

University of Groningen

The eco-evo-devo of stickleback personalities

Gismann, Jakob R.L.

DOI:

[10.33612/diss.1165822955](https://doi.org/10.33612/diss.1165822955)

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

2025

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Gismann, J. R. L. (2025). *The eco-evo-devo of stickleback personalities*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. University of Groningen. <https://doi.org/10.33612/diss.1165822955>

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.



The Eco-Evo-Devo of Stickleback
Personalities

Jakob Gismann

The Eco-Evo-Devo of Stickleback Personalities

Jakob Gismann

The research presented in this thesis was carried out at the Theoretical Research in Evolutionary Life Sciences, Conservation Ecology and Evolutionary Genetics, Development & Behaviour departments at the Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences of the University of Groningen, The Netherlands. The research was funded by the Netherlands Organization for Scientific Research (NWO-ALW; ALWOP.668), and in part by the European Research Council (ERC Advanced Grant No. 789240), the Gratama Foundation (2020GR040), the Dr. J.L. Dobberke Foundation (KNAW WF /3391 /1911), and the Waddenfonds (Ruim Baan voor Vissen 2). Cover design by Vivien Ferguson.

Copyright © 2024, Jakob Gismann. All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording or otherwise, without prior permission of the author or the copyright-owning journals for previously published chapters.



university of
 groningen

The Eco-Evo-Devo of Stickleback Personalities

PhD thesis

to obtain the degree of PhD at the
University of Groningen
on the authority of the
Rector Magnificus Prof. J.M.A. Scherpen
and in accordance with
the decision by the College of Deans.

This thesis will be defended in public on

Tuesday 7 January 2025 at 16.15 hours

by

Jakob Ruben Luca Gismann

born on 23 May 1991
in Frankfurt, Germany

Supervisors

Prof. F.J. Weissing

Prof. A.G.G. Groothuis

Co-supervisor

Dr. M. Nicolaus

Assessment Committee

Prof. S. Verhulst

Prof. P. Edelaar

Prof. L.J. Morrell

Contents

Summary	xi
Nederlandse Samenvatting	xv
1 Introduction	1
References	21
2 Mesocosm experiment reveals scale dependence of movement tendencies in sticklebacks	23
2.1 Introduction	25
2.2 Methods	28
2.2.1 Mesocosm system	28
2.2.2 Ethics	28
2.2.3 Experiment 1: movement across spatial scales in the mesocosm.	29
2.2.4 Experiment 2: effect of group size and water flow on movement	29
2.2.5 Analyses	29
2.3 Results.	30
2.3.1 Movement across spatial scales in the mesocosm.	30
2.3.2 Effect of group size and water flow on movement	32
2.4 Discussion.	32
2.5 Acknowledgements.	35
References	40
3 Effects of personality and social context on movement tendencies in three-spined sticklebacks	47
3.1 Introduction	49
3.2 Methods.	53
3.2.1 Study Populations	53
3.2.2 Experimental Groups.	53
3.2.3 The Mesocosm.	54
3.2.4 Monitoring Between-ponds Movement.	55
3.2.5 Ethical Note	55
3.2.6 Statistical Analysis	56

3.3	Results.	57
3.3.1	Probability to Leave the First Pond	57
3.3.2	Pond Transitions	57
3.3.3	Social dynamics in leaving the first pond	58
3.4	Discussion.	60
3.5	Acknowledgements.	64
	References.	70
4	Personality predicts dispersal and settlement in a novel habitat – a mesocosm experiment	79
4.1	Introduction	81
4.2	Methods.	83
4.2.1	Experimental Animals	83
4.2.2	Ethical Note	83
4.2.3	Laboratory tests –Activity and Aggression	83
4.2.4	The mesocosm system	84
4.2.5	Statistical Analyses.	87
4.3	Results.	88
4.3.1	Laboratory tests.	88
4.3.2	Departure in the Mesocosm	89
4.3.3	Transience	90
4.3.4	Settlement	90
4.3.5	Territory quality and spatial distribution of behavioural phenotypes	92
4.4	Discussion.	93
4.5	Acknowledgements.	97
	References.	103
	Intermezzo: The effect of early-life environment on social associations in freely-interacting fish	109
	References.	115
5	The effects of juvenile environments on behaviour and social associations later in life	117
5.1	Introduction	119
5.2	Methods.	121
5.2.1	Breeding of experimental fish	121
5.2.2	Treatment of the experimental fish.	122
5.2.3	PIT tagging	123
5.2.4	Behavioural lab tests	123
5.2.5	Testing activity and aggression	124

