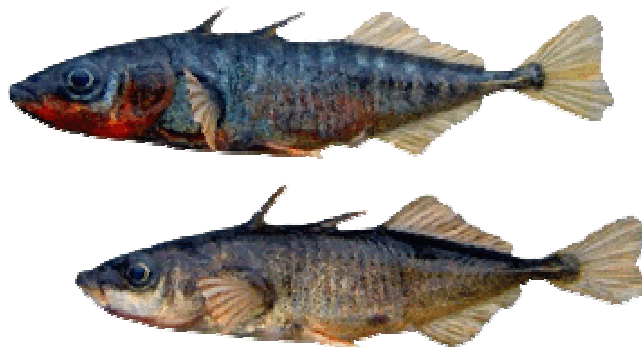


## Неразгаданные колюшки

Трудно представить себе более доступных для наблюдения и в то же время более сложных для изучения рыбок. Еще в детстве я мог видеть их в ближайшем ручье, озере, а то и в придорожной канаве, и держал просто в банке с водой. Позже, при попытках содержать «Сахалинский аквариум», узнал, что они плохо уживаются с другими видами, ведут себя ужасно в приличном обществе, и лучше с ними не связываться.

На первый взгляд, все колюшки делятся на 3-х и 9-иглые, хотя специалисты в семействе Gasterosteidae выделяют 5 родов, 3 из которых монотипичны, а в двух оставшихся от 8 до 12 (или больше) разных видов. Колюшковые рыбы широко распространены как в морских, так и в континентальных водоемах бассейнов Атлантического, Тихого и Северного Ледовитого океанов, т. е. циркумполярно.



Литература о колюшках поистине колоссальна, привожу только часть ее. В библиографии колюшек немало статей японских авторов, что позволяет судить по ним о нашей ихтиофауне. Часть работ посвящена изучению нерестового поведения, которое действительно очень интересно и необычно. Трехиглая колюшка была любимым экспериментальным объектом известного нидерландского этолога Нико Тинбергена (1907-1988).



Вот, например, классические описания Брема (1866) и Сабанеева (1892):

«...Самец с большой заботливостью выбирает тонкие корешки и корневые мочки водных растений, тщательно сортирует их и укладывает по одному волокну, иногда разбирает уже прилаженное и снова накладывает. Часа через 4 упорной работы остов гнезда готов; остается внутренняя отделка, что требует еще большей осмотрительности, терпения и сноровки. Форма гнезда обыкновенно продолговато-круглая, величина

приблизительно с кулак; с боков имеются вход и выход. Выстроив гнездо, самец привлекает различными способами самку, приглашая ее войти в гнездо и отложить икру; иногда он просто толчками заставляет ее войти». (А. Э. Брем, 1992. Жизнь животных. т. 3. с. 114-115).

«...Самка влезает в переднее отверстие, кладет туда несколько десятков яиц и через 2-3 минуты выходит в противоположную дыру. В это время самец находится в заметном волнении, и едва самка окончит кладку, как он входит в гнездо и обливает икринки молоками. Но гнездо это служит, однако, не для одной самки: в скором времени самец отправляется на поиски другой, пока все гнездо не наполнится яичками». (Л. П. Сабанеев, 1996. Жизнь и ловля пресноводных рыб. т. 1. с. 218-223).

«...После этого самец бдительно охраняет гнездо, яростно набрасывается на всех приближающихся к нему, ремонтирует его, очищает и аэрирует икру, обмахивая ее своими грудными плавниками, создавая приток свежей воды. Развитие икры продолжается от 8 дней до двух недель в зависимости от температуры воды. Когда появятся мальки, самец разбирает крышу гнезда, превращая его в подобие колыбели. Иногда он продолжает заботиться о мальках еще с месяц после того, как они выведутся, охраняет их и не дает им расходиться от гнезда, пока они не подрастут». («Жизнь животных. Рыбы». 1971. т. 4. с. 412-415).



Впечатляет брачный наряд и самцов, и самок. Во время нереста у самца глаза становятся ярко-синими, низ головы и брюхо красные, у зрелых самок брюшко раздувается от икры и становится белее, на спине появляются темные поперечные ромбические пятна, бока медно-желтые. Причем брачный наряд у самок появляется за несколько секунд до того момента, как она заходит в гнездо самца. Видимо это позволяет самцу отличить самку, совершенно готовую к нересту и не отвлекаться на

других. После икрометания самки теряют этот наряд, а вот мертвые самцы так и валяются с немислимо лазоревыми глазами.

