

Espinoso – *Gasterosteus gymnurus* Cuvier, 1829

José Carlos Fernández, Eduardo San Miguel, Rafaela Amaro y Miguel Hermida

Departamento de Genética, Facultad de Veterinaria, Lugo

Versión 23-10-2009

Versiones anteriores: 12-06-2006



© Juan M. Varela.

Nombre común

Castellano: espinoso, espinosillo; Catalá: espinós; Galego: espiñento, picón, peixe alabardeiro; Euskara: arrain hiruarantza; Portugués: esgana-gata, espinhela.

Identificación

Incluido durante mucho tiempo en *G. aculeatus*, *G. gymnurus* ha sido separado como especie por Kottelat (1997). Se diferencia de otras especies europeas de *Gasterosteus* por no tener escudos o línea lateral sobre el pedúnculo caudal. Cuerpo sin escudos o solamente con 2 – 10 escudos. Los escudos se solapan (Kottelat y Freyhof, 2007).¹

Descripción

El espinoso es un pez morfológicamente inconfundible. Su tamaño no suele superar los 6 centímetros, normalmente la longitud de un adulto oscila entre 4 y 5 cm. Su principal característica, que es la que le otorga su nombre común, es la presencia de varias espinas. Generalmente tienen 3 espinas dorsales (siendo la más pequeña de ellas la más caudal), 2 espinas ventrales asociadas a una estructura ósea denominada aparato pélvico, y una espina anal de pequeño tamaño. Otra característica notable es la ausencia de escamas, que se han transformado en una serie de placas óseas situadas en ambos flancos a lo largo del cuerpo. Las espinas de mayor tamaño son eréctiles y pueden bloquearse como medida defensiva. Los radios de las aletas también son óseos. Otros rasgos morfológicos son su estrecho pedúnculo caudal, boca de tipo súpero y una cabeza robusta (Figura 1). En la época reproductiva, entre abril y junio, aparece un marcado dimorfismo sexual ya que los machos adquieren en la zona de la cabeza y la zona ventral un color rojo característico (Lozano Rey, 1935).

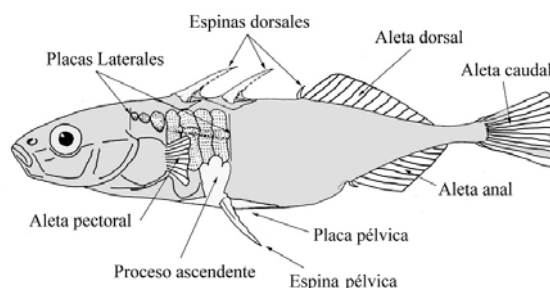


Figura 1. Esquema de las estructuras morfológicas más destacables de la especie. Adaptado por Miguel Hermida.

Variación geográfica

Las poblaciones gallegas muestran notables variaciones morfológicas tanto en el número de placas, como en el número de branquiespinas, vértebras y otros caracteres (Lobón-Cerviá et al., 1988; Fernández et al., 2000; Hermida et al., 2005; Prieto et al., 2005).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 23-10-2009

Hábitat

Vive en arroyos, lagos y charcas, con corriente lenta a moderada, agua clara y fondo arenoso. También se encuentra en aguas salobres (Kottelat y Freyhof, 2007).¹

En la Península Ibérica *G. aculeatus* parece habitar sólo en aguas dulces o ligeramente salobres en las desembocaduras de algunos ríos, ya que no hay noticias de que hayan sido capturados en aguas marinas (Lozano-Rey, 1935; Lobón-Cerviá et al., 1988; García de Jalón et al., 1989; Doadrio et al., 1991; Granado-Lorenzo, 1992; Hernando y Soriguer, 1992; Doadrio, 2001).

Abundancia

Relativamente abundante en las cuencas del Miño y del Limia en Galicia, aunque sus poblaciones están localizadas en tramos concretos. En el resto de la Península su presencia es escasa y su tendencia es a desaparecer como ha ocurrido en Extremadura, Valencia o Andalucía, donde se le considera prácticamente extinto. En otras zonas de la Península Ibérica como en Cataluña, País Vasco o Baleares, las poblaciones no parecen ser muy numerosas y estar en regresión.