5.2.6	The mesocosm experiment	124
5.2.7	Statistical analysis	126
5.3	Results	129
5.3.1	Size	129
5.3.2	Laboratory behaviour	129
5.3.3	Mesocosm	132
5.4	Discussion	139
5.4.1	Lack of behavioural differences following the treatment .	140
5.4.2	Do early-life environments affect social associations? . .	141
5.4.3	Differences between the sexes	143
5.4.4	Treatment effects on size	144
5.4.5	Summary	145
5.5	Acknowledgements	145
	References	152
6	Afterthoughts	157
	References	172
	Acknowledgements	175
	List of Publications	181

Summary

Animals primarily interact with their environments through behaviour. Understanding how the behaviour of an animal is affected by environmental conditions and how, in turn, an animal's behaviour shapes the environments it experiences thus promises to deepen our understanding of ecological and evolutionary processes. The field of animal personality research –where the behaviour of individuals and how it relates to the behaviour of their conspecifics is placed centre stage– has made great strides in highlighting that individuals consistently differ in behaviour and that these differences matter for reproductive success and survival.

Fish, such as three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) –the study species of this thesis– represent some of the main model systems for behavioural ecology and animal personality research. Yet, the aquatic environment presents distinct challenges to studying behaviour in the wild. Therefore, the majority of research on fish has been performed under controlled laboratory conditions. While laboratory work offers greater control and often yields higher-resolution data than studies in the wild, lab conditions often fall short in representing ecologically relevant environments. This leaves many open questions: How do individuals differ in behaviours that cannot be measured in the lab? How do personality differences measured in the lab relate to behaviour under ecologically relevant conditions? What is the role of the social environment, especially during early life, in shaping individuals' behaviour? Do differences in personality result in differential survival and reproductive success?

To address some of these questions, we developed a novel mesocosm system that allowed for detailed behavioural monitoring of large numbers of individual fish under semi-natural conditions. This system forms the basis of all experiments presented in this thesis. It consists of several small ponds with water conditions that are similar to those of typical stickleback habitats in the Netherlands. The ponds can be connected with tubes to form various spatial configurations, such as a row or a grid of several ponds. By placing antennas in the ponds, the movement of fish carrying transponders can be remotely monitored. All experiments in the mesocosms were performed in

groups and we monitored up to 50 fish continuously for several weeks.

My thesis reports on four experiments. In **Chapter 2**, I used a row of connected ponds to investigate whether and how sticklebacks of different origins differ in their migration tendency. For this, I made use of an unintended large-scale experiment. In the Netherlands, water management efforts five to six decades ago have permanently isolated several formerly migratory stickleback populations into land-locked freshwater environments. Using our mesocosm, I tested whether fifty to sixty generations of forced isolation and change in life history had resulted in a divergence of movement behaviours. I found that groups of land-locked ‘resident’ sticklebacks moved less between ponds than their migratory counterparts. These differences persisted across ecological conditions (water flow & group size). Interestingly, the populations did not differ in their average movement tendencies within ponds, highlighting that mesocosms allow to discern behavioural differences unlikely to be detected in smaller-scale laboratory studies and thus may serve as a valuable bridge between laboratory and field studies.

As the mesocosm system allows to monitor the behaviour of many fish simultaneously, it is well suited to study how individuals behave in relation to their social environment. Social effects –such as social conformity, where individuals conform to the behaviour of the majority of their group mates– have been shown to strongly influence the behaviour of individuals. In **Chapter 3**, which expands on the experiment of Chapter 2, I investigated whether and how social group composition affects the observed differences in movement behaviour between resident and migratory sticklebacks. To this end, I repeatedly tested each fish in shoals of differing proportions of migrant and resident fish. To my surprise, I found that population origin, rather than group composition, remained the strongest predictor of individuals’ movement tendencies between ponds. Yet, upon more detailed inspection, residents showed a higher degree of social plasticity than migrants in that they adjusted their tendency to leave the starting pond in the presence of migrants.

For the remaining thesis chapters, I aimed to provide a more direct link between individual behavioural differences and ecological and evolutionary processes. To that end, I set up experiments of a larger scale, lasting several weeks, allowing fish to distribute and settle in the mesocosm. The experiments took place during the stickleback breeding season, giving males the opportunity to build nests and collect clutches of eggs, so that I could monitor mating success.

Personality-dependent dispersal, a process where a subset of the population drives dispersal and ultimately settlement into novel environments, prominently exemplifies the ecological implications of animal personality. In **Chapter 4**, I monitored dispersal behaviour and male mating success of fish of known personality in the mesocosm. I found evidence for a dispersal syndrome, where more active and more aggressive fish dispersed more quickly. Furthermore, more active and aggressive males tended to occupy territories longer and collected more eggs. The experiment presents a rare example of a study on freely-swimming fish that encompasses all dispersal stages, in a naturalistic setting.