Непрерывный уход самца за икрой и молодью обеспечивает почти 100%-ную выживаемость у корюшковых рыб, что намного превышает аналогичный показатель у рыб, не имеющих заботы о потомстве.

Эти рыбы обладают рядом особенностей, делающих их достойными внимания не только этологов, но и физиологов, экологов, генетиков, зоогеографов и эволюционистов. Систематика колюшек традиционно является трудной, в комплексе видов выражен полиморфизм по многим признакам. Различные формы в одних местах ведут себя как отдельные виды, в других свободно скрещиваются и ведут себя как внутривидовые группировки.

Л. С. Берг (1948) приводит мнение одного из старых ихтиологов:

«Бертен (Bertin L. 1925. Ann. Inst. Ocean. II № 1) признает все (свыше сорока) описанные виды рода *Gasterosteus* за один, различая в нем 15 форм (“formes”), собственно - морф, не приуроченных к географическим районам:

- 1) по степени вооружения боков пластинками: пластинки покрывают тело сплошь и идут до хвостового плавника (*trachura*), пластинок мало, только спереди и на хвосте (*semiarmata*), тоже, но хвост голый (*gymnura*), пластинок совсем нет (*hologymna*);
- 2) по количеству колючек в D: с 3 (*teraculaeta*), 4 (*tetracantha*), 2 (*biarmata*);
- 3) по длине колючек в D: с короткими колючками (*brachicentra*), с длинными (*dolichocentra*).
- 4) по длине колючек в V: с короткими колючками (*brachipoda*), с длинными (*dolichopoda*).
- 5) по зазубренности колючек: гладкие (*leiocentra*) и зазубренные (*trachicentra*).
- 6) по форме тела: высокие (*brevis*) и удлинённые (*gracilis*)».

Современные специалисты выделяют 8 фенотипов (форм) колюшек, согласно таблице, из Бугаев и др. (2006):

Таблица 178. Параллелизм по числу и расположению боковых пластин между родами *Gasterosteus* и *Pungitius* (по: Зюганов, 1983а, 1991)

Пластины на теле	Киль	Род <i>Gasterosteus</i>	Род <i>Pungitius</i>
Много (1)	Есть (а)	<i>Trachurus</i> с килем	<i>P. sinensis</i>
Много (1)	Нет (b)	<i>Trachurus</i> без кля	<i>P. plagiaster</i>
Средне (2)	Есть (а)	<i>Semiarmatus</i> с килем	<i>P. sinensis</i> × <i>P. pungitius</i> (гибрид)
Средне (2)	Нет (b)	<i>Semiarmatus</i> без кля	<i>P. platygaster aralensis</i>
Мало (3)	Есть (а)	<i>Leiurus</i> с килем	<i>P. pungitius</i>
Мало (3)	Нет (b)	<i>Leiurus</i> без кля	<i>P. platygaster aralensis</i>
Нет (4)	Есть (а)	Не найден	<i>P. tumensis</i>
Нет (4)	Нет (b)	<i>Hologimna</i> <i>G. aculeatus williamsoni</i>	<i>P. laevis</i>

По числу латеральных пластин различают обычно три морфы трехиглой колюшки: *trachurus* (непрерывный ряд из 20-30 пластин покрывает все тело, сливаясь с хвостовым килем); *semiarmatus* (10-20 пластин расположены в передней части тела, между ними и килем всегда имеется разрыв); *leiurus* (тело голое, только в его передней части имеется 3-8 пластин). Интересен процесс развития боковых пластин, оно начинается, когда рыбы достигают длины тела 15 мм и заканчивается при длине 35-40 мм. У трехиглой колюшки почти одновременно закладываются пластинки в передней части тела и в задней. Два ряда пластин нарастают в обоих направлениях и при длине рыб 40 мм пластины на теле и киле соединяются. Таким образом, морфа *trachurus* у трехиглой колюшки в индивидуальном

развитии проходит последовательно стадии *hologimna*, *leiurus* и *semiarmatus* (Зюганов, 1991). Существование двух центров формирования пластин у костистых рыб – это уникальный случай среди костистых рыб. А вот у девятиглай колюшки закладка пластин начинается с хвостового стебля и продолжается по направлению к голове.

Кстати, Валерий Валерьевич Зюганов к нам приезжал еще до публикации своей монографии о колюшкообразных и до выдвижения «скандально» знаменитой гипотезы «паразит-благодетель, который продлевает жизнь хозяина». Мы тогда отнеслись с позорным пренебрежением к каким-то там колюшкам (как же – мы крутые «лососятники»!) и мало участвовали в его работе – отвезли на озеро Длинное, потом забрали, и все. Конечно, я теперь немного жалею, что даже не пообщались как следует. Да и колюшки, оказываются, хороши не только для вытапливания жира. На острове Котлин напротив мареографа Кронштадского футштока установлен памятник блокадной колюшке, в годы Ленинградской блокады спасшей от голодной смерти тысячи жителей. Я бы тоже попробовал бульон из колюшек, говорят, похоже на куриный.