Estatus de conservación

Categoría Mundial IUCN (2008): Preocupación Menor LC (Freyhof y Kottelat, 2009).¹

Categoría España IUCN (2001): En Peligro EN B1 + 2abcde (Doadrio, 2001).¹

El espinoso está declarado en España como especie vulnerable en el “Libro rojo de los vertebrados ibéricos” (ICONA, 1986). Se le incluye además en los libros rojos de fauna amenazada de algunas comunidades autónomas como Extremadura, Andalucía o Baleares. Asimismo está declarada como “especie en peligro de extinción” (Extremadura) Vulnerable (País Vasco) o tiene alguna figura especial de protección (Cataluña, Valencia, Baleares o Galicia).

Factores de amenaza

Los factores de amenaza pueden ser diversos siendo el principal la severa fragmentación de su hábitat. Muchas poblaciones se circunscriben a áreas muy localizadas sin conexión entre sí, por lo que cualquier acción que perjudique a una población concreta puede llevar a la desaparición de la misma. Otras causas pueden ser la desecación de marismas y lagunas, la construcción de embalses, la introducción de especies foráneas o la contaminación de los cursos fluviales (Doadrio, 2001).

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 23-10-2009

Distribución

Se encuentra en la cuenca mediterránea, incluyendo las islas Baleares, Córcega y Cerdeña, península Ibérica, Italia, Francia, sudoeste de Inglaterra, Bélgica, Holanda, Dinamarca, Alemania y sur de Suecia (Kottelat y Freyhof, 2007).¹

En la Península Ibérica es escaso y localizado a excepción de Galicia, donde está ampliamente distribuido (Lozano-Rey, 1935; Lobón-Cerviá et al., 1988; García de Jalón et al., 1989; Doadrio et al., 1991; Granado Lorenzo, 1992; Hernando y Soriguer, 1992; Doadrio, 2001).

En la actualidad, la región donde la especie es más numerosa y su distribución está mejor caracterizada es Galicia. Aquí ocupa prácticamente toda la cuenca del río Miño, desde la cabecera en la zona de Terra Cha hasta el sur de la provincia de Lugo, desaparece en el Sil y en el tramo ourensano del Miño y vuelve a encontrarse en la desembocadura en A Guardia (Pontevedra). Es posible que habite las zonas intermedias del curso del río, pero los puntos muestreados no arrojan indicios de su presencia. El espinoso es también frecuente en el tramo gallego del río Limia, sobre todo en la zona de Xinzo (Ourense), cerca de la antigua laguna de Antela (Atlas de vertebrados de Galicia, 1995; Fernández et al., 2000; Hermida et al., 2005a, 2005b). Otra cuenca donde ha aparecido, aunque en pequeñas densidades, es en el río Ulla cerca de Pontecesures (A Coruña). Es probable que habite también el río Eume, cerca de As Pontes (A Coruña) y en el río do Con, cerca de Vilagarcía (Pontevedra), de acuerdo con las informaciones proporcionadas por pescadores, pero aún no verificadas. Por otro lado se descarta su presencia en la zona de la Mariña Norte de la provincia de Lugo en los ríos Landro, Ouro, Masma y Eo, donde no ha aparecido nunca en los numerosos muestreos realizados (Fernández, 2002)

En Cataluña aparece citado en los ríos Muga, Fluviá, Ter, Daró, Tordera y Orlina; también se menciona en el delta del Ebro en Ullals del Aripe (Doadrio, 2001; Queral, 2004). En el País Vasco se cita en los ríos Gobelas, Galindo, Udondo, en el embalse de Leiola (Bizkaia) y en la regata de Jaizubia (Guipuzkoa) (Álvarez et al., 1985; Docampo y Rallo, 1987; Alagón Cardoso, 1995). En Baleares hay una cita en la Albufera de Alcudia en Mallorca (Riera, 1980; Mayol, 2000). En Andalucía está citado en la zona de Doñana (Hernando, 1975; Fernández-Delgado et al., 2000). Sin embargo en el “Libro Rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía lo catalogan como extinto en la región (Granado Lorenzo, 2001).

En otras regiones de España parece que ha desaparecido completamente como en Extremadura y la Comunidad Valenciana.

Otras contribuciones: 1. Alfredo Salvador. 23-10-2009

Ecología trófica

No hay estudios sobre la alimentación del espinoso en la Península Ibérica, sin embargo es probable que no difiera mucho de la de sus congéneres europeos o norteamericanos para los que ha sido ampliamente estudiada.

