

Atlas over danske saltvandsfisk

Nipigget hundestejle

Pungitius pungitius (Linnaeus, 1758)

Af Henrik Carl & Peter Rask Møller



Nipigget hundestejle på 5,1 cm fra Hov Havn, 15. juli 2012. © Henrik Carl.

Projektet er finansieret af Aage V. Jensen Naturfond



AAGE V. JENSENS FONDE

Alle rettigheder forbeholdes. Det er tilladt at gengive korte stykker af teksten med tydelig kildehenvisning. Teksten bedes citeret således: Carl, H. & Møller, P.R. 2019. Nipigget hundestejle. I: Carl, H. & Møller, P.R. (red.). Atlas over danske saltvandsfisk. Statens Naturhistoriske Museum. Online-udgivelse, december 2019.



STATENS NATURHISTORISKE MUSEUM
KØBENHAVNS UNIVERSITET

Systematik og navngivning

Arten blev oprindeligt beskrevet som *Gasterosteus pungitius* – altså som tilhørende samme slægt som den trepiggede hundestejle. Senere blev den flyttet til slægten *Pungitius* Coste, 1848, men den regnedes af de fleste forfattere stadig til *Gasterosteus* i første del af 1900-tallet. I en del ældre litteratur ses den også under navnet *Pygosteus pungitius*. Antallet af arter i slægten *Pungitius* har været og bliver stadig diskuteret. Mere end 30 arter er beskrevet gennem tiden, men det korrekte antal regnes normalt med at ligge et sted mellem to og ni arter (Keivany & Nelson 2004; Froese & Pauly 2019). Traditionelt har man kun regnet med to arter, hvoraf *Pungitius pungitius* af nogle bliver regnet som et såkaldt artskompleks (Nelson 2006; Nelson et al. 2016). Der er givetvis tale om en art, der er under opsplnitning til flere arter, og den er ofte blevet delt i flere underarter (Keivany & Nelson 2000). Kottelat & Freihof (2007) anerkender fire arter i Europa: den almindelige nipiggede hundestejle (*P. pungitius*), vestlig nipigget hundestejle (*P. laevis*), som er udbredt lige syd for Danmark i Benelux-landene, i Frankrig og på De Britiske Øer, den græske hundestejle (*P. hellenicus*), der findes nogle få steder i Grækenland og ukrainsk hundestejle (*P. platygaster*), der findes i de nordlige tilløb til Aralsøen, Det Kaspiske Hav og Sortehavet samt i mindre dele af Grækenland. Hertil kommer fransk nipigget hundestejle (*P. vulgaris*), der findes i en del af Frankrig (Denys et al. 2017). I noget nyere litteratur regnes den nordamerikanske form også som en selvstændig art, *P. occidentalis* (Mattern 2007), men ikke alle er enige i den opfattelse, og de fleste bruger endnu navnet *P. pungitius* for de nordamerikanske fisk (Eschmeyer et al. 2019). For en sikkerhed skyld er oplysninger om de nordamerikanske fisk så vidt muligt undgået i det følgende, og når de er brugt, fremgår det tydeligt. I en analyse baseret på morfologi er den almindelige nipiggede hundestejle tættest beslægtet med Sakhalin-hundestejle (*P. tymensis*) og ukrainsk hundestejle (Keivany & Nelson 2004), men det bør bemærkes, at analysen ikke omfatter alle fem europiske arter. Det samme gælder en senere genetisk analyse, der viser, at den almindelige nipiggede hundestejle er nærmest beslægtet med ukrainsk hundestejle.