Богуцкая и Насека (2004) примерно одинаково пишут о *Gasterosteus aculeatus* и *Pungitius pungitius* – это сложные полиморфные виды, следует ожидать разделения их на ряд отдельных видов как в Европе, так и в Азии.

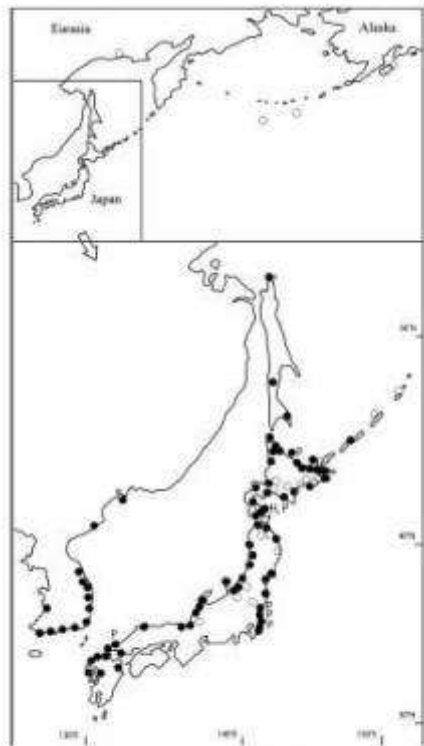


Fig. 5 Map showing the distribution of *Gasterosteus nipponicus* sp. nov. (closed circles) and *G. aculeatus aculeatus* (open circles) modified from the figure shown by Sakai et al. (2015), adding localities listed in the synonym list of the present study. Localities of the holotype and paratypes of *G. nipponicus* sp. nov. are indicated by letters "H" and "P", respectively.

Теперь можно считать окончательно решенным вопрос о наличии в наших водах япономорской колюшки *G. nipponicus* Higuchi, Sakai et Goto, 2014. Но к этому долго шли, начиная с работ Ikeda (1933), затем Kawanata (1980), Mori (1990), Higuchi, Goto (1996), Шедько (2001) и, наконец, Higuchi et al. (2014). В последней работе, а также в Pietch et al., 2012 указывается для Сахалина наличие *G. aculeatus* только на северо-западном побережье, а *G. nipponicus* – в других районах острова. Но по-настоящему никто еще не изучал ситуацию на острове более детально.

Я, когда бывал в Поронайском заповеднике, наблюдал мощные подходы трехиглой колюшки, ее нерест в озерах и потом завалы мертвых рыбок у берегов (кстати, прослеживается экологический параллелизм с лососевыми – те тоже погибают после нереста, обеспечивая развитие кормовых объектов на трупах родителей для лучшего выживания потомства). Но как-то не приходило в голову, что эта обыкновенная рыба является малоизученной на территории острова.

Итак, полиморфный вид трехиглая колюшка разделялся разными исследователями вплоть до 50 видов и подвидов, но на Дальнем Востоке пока

безусловно доказано всего два вида.

Даже уникальная реликтовая чукотская форма имеет то же название - *Gasterosteus aculeatus*. О ней стоит рассказать особо, она представлена единственной эндемичной популяцией и обнаружена только в лужах Мечигменских термальных источников в верховьях реки Гильмимливеем, впадающей в Мечигменский залив недалеко от Берингова пролива. Около сотни маленьких рыбок обитает в совершенно немислимых условиях – в мелких теплых лужах (от 25 до 45 градусов С), в воде с высокой минерализацией и запахом сероводорода, т. е. за пределами физиологических возможностей для любых других рыб (Черешнев, 1996, 2008).



Отличия япономорской колюшки описаны примерно так: пластины полностью покрывают бока тела (trachurus), резко уменьшаются в размере выше ануса; боковые пластины выше ануса имеют высоту 60% от самой высокой пластины, т. е. киль имеет немного другую форму в отличие от *G. aculeatus*; киль перепончатый.