Su dieta se puede dividir en dos tipos según el tamaño de la presa: dieta limnética, donde las presas son de pequeño tamaño tales como rotíferos, copépodos, algunos insectos, etc.; y dieta tipo béntico, con presas de mayor tamaño como larvas de insectos (sobre todo quironómidos), anfípodos, isópodos, pelecípodos, planarias, odonatos, huevos de espinoso etc. (Larson, 1976; Gross y Anderson, 1984; Snyder, 1984; Wooton, 1984; Schluter, 1993; Hart y Gill, 1994; Walker, 1997).

Reproducción

El inicio y la duración de la temporada reproductiva en *Gasterosteus* parecen estar condicionados en algunos lugares por la temperatura y el fotoperíodo; controlando estos parámetros se puede inducir en laboratorio la reproducción en estadios tempranos y en cualquier época del año (Baggerman, 1980; Borg, 1982; Wooton, 1984; Baker, 1994; Whoriskey y FitzGerald, 1994). En Galicia, la temporada empieza sobre el mes de abril, pero es sobre todo en mayo y junio cuando se produce la mayor actividad reproductiva, que termina a finales de julio aproximadamente.

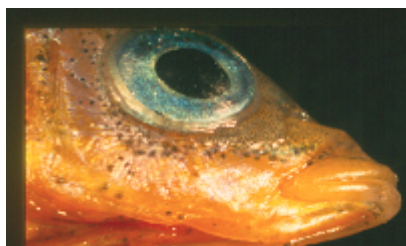


Figura 1. Detalle de la cabeza de un macho en celo, donde se puede apreciar la coloración característica y los tonos verdosos del ojo. © Carlos Fernández.

La reproducción del espinoso es uno de los temas más estudiados, sobre todo desde una óptica etológica, ya que esta especie muestra unas conductas muy marcadas y características (Leiner, 1930; Tinbergen, 1951). Durante la época de reproducción el macho presenta una intensa coloración rojiza y atrae hacia el nido, que previamente ha construido, a una hembra. Mediante una serie de movimientos rituales (cortejo) el macho “obliga” a la hembra a depositar los huevos en el interior del nido y posteriormente la expulsa del territorio. En ocasiones éste puede invitar a otras hembras para que realicen otras puestas (Kynard, 1978). A continuación entra en el nido y fertiliza los huevos, cuyo número oscila entre 50 y 100 por hembra (datos de poblaciones gallegas). El macho, una vez concluido el cortejo y la fecundación de los huevos, asume su papel parental cuidando los huevos: los ventila constantemente con ayuda de las

aletas pectorales (Tinbergen, 1951; Wooton, 1984) y los protege de posibles ataques de otras hembras que intentan “robarlos” (Wooton, 1976, 1984). Al cabo de cierto tiempo los huevos eclosionan, este período depende de la temperatura, a 20° C tardan aproximadamente una semana (Wooton, 1984; observación personal), y el macho protege la prole durante un período variable. Después de estos cuidados, los machos quedan debilitados y generalmente mueren, las hembras suelen morir también al final de la temporada reproductiva (Hagen y Gilbertson, 1973a; Wooton, 1984; Crivelli y Britton, 1987; Ziuganov et al., 1987).

Demografía

La edad a la primera reproducción es variable, en el norte de Europa suele producirse a los 2 ó 3 años (Münzing, 1963; Anner, 1973; Wooton, 1984), mientras que en latitudes centrales y del sur, la primera reproducción ocurre al año de vida (Wooton, 1984; Crivelli y Britton, 1987). Esto se ha confirmado para las poblaciones gallegas mediante análisis de otolitos. En tales poblaciones es muy raro encontrar individuos de dos años y prácticamente todas las clases adultas están formadas por individuos de alrededor de un año de edad (Fernández et al., 2000; Fernández, datos no publicados).

Estrategias antipredatorias

Tanto las espinas como las placas laterales y el esqueleto pélvico son estructuras claramente defensivas (Moodie, 1972; Hagen y Gilbertson, 1973b; Gross, 1977; Bãnbura et al., 1989; Bell y Foster, 1994; Reimchen, 1994). En caso de peligro, los *Gasterosteus* son capaces de erizar y bloquear las espinas (Hoogland et al., 1957; Reimchen, 1983, 2000; Baumgartner, 1992), consiguiendo aumentar su superficie y volumen (Gross, 1978); esto hace mucho más difícil el manejo por parte del predador (Hoogland et al, 1957; Reimchen, 1983), lo que unido al daño que puedan provocar dichas espinas facilitaría su huida.