På Kamchatka-halvøen har man fundet, at 6 % af fiskene er hybrider i de områder, hvor udbredelsen overlapper med Amur-hundestejle (*Pungitius sinensis*) (Pichugin 2014). I det nordlige Frankrig findes en hybridzone, hvor den almindelige nipiggede hundestejle krydser med vestlig nipigget hundestejle – en hybrid som tidligere har været beskrevet under navnet *Pungitius lotharingus* (Denys et al. 2017). Laboratorieforsøg har vist, at den nipiggede hundestejle kan hybridisere med ukrainsk hundestejle og tilmed få fertilt afkom (Ziuganov & Gomeluk 1985). Ligeledes har man med kunstig befrugtning lavet hybrider mellem nipigget hundestejle og trepigget hundestejle. De fleste unger var dog sterile, og de få, der var fertile, udviste ikke parringsadfærd (Leiner 1940).

Det officielle danske navn er nipigget hundestejle (Carl et al. 2004), men med opsplnitningen til flere arter bør det ændres til almindelig nipigget hundestejle. I de fleste sammenhænge vil navnet nipigget hundestejle dog stadig blive brugt. Navnet henviser til antallet af frie pigge foran rygfinnen, og det er blevet brugt siden begyndelsen af 1900-tallet (Bøving-Petersen & Dreyer 1903; Otterstrøm 1912). Da fiskene jævnlige har ti pigge, er de tidligere også blevet kaldt for tipiggede hundestejler (Bøving-Petersen & Dreyer 1903; Henriksen 1904; Brehm 1907) – et navn som også går igen i navnet for arten i flere andre europæiske lande. Tidligere blev arten herhjemme kaldt lille hundestejle (Krøyer 1838-40; Winther et al. 1907), men tilsyneladende var der tale om et rent litterært navn, der aldrig fik fodfæste i befolkningen. Det videnskabelige navn *Pungitius* er artens latinske navn fra middelalderen, der kan oversættes til noget i retning af ”stikling”, og det hentyder til de stikkende pigge på ryggen (Kullander & Dellling 2012).

Udseende og kendetegn

Den nipiggede hundestejle er en lille, slank og langstrakt fisk. Kroppen er let sammentrykt, og haleroden er meget slank – bredere end høj. Hovedet er relativt lille med højtsiddende øjne, hvis diameter er omtrent så stor som snuden (inkl. overkæben). Der er kun én næseåbning på hver side af

snuden. Når munden er lukket har den et tydeligt underbid. Tænderne er kegleformede og sidder i ca. 2-5 lidt uregelmæssige rækker i kæberne. Fiskene har ikke egentlige skæl, men i stedet et lille antal benplader, som dækker mindre dele af kroppen. Typisk findes 7-8 små plader, der danner en køl på haleroden samt 3-4 plader langs forkroppen. Sidstnævnte er dog mere eller mindre skjult i huden og findes langt fra hos alle eksemplarer. Ligesom hos den trepiggede hundestejle er nipiggede hundestejler fra havet generelt mere pansrede end fisk fra småvande. Fisk fra større søer udgør en mellemform (Herczeg et al. 2010). Sidelinjen er fuldstændig, men svær at se.

Den forreste rygfinne er omdannet til 7-12 (oftest 9) frie pigge med hver sin lille finnehud bagtil (Krøyer 1838-40; Fries et al. 1895). Det gennemsnitlige antal pigge er som regel højere end 9 (Gross 1979), og det er grunden til, at den nogle steder kaldes "tipigget hundestejle". Piggene vender skiftevis til højre og til venstre, og ligesom piggene i de andre finner kan de rejses ud fra kroppen og igen lægges ned (i en fure). Ydermere kan fisken "låse" piggene ved hjælp af en lille benplade ved deres basis – typisk for at beskytte sig mod rovfisk, der er ved at sluge den. Piggene er glatte uden savtakker. Den bageste rygfinnepig er omtrent af samme længde som piggen i bugfinnen og dobbelt så lang som de øvrige rygfinnepigge.