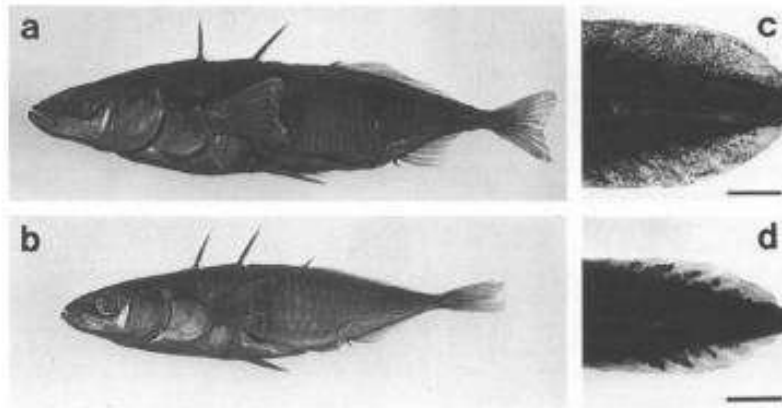


Fig. 7. Typical threespine sticklebacks of the Pacific Ocean and Japan Sea groups in the Birwase River: a – female of the Pacific Ocean group (SL, 84.2 mm), b – female of the Japan Sea group (SL, 69.4 mm), c – caudal keel of female in the Pacific Ocean group, d – caudal keel of female in the Japan Sea group; horizontal lines indicate 2.0 mm.

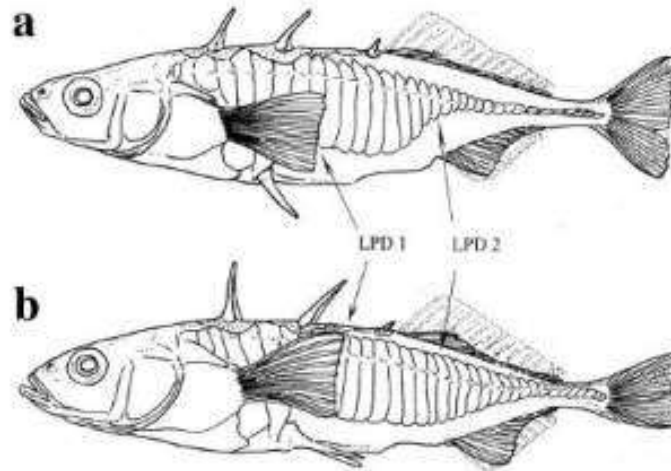


Fig. 1. Line drawings of *Gasterosteus nipponicus*, paratype, LBM 1210054324, 65.5 mm SL, female, Fukawa River, Nagato, Yamaguchi, Japan, 19 March 2007 (a), and *G. aculeatus aculeatus*, HUMZ 20790, 74.8 mm SL, female, Kodiak Island, Alaska, USA, 1965 (b). Dorsal and anal fins illustrated by dotted lines indicate the situation when fanned out. LPD1 and LPD2 indicate the deepest lateral plate and the lateral plate above the anus, respectively (see text)

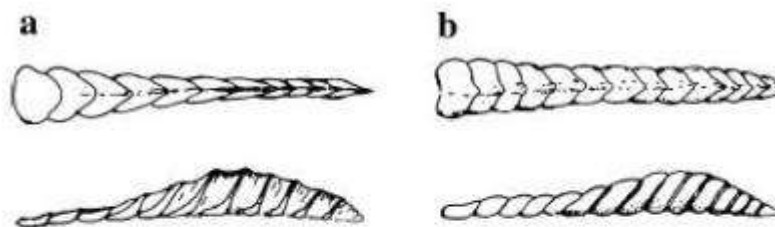


Fig. 2. Line drawings of caudal keels from lateral view (top) and upper view (bottom) of *Gasterosteus nipponicus*, paratype, LBM 1210054324, 65.5 mm SL, female, Fukawa River, Nagato, Yamaguchi, Japan, 19 March 2007 (a), and of *G. a. aculeatus*, HUMZ 20790, 74.8 mm SL, female, Kodiak Island, Alaska, USA, 1965 (b)

Ну вот, теперь жду с нетерпением весны, чтобы половить колюшек.



Литература:

Бугаев В. Ф. Рыбы бассейна реки Камчатка (численность, промысел, проблемы). Петропавловск-Камчатский. 2007. 192 с.

Бугаев В. Ф., Вронский Б. Б., Заварина Л. О., Зорбиди Ж. Х., Остроумов А. Г., Тиллер И. В. 2006. Рыбы реки Камчатка (численность, промысел, проблемы) Петропавловск-Камчатский: «Камчатпресс». 494 с.