Los espinosos presentan además otros comportamientos antipredatorios tales como formar cardúmenes, donde es más fácil la protección individual (Keenleyside, 1955; Neill y Cullen, 1974; Bertram, 1978; Pitcher et al., 1983), realizar movimientos rápidos en zig-zag, y paradas y salidas explosivas (Huntingford et al., 1994; Law y Blake, 1996; Walker, 1997).

Depredadores

No hay datos ibéricos. La lista de posibles predadores de los espinosos en general es extensa, desde peces (trucha, salmón, anguila, lucio, perca, robaliza, etc.), aves (Colymbidae, Podicipedidae, Ardeidae, Anatidae, Laridae, Alcedinidae, etc.) mamíferos (nutria, visón), reptiles e incluso insectos (Notonecta, Aeshna, Ranatra) (Reimchen, 1994).

Parásitos

El parásito más común de las poblaciones gallegas es el cestodo *Schistocephalus solidus*, que infecta al espinoso en fase plerocercoides (Prieto et al., 2005). Esta parasitosis ha sido descrita también en *G. aculeatus* (Wooton, 1984).

Actividad

No hay datos ibéricos. No existe mucha información acerca de la actividad de *Gasterosteus*, sólo destacar que se alimentan durante el día y que la actividad general es mucho mayor durante la primavera y el verano, cuando son fácilmente visibles. Durante el invierno su localización es difícil y no hay datos al respecto (Wooton, 1984).

Movimientos

Se ha descrito la migración de *Gasterosteus anádromos* desde el mar hasta zonas salobres o de aguas dulces en las desembocaduras de los ríos para efectuar la reproducción (Wootton, 1984), no obstante, hasta ahora este comportamiento no ha sido descrito en la Península Ibérica.

Dominio vital

No existen datos que traten el dominio vital de *G. gymnaurus* en la Península Ibérica. Sin embargo se debe resaltar, que en *Gasterosteus* los machos en celo son muy agresivos tanto con otros machos como con las hembras de su misma especie. También hay trabajos en los que se relaciona directamente la agresividad con la cercanía de otros nidos (Rowland, 1994)

Comportamiento social

En general, en *Gasterosteus* los machos territoriales son usualmente mucho más agresivos que los machos sin territorio, las hembras o los juveniles (Wootton, 1984). Los juveniles se suelen agrupar en cardúmenes para protegerse de posibles predadores. Los adultos que no están en fase reproductiva (hembras o machos sin territorio) también se agrupan, a veces, para alimentarse o resguardarse entre la vegetación.(Keenleyside, 1955; Bertram, 1978; Bentzen y McPhail, 1984).

Bibliografía

- Alagón Cardoso, I. (1995). Datos preliminares de la distribución del espinoso (*Gasterosteus aculeatus* L.), en la bahía de Txingudi. *Lurralde*, 18: 59-66.
- Alvarez, J., Bea, A., Faus, J.M., Castien, E., Mendiola, I. (1985). *Atlas de los vertebrados continentales de Alava, Vizcaya y Guipúzcoa (excepto Chiroptera)*. Gobierno Vasco, Vitoria.
- Anner, G. (1973). Biometric characteristics of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) from the northern Baltic proper. *Zool. Scripta*, 2: 157-162.
- Atlas de vertebrados de Galicia. (1995). Sociedade Galega de Historia Natural. Volumen un e dous. Consello da Cultura Galega, Santiago de Compostela.
- Baggerman, B. (1980). Photoperiodic and endogenous control of the annual reproductive cycle in teleost fishes. Pp. 533-567. En: Ali, M. A. (Ed.). *Environmental Physiology in fishes*. Plenum Press, New York .
- Baker, J. A. (1994). Life history variation in female threespine stickleback. Pp. 145-187. En: Bell , M. A., Foster, S. A. (Eds.). *Evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford .
- Bánbura, J., Przybylski, M., Frankiewicz, P. (1989). Selective predation of the pike *Esox lucius*: comparison of lateral plates and some metric features of the threespined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Zool. Scripta*, 18: 303-309.
- Baumgartner, J. V. (1992). Spatial variation of morphology in a fresh water population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Can. J. Zool.*, 70: 1140-1148.
- Bell , M.A., Foster, S. A. (Eds.). 1994. *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, New York .
- Bentzen, P., McPhail, J. D. (1984). Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): specialization for alternate trophic niches in the Enos Lake species par. *Can. J. Zool.*, 62: 2280-2286.