Environmental conditions during development often serve as predictors for the environments experienced later in life, such that (behavioural) developmental plasticity may help organisms to persist. Further, individuals may later in life choose environments that match the ones experienced during ontogeny, resulting in non-random social associations or spatial distributions. In **Chapter 5**, I studied how early-life environments shape behaviour and social associations later in life. From birth and throughout development, I manipulated perceived predation pressure and conspecific density –two environmental factors that have repeatedly been shown to affect behaviour– in a two-by-two design. Fish growing up in lower conspecific density grew to be larger than fish from higher densities, but to our surprise, we did not find that the treatment affected behaviour. Yet, we found some evidence that the strength of associations between individuals depended on the experimental treatment they received, and hence that early life conditions can have long-lasting effects on social preferences.

I conclude the thesis with some Afterthoughts reflecting on ‘lessons learned’ during my PhD, proposing ideas for future work in behavioural ecology and discussing how studies in mesocosms like ours might offer not only a novel methodological but also a conceptually different framework to studying behaviour.

Nederlandse Samenvatting

Dieren interageren voornamelijk met hun omgeving via gedrag. Begrijpen hoe het gedrag van een dier wordt beïnvloed door omgevingsomstandigheden en hoe dit gedrag op zijn beurt de omgeving vormgeeft, biedt een diepere inzicht in ecologische en evolutionaire processen. Het vakgebied van persoonlijkheidsonderzoek bij dieren – waarbij het gedrag van individuen en de relatie daarvan tot het gedrag van soortgenoten centraal staat – heeft belangrijke stappen gezet door aan te tonen dat individuen consistent verschillen in gedrag en dat deze verschillen van belang zijn voor voortplantingssucces en overleving.

Vissen, zoals de driedornige stekelbaars (*Gasterosteus aculeatus*) – de onderzochte soort in dit proefschrift – behoren tot de belangrijkste modelsystemen binnen de gedragsbiologie en het onderzoek naar dierpersoonlijkheid. Toch brengt de aquatische omgeving unieke uitdagingen met zich mee voor het bestuderen van gedrag in de natuur. Daarom wordt het merendeel van het onderzoek naar vissen uitgevoerd onder gecontroleerde laboratoriumomstandigheden. Hoewel laboratoriumonderzoek meer controle biedt en vaak gedetailleerdere data oplevert dan veldonderzoek, schieten laboratoriumomstandigheden vaak tekort in het weergeven van ecologisch relevante omgevingsomstandigheden. Dit roept vragen op: Hoe verschillen individuen in gedrag dat niet in het laboratorium kan worden gemeten? Hoe verhouden persoonlijkheidsverschillen gemeten in het laboratorium zich tot gedrag onder ecologisch relevante omstandigheden? Wat is de rol van de sociale omgeving, vooral tijdens de vroege levensfase, bij het vormgeven van het gedrag van individuen? Leiden verschillen in persoonlijkheid tot verschillen in overleving en voortplantingssucces?

Om enkele van deze vragen te beantwoorden, ontwikkelden we een nieuw mesokosmos systeem waarmee gedetailleerde gedragsobservaties van grote aantallen individuele vissen onder semi-natuurlijke omstandigheden mogelijk zijn. Dit systeem vormt de basis voor alle experimenten in dit proefschrift. Het bestaat uit kleine vijvers met watercondities die vergelijkbaar zijn met typische stekelbaashabitats in Nederland. De vijvers kunnen worden verbonden via buizen, zodat verschillende ruimtelijke configuraties, zoals een rij of een raster

van vijvers, kunnen worden gevormd. Door antennes in de vijvers te plaatsen, kan de beweging van vissen met transponders op afstand worden gevolgd. Alle experimenten in de mesokosmos werden uitgevoerd in groepen, waarbij we tot bijna 50 vissen continu gedurende enkele weken observeerden.

Mijn proefschrift rapporteert over vier experimenten. In **Hoofdstuk 2** gebruikte ik een rij verbonden vijvers om te onderzoeken of en hoe stekelbaarzen van verschillende herkomst verschillen in hun migratieneiging. Hiervoor maakte ik gebruik van een onbedoeld grootschalig experiment. In Nederland hebben waterbeheermaatregelen vijftig tot zestig jaar geleden enkele voorheen migrerende stekelbaaspopulaties permanent geïsoleerd in zoetwateromgevingen. Met behulp van ons mesocosm testte ik of vijftig tot zestig generaties van gedwongen isolatie en veranderingen in levensgeschiedenis hadden geleid tot een divergentie in bewegingsgedrag. Ik ontdekte dat groepen landgebonden ‘residenten’ minder tussen vijvers bewogen dan hun migrerende tegenhangers. Deze verschillen bleven bestaan onder verschillende ecologische omstandigheden (waterstroming & groepsgrootte). Interessant genoeg verschilden de populaties niet in hun gemiddelde bewegingsneigingen binnen de vijvers, wat benadrukt dat mesocosms gedragsverschillen kunnen onthullen die waarschijnlijk niet zouden worden gedetecteerd in kleinschalige laboratoriumstudies en daarom een waardevolle brug kunnen vormen tussen laboratorium- en veldstudies.