Бугаев В. Ф., Токранов А. М. Некоторые вопросы биологии проходной трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* из нижнего течения р. Камчатка

Зюганов В. В. 1983. К анализу параллельной изменчивости на примере колюшковых рыб родов *Gasterostius* и *Pungitius* // Журн. Общей Биологии, 64, с. 718—728

Зюганов В. В. 1991. Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны (Фауна СССР. Рыбы. Т.5, вып. 1). Л.: Наука. 261 с.

Максименков В. В., Токранов А. М., Бугаев В. Ф. 1998. Питание проходной формы трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linne) (*Gasterosteidae*) на Камчатке // Исслед. биол. и динамики числ. промысл. рыб камч. шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. Вып. IV. с.140-145

Черешнев И. А. 1996. Биологическое разнообразие пресноводной ихтиофауны Северо-Востока России. Владивосток: Дальнаука. 197 с.

Черешнев И. А. 2008. Трехиглая колюшка (реликтовая чукотская форма) // Красная книга Чукотского автономного округа. Т. 1. Животные. Магадан. Изд. дом «Дикий Север». С. 64-65

- Amaoka K., Haruta C. 1972. Threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus aculeatus*, new record from Shimonoseki // Japan J. Ichthyol 19: 129–131
- Aoyama N. 2002. Itoyo, a fish making its nest. In: Yodoe K., Mori S., Adachi Y., Yamaguchi K. (eds). Our Lake Shinji. Ichibata Electric Railway, Matsue, pp 118-119
- Arai T., Goto A., Miyazaki N. 2003. Migratory history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Ichthyol Res 50: 90-93
- Arai T., Goto A., Miyazaki N. 2003b. Use of otolith microchemistry to estimate the migratory history of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // J Mar Biol Assoc UK 83: 223-230
- Assem J. van den. 1967. Territory in the three spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., an experimental study in intraspecific competition // Behavior suppl 16: 1-164
- Bakker T. C. M. 1986. Aggressiveness in sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.): a behaviour-genetic study // Behaviour 98: 1-144
- Bakker T. C. M., Sevenster P. 1988. Plate morphs of *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus (Pisces: Gasterosteidae): comments on terminology. Copeia 1988: 659-663
- Baumgartner J. V. 1986. The genetic of differentiation in a stream population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Heredity 57: 199-208
- Bell M. A. 1976. Evolution of phenotypic diversity in *Gasterosteus aculeatus* superspecies on the Pacific coast of North America // Syst. Zool. 25: 211-227
- Bell. M.A. 1977. A late Miocene marine threespine stickleback. *Gasterosteus aculeatus aculeatus*, and its zoogeographic and evolutionary significance // Copeia 1977: 277-282
- Bell M. A., Foster S. A. 1994. The evolutionary biology of the threespine stickleback. Oxford University Press, Oxford. 571 pp.
- Bentzen P., McPhail J. D. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): specialization for alternative trophic niches in the Enos Lake species pair // Can. J. Zool. 62: 2280-2286
- Blouw D. M., Hagen D. W. 1990. Breeding ecology and evidence of reproductive isolation of a widespread stickleback fish (*Gasterosteidae*) in Nova Scotia, Canada // Biol. J. Linn. Soc. 39: 195-217
- Boughman J. W. 2001. Divergent sexual selection enhances reproductive isolation in sticklebacks // Nature 411: 944-948
- Boughman J. W. 2007. Speciation in sticklebacks. In: Ostlund-Nilsson S., Mayer I., Huntingford F. A. (eds.), Biology of the Three-Spined Stickleback. CRC Press, Boca Raton, pp. 83–126
- Boughman J. W., Rundle H. D., Schluter D. 2005. Parallel evolution of sexual isolation in sticklebacks // Evolution 59: 361-373