- Bertram, B. C. R. (1978). Living in groups: Predators and prey. Pp. 64-96. En: Krebs, J. R., Davies, N. B. (Eds.). *Behavioural Ecology: an evolutionary approach*. Blackwell, Oxford .
- Borg, B. (1982). Seasonal effects of photoperiod and temperature on spermatogenesis and male secondary sexual characters in the Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Can. J. Zool.*, 60: 3377-3386.
- Crivelli, A. J., Britton, R. H. (1987). Life history adaptations of *Gasterosteus aculeatus* in a Mediterranean wetland. *Environ. Biol. Fish.*, 18 (2): 109-125.
- Doadrio, I. (2001). *Atlas y libro rojo de los peces continentales de España*. Dirección General de Conservación de la Naturaleza - Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.
- Doadrio, I., Elvira, B., Bernat, Y. (1991). *Peces continentales españoles: inventario y clasificación de zonas fluviales*. Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza (ICONA), Madrid.
- Docampo, L., Rallo, A. (1987). Distribución de abundancias de los vertebrados acuáticos de la red hidrográfica de Vizcaya. Pp. 261-270. En: Actas del IV Congreso Español de Limnología, Sevilla, 5-8 de Mayo.
- Fernández, C. (2002). Estudio xeográfico e poboacional do espiñento (*Gasterosteus aculeatus*). Estudio subvencionado por la Consellería de Medio Ambiente de la Xunta de Galicia dentro de las ayudas de para la gestión y conservación de la biodiversidad del año 2001.
- Fernández, C., Hermida, M., Amaro, R., San Miguel, E. (2000). Lateral plate variation in Galician stickleback populations in the rivers Miño and Limia, NW Spain. *Behaviour*, 137: 965-979.
- Fernández-Delgado, C., Drake, P., Arias, A. M., García, D. (2000). *Peces de Doñana y su entorno*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid.
- Freyhof, J., Kottelat, M. (2009). *Gasterosteus gymnurus*. En: *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2009.1. <www.iucnredlist.org>.
- García de Jalón, D., Prieto, G., Hervella, F. (1989). *Peces ibéricos de agua dulce*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid.
- Granado Lorenzo, C. (1992). Fish species ecology in Spanish freshwater ecosystems. *Limnetica*, 8: 255-261.
- Granado Lorenzo, C. (2001). *Libro rojo de los vertebrados amenazados de Andalucía*. (coordinador sección peces). Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Sevilla.
- Gross, H. P. (1977). Adaptive trends of environmentally sensitive traits in the three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Z. Zool. Syst. Evol.-forsch.*, 15: 252-278.
- Gross, H. P. (1978). Natural selection by predators on the defensive apparatus of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, L. *Can. J. Zool.*, 56: 398-413.
- Hagen, D. W., Gilbertson, L. G. (1973a). The genetics of plate morphs in fresh water three-spined sticklebacks. *Heredity*, 31 (1): 75-84.
- Hagen, D. W., Gilbertson, L. G. (1973b). Selective predation and the intensity of selection acting upon the lateral plates of threespine sticklebacks. *Heredity*, 30 (3): 273-287.
- Hermida, M., Fernández, C., Amaro, R., San Miguel, E. (2005a). Morphometric and meristic variation in Galician threespine stickleback populations, northwest Spain . *Environ. Biol. Fishes*, 73 (2): 189- 200.
- Hermida, M., Fernández, C., Amaro, R., San Miguel, E. (2005b). Geographical and temporal FA variation in threespine stickleback populations from Galicia (NW Spain). *Evol. Ecol.*, 19 (6): 517-532.