Anden rygfinne, der er med 8-12 blødstråler, og gatfinnen, der består af en lille pigstråle efterfulgt af 7-13 blødstråler, er lige store og sidder langt tilbage på kroppen. Bugfinnerne består af en kraftig, savtakket pigstråle og en lille blødstråle. I visse udenlandske bestande i blandt andet Irland, Rusland og Finland mangler alle eller nogle af eksemplarerne bugfinnepiggene og det tilhørende bækken (Shapiro et al. 2006), men denne bemærkelsesværdige reduktion er endnu ikke observeret i danske bestande. Der er fremsat en teori om, at fisk uden bugfinnepigge klarer sig bedre over for hvirvelløse prædatorer end dem med pigge, og at bugfinnepigge omvendt er en fordel over for rovfisk (Ziuganov & Zotin 1995). Forsøg med guldsmedelarver har imidlertid ikke vist forskel på prædationen på nipiggede hundestejler henholdsvis med og uden bugfinnepigge (Mobley 2013). Manglen på bugfinnepigge er arvelig, men karakteren er vigende ved krydsning med fisk med disse pigge (Blouw & Boyd 1992). Brystfinnerne er mellemstore og består af 9-11 finnestråler. Halefinnen er vifteformet med en næsten lige bagkant.

Farven varierer efter omgivelser og køn, og den bliver kraftigere i yngletiden. Ryggens grundfarve er olivengrøn, grøngul eller brun, og ofte findes mørke pletter eller tværbånd/mønstre. De nedre sider og bugen er lysere – oftest sølvhvid. I yngletiden bliver hannerne mørkere, undertiden helt sorte (også på bugen), hvorved kontrasten til de hvide eller turkis bugfinnepigge bliver større. Hannerne opnår kun en svag antydning af rødfarvning under hovedet og ved roden af brystfinnerne, så kønsforskellene er ikke så store som hos trepiggede hundestejler. I yngletiden er hannerne generelt slankere end de buttede hunner, men ellers er der ud over farveforskellen ingen synlige kønsforskelle (Paepke 2001).

De fleste forfattere nævner en maksimal længde på 7-9 cm og en normalstørrelse på 5-6 cm. Som regel er det fisk i smådamme uden rovfisk, der bliver størst (og ældst), og i vandhuller i dele af udbredelsesområdet ser man et fænomen, der kaldes "gigantisme", hvor hundestejlerne opnår en meget større længde end andre steder (Herczeg et al. 2009, 2012). Kuusela (2006) nævner, at der under lystfiskeri i en finsk dam er fanget et eksemplar på 11 cm, og fisk på samme størrelse samt helt op til 11,5 cm er også fanget i forbindelse med senere finske studier (Merilä & Eloranta 2016; pers. komm. Juha Merilä). Længden kendes kun for en forsvindende lille del af de nipiggede hundestejler, der er registreret i Atlasdatabasen, men fisk over 7 cm er så vidt vides meget sjældne herhjemme. Den største, der kendes fra Danmark, er et eksemplar på 8,1 cm, der blev fanget under elfiskeri i Lille Vejleå nær Ishøj den 17. oktober 2016. Den officielle lystfiskerrekord er en fisk på 7,0 cm, der blev fanget i en dam ved Sophienborg på Nordsjælland den 12. april 2018. Samme sted var der den 5. november 2017 fanget en nipigget hundestejle på 7,6 cm, men denne fisk blev ikke godkendt som rekord, da målebåndsfotoet ikke kunne aflæses tydeligt.

Forvekslingsmuligheder

Der skelnes ofte ikke mellem de to arter af hundestejler herhjemme, men det skyldes mere en dårlig vane end egentlige problemer med at kende dem fra hinanden. Det er for øvrigt en vane, der går langt tilbage, for allerede Krøyer (1838-40) nævner, at der bruges den samme betegnelse for arterne, da almindelige mennesker ikke skelner mellem dem. I forbindelse med atlaskortlægningen er det dog primært data fra ferskvand, der har måttet kasseres på grund af manglende artsbestemmelse, for i havet fanges de sjældent i forbindelse med traditionelle fiskeundersøgelser, der ofte foregår på dybder, hvor hundestejler er sjældne.