- Cassidy L. M., Ravinet M., Mori S., Kitano J., 2013. Are Japanese freshwater populations of threespine stickleback derived from the Pacific Ocean lineage? // *Evol. Ecol. Res.* 15, 295–311
- Colosimo P. F., Hosemann K. E., Balabhadra S., Villarreal G., Dickson M., Grimwood J., Schmutz J., Myers R. M., Schluter D., Kingsley D. M., 2005. Widespread parallel evolution in sticklebacks by repeated fixation of ectodysplasin alleles // *Science* 307: 1928–1933
- Fitzgerald G. J. 1983. The reproductive ecology and behavior of three sympatric sticklebacks (*Gasterosteidae*) in a saltmarsh // *Biol. Behav.* 8: 67-79
- Foster S. A. 1994. Inference of evolutionary pattern: diversionary displays of three-spined Sticklebacks // *Behav. Ecol.* 5: 114-121
- Foster S. A. 1995. Understanding the evolution of behavior in threespine stickleback: the value of geographic variation // *Behaviour* 132: 1107-1129
- Gach M. H., Reimchen T. E. 1989. Mitochondrial DNA patterns among endemic stickleback from the Queen Charlotte Islands: a preliminary survey // *Can. J. Zool.* 67: 1324-1328
- Hagen D. W., Moodie G. E. E. 1982. Polymorphism for plate morphs in *Gasterosteus aculeatus* on the east coast of Canada and an hypothesis for their global distribution // *Can. J. Zool.* 60: 1032-1042
- Haglund T. R., Buth D. G., Lawson R. 1992. Allozyme variation and phylogenetic relationships of Asian, North American and European populations of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Copeia* 1992 // 432-443
- Guo B., Chain F. J., Bornberg-Bauer E., Leder E. H., Merila J. 2013. Genomic divergence between nine- and three-spined sticklebacks // *BMC Genom.* 14: 756
- Goto A., Mori S. (eds) 2003. Natural history of threespine sticklebacks. Hokkaido Univ Press, Sapporo
- Hagen D. W. 1967. Isolating mechanisms in the three-spine sticklebacks (*Gasterosteus*) // *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 24: 1637-1692
- Hagen D. W., McPhail J. D. 1970. The species problem within *Gasterosteus aculeatus* on the Pacific coast of North America // *J. Fish. Res. Board Can.* 27: 147–155
- Haglund T. R., Buth B. G., Lawson R. 1992. Allozyme variation and phylogenetic relationships of Asian, North American, and European populations of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Copeia* 1992: 432-443
- Hendry A. P., Bolnick D. I., Berner D., Peichel C. L. 2009. Along the speciation continuum in sticklebacks // *J. Fish Biol.* 75: 2000-2036
- Heuts M. J. 1947. Experimental studies on adaptive evolution in *Gasterosteus aculeatus* I. // *Evolution.* 1: 89-102
- Higuchi M., Goto A. 1996. Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan // *Environmental Biology of Fishes*, 47: 1-6

- Higuchi M., Goto A., Yamazaki F. 1996. Genetic structure of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Harutori, Japan, with reference to coexisting anadromous and freshwater forms // Ichth. Res. 349-358
- Higuchi M., Sakai H., Goto A. 2014. A new threespine stickleback, *Gasterosteus nipponicus* sp. nov. (Teleostei: Gasterosteidae), from the Japan Sea region // Ichthyol. Res. 61: 341-351
- Hirai K. 1989. *Gasterosteus aculeatus aculeatus*. In: Kawanabe H., Mizuno N. (eds) Freshwater fishes of Japan. Yama-kei Publishers, Tokyo, pp 433-437
- Honma Y., Tamura E. 1984. Anatomical and behavioral differences among threespine sticklebacks: the marine form, the landlocked form and their hybrids // Acta Zool. Stockholm 65: 79-87
- Honma Y., Chiba A., Tamura E. 1986. Fine structure of the sterile testis of hybrid threespine stickleback between the marine and the landlocked forms // Japan. J. Ichthyol. 33: 262-268
- Hosoya K. 2013. Gasterosteidae. In: Nakabo T (ed) Fishes of Japan, with pictorial keys to the species, 3rd edn. Tokai Univ Press, Kanagawa, pp 606-607
- Ikeda K. 1933. The distribution and the morphological variations of the sticklebacks in Japan. Zool. Mag., Tokyo 45: 141-173. (in Japanese)
- Ikeda K. 1934. Phenotypic variation with landlocking process in the three-spined stickleback. *Gasterosteus aculeatus* // Zool. Mag., Tokyo 46: 553-572 (in Japanese)
- Ikeda K. 1935. On the sticklebacks of the Kurile islands // Bull. Biogeographical Sot. Japan 5: 213-232. (in Japanese)
- Ikeda H. 1937. *Gasterosteus aculeatus aculeatus* collected from Kyushu District // Suisan-kenkyu-shi 32: 1-2
- Inoue N. 1983. Itoyo. In: Honma Y., Niigata Nippo Jigyosha (eds). Illustrated book of inland water animals in Niigata Prefecture. Niigata Nippo Jigyosha, Niigata, pp 48-49
- Ishikawa M., Mori S., Nagata Y. 2006. Intraspecific difference in patterns of courtship behaviors between the Pacific Ocean and Japan Sea forms of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // J Fish Biol 69:938-944
- Ishikawa M., Mori S. 2000. Mating success and male courtship behaviours in three populations of the three-spined stickleback // Behaviour 137: 1065-1080
- Iersel J. J. A. van. 1953. An analysis of the parental behaviour of the male three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // Behaviour Suppl. 3: 1-159
- Jamieson I. G., Colgan P. W. 1989. Eggs in the nests of males and their effects on mate choice in the three-spined stickleback // Anim. Behav. 38: 859-865
- Katayama S., Hino Y., Iizuka K. 2000. Life history style of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.), in Lake Ogawara, Japan // Bull Japan Soc Fish Oceanogr 64: 209-214
- Kawahara R., Miya M., Mabuchi K., Near T. J., Nishida M. 2009. Stickleback phylogenies