- Hermida, M., Fernández, J., Amaro, R., San Miguel, E. (2005). Morphometric and meristic variation in Galician threespine stickleback populations, northwest Spain. *Environmental Biology of Fishes*, 73 (2): 189-200.
- Hernando, J. A. (1975). Notas sobre la distribución de los peces fluviales en el suroeste de España. *Doñana Acta Vertebrata*, 2 (2): 263-264.
- Hernando, J. A., Soriguer, M. C. (1992). Biogeography of freshwater fish of the Iberian Peninsula. *Limnetica*, 8: 243-253.
- 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.
- Huntingford, F. A., Wright, P. J., Tierney, J. F. (1994). Adaptive variation in antipredator behaviour in threespine stickleback. Pp. 277-296. En: Bell, M. A., Foster, S. A. (Eds.). *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford.
- ICONA. (1986). *Lista roja de los vertebrados de España*. ICONA, Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, Madrid.
- Keenleyside, M. H. A. (1955). Some aspects of schooling behaviour of fish. *Behaviour*, 8: 183-248.
- Keenleyside, M. H. A. (1955). Some aspects of schooling behaviour of fish. *Behaviour*, 8: 183-248.
- Kottelat, M. (1997). European freshwater fishes. *Biologia*, 52, Suppl. 5:1-271.
- Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin. xiii + 1-646 pp.
- Kottelat, M., Freyhof, J. (2007). *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin. Xiii + 1-646 pp.
- Kynard, B. E. (1978). Nest desertion of male *Gasterosteus aculeatus*. *Copeia*, 1978 (4): 702-703.
- Law, T. C., Blake, R. W. (1996). Comparison of the fast-start performances of closely related, morphologically distinct threespine sticklebacks (*Gasterosteus spp.*) *J. Exp. Biol.*, 199: 2595-2604.
- Leiner, M. (1930). Fortsetzung der Ökologischen Studien an *Gasterosteus aculeatus*. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 16: 499-540.
- Lobón-Cerviá, J., Penczak, T. y Sostoa, A. 1988. Morphological variability and distribution of stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Spain. *Cybium* 12(3): 219-227.
- Lozano Rey, L. (1935). Los peces fluviales de España. *Memorias de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, serie de Ciencias Naturales* 5: 1-390.
- Mayol, J. (2000). Llista vermella del peixos de les Balears. Documents tècnics de conservació, II època nº 7.
- Moodie, G. G. E. (1972). Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. *Heredity*, 28 (2): 155-167.
- Münzing, J. (1963). The evolution of variation and distributional patterns in European populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Evolution*, 17: 320-332.
- Neill, S. R. S., Cullen, J. M. (1974). Experiments on whether schooling by their prey affects the hunting behaviour of cephalopods and fish predators. *J. Zool.*, 172: 549-569.
- Pitcher, T. J., Magurran, A. E., Allan, J. R. (1983). Shifts of behaviour with shoal size in cyprinids. *Proceedings of the British Freshwater Fisheries Conference*, 3: 220-228.

- Prieto, M. H., López, J. C. F., González, R. A., Salan, E. S. (2005). Geographical and temporal FA variation in threespine stickleback populations from Galicia (NW Spain). *Evolutionary Ecology*, 19 (6): 517-532.
- Queral, J. M. (2004). Revista del Parque Natural del Delta del Ebro. Nº 22. Otoño-Primavera 2004.
- Reimchen, T. E. (1983). Structural relationships between spines and lateral plates in three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Evolution*, 37(5): 931-946.
- Reimchen, T. E. (1994). Predators and morphological evolution in threespine stickleback. Pp. 240-273. En: Bell, M. A., Foster, S. A. (Eds.). *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford .
- Reimchen, T. E. (2000). Predator handling failures of lateral plate morphs in *Gasterosteus aculeatus*: Functional implications for the ancestral plate condition. *Behaviour*, 137: 1081-1096.
- Riera, F. (1980). Breves notas y primera cita del espinoso en S'Albufera, Mallorca. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*, 24: 109-111.
- Rowland, W. J. (1994). Proximate determinants of stickleback behaviour: an evolutionary perspective. Pp. 297-344. En: Bell, M. A., Foster, S. A. (Eds.). *The evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford .
- Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. Oxford University Press, Oxford .
- Walker, J. A. (1997). Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape. *Biol. J. Linn. Soc.*, 61: 3-50.
- Whoriskey, F.G., FitzGerald, G. J. (1994). Ecology of the threespine stickleback on the breeding grounds. Pp. 188-206. En: Bell, M. A., Foster, S. A. (Eds.). *Evolutionary biology of the threespine stickleback*. Oxford University Press, Oxford .
- Wootton, R. J. (1976). *The biology of sticklebacks*. Academic Press, London .
- Wootton, R. J. (1984). *A functional biology of sticklebacks*. Croom Helm Ltd., Sydney.
- Ziuganov, V. V., Golovatjuk, G., Savvaitova, K. A., Bugaev, V. F., Koltzov, N. K. (1987). Genetically isolated sympatric forms of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Lake Azabachije (Kamchatka-peninsula , USSR). *Environ. Biol. Fishes*, 18 (4): 241-247.

Revisiones: 23-10-2009