Som navnene fortæller, har den nipiggede hundestejle oftest ni pigge foran rygfinnen, mens den trepiggede hundestejle som regel har tre. Dette er den bedste karakter til adskillelse, men hvis piggene er lagt ned, kan det undertiden være svært at se/tælle dem. De to arter adskiller sig også fra hinanden, ved at gællemembranen (huden mellem gællerne) er vokset sammen med undersiden af hovedet hos den trepiggede hundestejle, mens den er fri fra undersiden af hovedet hos den nipiggede. Kropsformen er også lidt forskellig, idet den nipiggede hundestejle er mere langstrakt end den trepiggede hundestejle.

De ret små forskelle, der adskiller de forskellige europæiske arter af nipiggede hundestejler (Kottelat & Freyhof 2007), skal ikke omtales her, da der kun findes en enkelt art i Danmark.

Udbredelse

Generel udbredelse

Grænserne for artens udbredelse afhænger af, om man følger den traditionelle taksonomi, der kun anerkender to arter i slægten, eller om man anerkender hele fem arter alene i Europa (se *Systematik og navngivning*). Traditionelt har man regnet arten som udbredt i de kystnære regioner hele vejen rundt om Jorden på den nordlige del af den nordlige halvkugle. Den er dog aldrig fundet i Grønland, på Island eller Færøerne. Det er således forkert, når fx Winther et al. (1907) omtaler forekomst i Grønland. I Europa og Asien strækker den sig fra Holland og Frankrig via Skandinavien til det nordlige Rusland og nordlige Japan (Kottelat & Freyhof 2007; Takahashi et al. 2016; Denys et al. 2017). I Nordamerika findes arten vidt udbredt i de nordlige dele fra vestkysten til østkysten, men som nævnt regnes de nipiggede hundestejler i Nordamerika af nogle til en selvstændig art, *Pungitius occidentalis* (Mattern 2007).

Ikke alle bestande af nipiggede hundestejler er naturlige. Fx stammer bestanden i Moskva-floden og andre øvre dele af Volga-systemet fra udsætninger (Tsepkin & Sokolov 1998; Loginov et al. 2015), og det samme antages at gælde forekomsten i Østrig (Ahnelt & Patzner 1992).