Omdat het mesocosmsysteem het mogelijk maakt om het gedrag van veel vissen tegelijkertijd te monitoren, is het goed geschikt om te bestuderen hoe individuen zich gedragen in relatie tot hun sociale omgeving. Sociale effecten – zoals sociale conformiteit, waarbij individuen zich aanpassen aan het gedrag van de meerderheid van hun groepsgenoten – beïnvloeden vaak sterk het gedrag van individuen. In **Hoofdstuk 3**, dat voortbouwt op het experiment in Hoofdstuk 2, onderzocht ik of en hoe de samenstelling van sociale groepen de waargenomen verschillen in bewegingsgedrag tussen residenten en migrerende stekelbaarzen beïnvloedt. Hiervoor testte ik elk individu herhaaldelijk in scholen met verschillende proporties migrerende en residenten. Tot mijn verrassing bleek de populatieherkomst, en niet de groepssamenstelling, de sterkste voorspeller van het individuele bewegingsgedrag tussen vijvers. Bij nadere inspectie bleek echter dat residenten een hogere mate van sociale plasticiteit vertoonden dan migranten, in die zin dat zij hun neiging om de startvijver te verlaten aanpasten in aanwezigheid van migranten.

Voor de resterende hoofdstukken van mijn proefschrift richtte ik me op de vraag in hoeverre ecologische en evolutionaire processen beïnvloed worden

door individuele gedragsverschillen. Hiervoor zette ik grootschalige experimenten op, die meerdere weken duurden en vissen de kans gaven zich in de mesokosmos te verspreiden en te vestigen. De experimenten vonden plaats tijdens het broedseizoen zodat mannetjes nesten konden bouwen en eieren konden verzamelen, waardoor ik hun voortplantingssucces kon monitoren.

Persoonlijkheidsafhankelijke dispersie – een proces waarbij een deel van de populatie de neiging heeft om zich te verspreiden en uiteindelijk elders te vestigen – is een duidelijk voorbeeld van de ecologische implicaties van dierlijke persoonlijkheid. In **Hoofdstuk 4** observeerde ik dispersiegedrag en het voortplantingssucces van mannetjes met bekende persoonlijkheden in de mesokosmos. Ik vond bewijs voor een dispersiesyndroom, waarbij zich actievere en agressievere vissen sneller over de mesokosmos verspreidden. Bovendien bleken actievere en agressievere mannetjes langer territoria te bezetten en meer eieren te verzamelen. Dit experiment is een zeldzaam voorbeeld van een studie naar vrij zwemmende vissen, waarbij alle stadia van verspreiding in een natuurlijke omgeving zijn onderzocht.

Omgevingscondities tijdens de ontwikkeling dienen vaak als voorspellers voor de omgevingen die later in het leven worden ervaren, zodat vroegtijdige (gedrags)aanpassing aan deze omstandigheden individuen later kan helpen overleven. Verder kunnen individuen later in hun leven omgevingen kiezen die overeenkomen met eerder ervaren omstandigheden, wat resulteert in niet-willekeurige sociale associaties of ruimtelijke verdelingen. In **Hoofdstuk 5** bestudeerde ik hoe vroege levensomgevingen later in het leven gedrag en sociale associaties vormgeven. Vanaf de geboorte en gedurende de ontwikkeling manipuleerde ik de waargenomen predatiedruk en de dichtheid van soortgenoten – twee omgevingsfactoren waarvan herhaaldelijk is aangetoond dat ze gedrag beïnvloeden. Vissen die opgroeiden in een lagere dichtheid werden groter dan vissen uit hogere dichtheden, maar tot onze verbazing vonden we niet dat de behandeling het gedrag beïnvloedde. Toch vonden we enig bewijs dat de sterkte van de associaties tussen individuen afhing van de experimentele behandeling die ze kregen, en dus dat vroege levensomstandigheden een langdurig effect kunnen hebben op sociale voorkeuren.

Ik sluit het proefschrift af met enkele **Nabeschouwingen**, waarin ik reflecteer op de lessen die ik tijdens mijn promotieonderzoek heb geleerd, ideeën voor toekomstig onderzoek in de gedragsbiologie en bespreek hoe een mesokosmos zoals de onze een methodologisch en conceptueel nieuw kader kan bieden voor het bestuderen van gedrag.