- resolved: evidence from mitochondrial genomes and 11 nuclear genes // *Mol. Phylogenet. Evol.* 50: 401-404
- Kawamata K. 1980. The variability of the Japanese threespined sticklebacks: a trial of grasping their evolutionary life history // *Japan. J. Michurin Biol.* 16: 70-76. (in Japanese)
- Kitano J., Ishikawa A., Kume M., Mori S. 2012. Physiological and genetic basis for variation in migratory behavior in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // *Ichthyol Res* 59: 293-303
- Kitano J., Mori S., Peichel C. L. 2007a. Phenotypic divergence and reproductive isolation between sympatric forms of Japanese threespine sticklebacks // *Biol. J. Linn. Soc.* 91: 671-685
- Kitano J., Mori S., Peichel C. L. 2007b. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // *Copeia* 2007: 336-349
- Kitano J., Mori S., Peichel C. L. 2008. Divergence of male courtship displays between sympatric forms of anadromous threespine stickleback // *Behaviour* 145: 443-461
- Kitano J., Ross J. A., Mori S., Kume M., Jones F. C., Chan Y. F., Absher D. M., Grimwood J., Schmutz J., Myers R. M., Kingsley D. M., Peichel C. L. 2009. A role for a neo-sex chromosome in stickleback speciation // *Nature* 461: 1079-1083
- Kobayashi H. 1957. Some new information found in the sticklebacks of Hokkaido. *Bull. Fac. Sci. Hokkaido Gakugei Univ.* 8: 44-51. (in Japanese)
- Kume M. 2008. Japan Sea form of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, from the Isumi and Kuriyama Rivers in Chiba Prefecture: possibility of the southernmost population // *Biol Inland Water* 23: 21-26
- Kume M. 2011. Clutch and egg size of two migratory forms of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in eastern Hokkaido, Japan. *Zool Stud* 50: 309-314
- Kume M., Kitamura T., Takahashi H., Goto A. 2005. Distinct spawning migration patterns in sympatric Japan Sea and Pacific Ocean forms of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // *Ichthyol Res* 52:189-193
- Kume M., Kitano J., Mori S., Shibuya T. 2010. Ecological divergence and habitat isolation between two migratory forms of Japanese threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) // *J Evol Biol* 23:1436-1446
- Kume M., Mori S. 2009. Sea-run migratory behaviour in the Japan Sea form of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the tidal pool of eastern Hokkaido Island, Japan // *J Fish Biol* 75: 2845-2850
- Kynard B. E. 1978. Breeding behaviour of a lacustrine population of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.) // *Behaviour* 67: 178-206
- Mattern M. Y. 2007. Phylogeny, systematics, and taxonomy of sticklebacks. In: Ostlund-Nilsson S., Mayer I., Huntingford F. A. (eds) *Biology of the three-spined stickleback*. CRC Press, Boca Raton, pp 1-40

- McKinnon J. S., Rundle H. D. 2002. Speciation in nature: the three-spined stickleback model systems // Trends Ecol. Evol. 17: 480-488
- McLennan D. A., McPhail J. D. 1990. Experimental investigations of the evolutionary significance of sexually dimorphic nuptial colouration in *Gasterosteus aculeatus* (L.): the relationship between male colour and female behaviour // Can. J. Zool. 68: 482-492
- McPhail J. D. 1969. Predation and the evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). J Fish Res Bd Can 26: 3183-3208
- McPhail J. D. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia // Can. J. Zool. 62: 1402-1408
- McPhail J. D. 1994. Speciation and the evolution of reproductive isolation in the sticklebacks (*Gasterosteus*) of south-western British Columbia. In: The evolutionary biology of the three-spined stickleback (Bell M. A., Foster S. A., eds). Oxford University Press, Oxford, p. 399-437
- McPhail J. D., Hay D. E. 1983. Differences in male courtship in freshwater and anadromous sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Can. J. Zool. 61: 292-297
- Mori S. 1987. Divergence in reproductive ecology of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Japan J Ichthyol 54: 165-175
- Mori S. 1990. Two morphological types in the reproductive stock of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Harutori, Hokkaido Island. Env. Biol. Fish., 27: 21-31
- Nagel, L. & Schluter, D. (1998). Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. —Evolution 52: 209-218.
- Nakajima J., Onikura N. 2009. Records of Threespine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (Teleostei: Gasterosteidae) in Kyushu Island, Japan // Bull. Hoshizaki Green. 12: 285-288
- Ostlund-Nilsson S. 2007. Reproductive behaviour in the three-spined stickleback. In: Biology of the three-spined stickleback (Ostlund-Nilsson S., Mayer I., Huntingford F. A., eds). CRC Press, Boca Raton, FL, p. 157-177
- Putnam F. W. 1867. Remarks on a supposed nondescript species of *Gasterosteus* from Massachusetts. Proc Essex Inst 5:4
- Regan C. T. 1909. The species of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus*) // Ann Mag Nat Hist (Ser 8) 4: 435-437
- Rafferty N. E., Boughman J. W. 2006. Olfactory mate recognition in a sympatric species pair of three-spined sticklebacks // Behav. Ecol. 17: 965-970
- Ridley M., Rechten C. 1981. Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs // Behaviour. 76: 152-161
- Ridgway M. S., McPhail J. D. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): mate choice and reproductive isolation in the Enos Lake species pair //

Can. J. Zool. 62: 1813-1818

Russell W. M. S., Russell C. 1985. Sticklebacks and ethology // Behaviour 93: 184-193

Sakai H., Miyauchi R., Takeda D., Higuchi M., Goto A. 2013. Lateral plate morphology and distribution of Japan Sea and Pacific Ocean forms of *Gasterosteus aculeatus* // Bull Biogeogr Soc Japan 68:57-63

Sakai H., Yabe M. 2003. Problems in classification and taxonomy of Gasterosteidae. In: Goto A., Mori S. (eds) Natural history of sticklebacks. Hokkaido Univ Press, Sapporo, pp. 23-45

Scotti M. A. L., Foster S. A. 2007. Phenotypic plasticity and the ecotypic differentiation of aggressive behavior in threespine stickleback // Ethology 113: 190-198

Sevenster P. 1961. A causal analysis of a displacement activity (fanning in *Gasterosteus aculeatus* L.) // Behaviour Suppl. 9: 1-170

Taniguchi N., Honma Y., Kawamata K. 1990. Genetic differentiation of freshwater and anadromous threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) from northern Japan. Japan J Ichthyol 37:230-238

Taylor E. B., McPhail J. D. 1999. Evolutionary history of an adaptive radiation in species pairs of threespine sticklebacks (*Gasterosteus*): insight from mitochondrial DNA. Biol. J. Linn. Soc. 66: 271-291

Taylor E. B., McPhail J. D. 2000. Historical contingency and ecological determinism interact to prime speciation in sticklebacks, *Gasterosteus*. Proc. R. Soc. Lond. B, 267: 2375-2384

Tinbergen N. 1942. An objectivistic study of the innate behaviour of animals // Bibliotheca biotheoretica D. i. 2: 39-98

Tinbergen N. 1951. The study of instinct. Oxford Univ Press, Oxford

Tinbergen N., Van Iersel J. J. A. 1947. "Displacement reactions" in the three-spined stickleback // Behaviour 1: 56-63

Wilz K. J. 1970a. Self-regulation of motivation in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) // Nature 226: 465-466

Wilz K. J. 1970b. Causal and functional analysis of dorsal pricking and nest activity in the courtship of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Anim. Behav. 18: 115-124

Wilz K. J. 1970c. The disinhibition interpretation of the 'displacement' activities during courtship in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Anim. Behav. 18: 682-687

Withler R. E., McPhail J. D. 1985. Genetic variability in freshwater and anadromous sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) of southern British Columbia // Can. J. Zool., 63: 528-533

Wootton R. J. 1976. The biology of the sticklebacks. Academic Press, London. 387 pp.

Wootton R. J. 1984. A functional biology of sticklebacks // Croom Helm, London.

Yamada M., Higuchi M., Goto A. 2001. Extensive introgression of mitochondrial DNA found between two genetically divergent forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, around Japan. *Environ. Biol. Fishes*, 61: 269–284

Ziuganov V. V., Golvatjuk G. J., Savvaitova K. A., Bugaev V. F. 1987. Genetically isolated sympatric forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Azabachije (Kamchatka-peninsula, USSR) // *Env Biol Fish* 18: 241-247