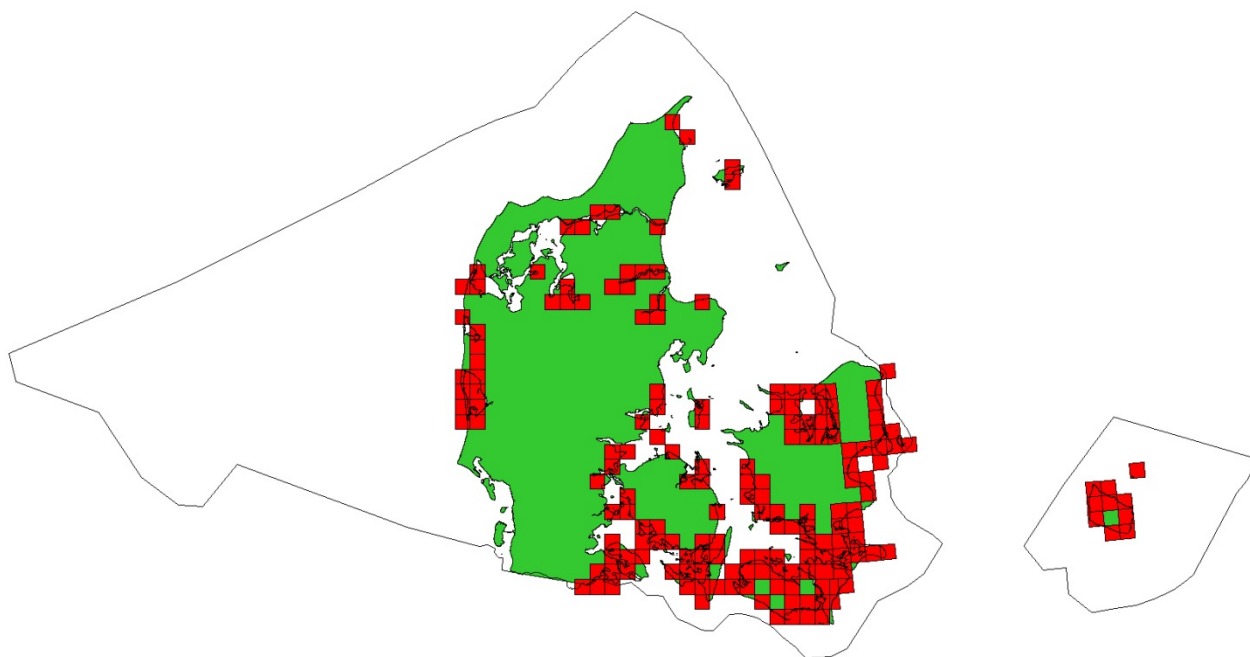
I en undersøgelse af den genetiske struktur hos arten i Nordeuropa grupperer fisk fra Gudenåen sig med fisk fra Tyskland og England i en vestlig gruppe, mens fisk fra Rusland, Finland, Norge og Sverige (samt Østdanmark) tilhører en østlig gruppe (Shikano et al. 2010). Dette giver god mening, da Gudenåen løb mod vest, dengang ferskvandsfiskene indvandrede til landet efter istiden. Et senere studie har bekræftet, at Danmark udgør en slags kontaktzone mellem fisk indvandret fra henholdsvis sydøst og sydvest, og denne undersøgelse har også vist, at opsplitningen af de to grupper er sket for ca. 1,48 mio. år siden (Teacher et al. 2011). Indvandringen fra syd til nord har givet sig udtryk i, at den genetiske variation er mindre i nord end i syd (Shikano et al. 2010).

Udbredelse i Danmark

Den følgende gennemgang omhandler udelukkende udbredelsen i havet, da udbredelsen i ferskvand, hvor arten er meget almindelig næsten overalt i landet, er grundigt behandlet i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. Det er også udbredelsen i ferskvand, der hovedsagelig er fokuseret på af tidligere danske forfattere, så der er meget få oplysninger om den historiske udbredelse i havet herhjemme i litteraturen. Krøyer (1838-40) skriver, at den bl.a. træffes i Østersøen, men at han ikke

har set den i Kattegat. Winther (1879) gentager oplysningen om, at den ikke kendes fra Kattegat og nævner, at den ikke er talrig i Øresund og Bælterne, men hyppig i de indre dele af fjordene og vigene og tiltager i mængde ned mod Østersøen. Johansen (1914) skriver, at nipiggede hundestejler hørte blandt de almindeligste fisk i Ringkøbing Fjord og Stadil Fjord i brakvandsperioden (ca. 1845-1910) før åbningen af kanalen ved Hvide Sande, og de var stadig til stede i årene herefter. Konkrete fangster fra havet fra 1800-tallet og begyndelsen af 1900-tallet er der imidlertid ikke mange af i Atlasdatabasen. De fleste stammer fra samlingen på Zoologisk Museum, der rummer nipiggede hundestejler fra Svendborg Sund (1861), Bandholm (1873), Charlottenlund (1879), Randers Fjord (1880), Holbæk Fjord (1890), Nexø (1896), Karrebæk Fjord (1898) og Trelde (nær Fredericia) (1904).

I resten af 1900-tallet findes også kun få oplysninger om fangster fra havet i Atlasdatabasen. Arten blev fx registreret flere gange i den vestlige del af Randers Fjord i 1918 (Johansen & Løfting 1918). I samlingen på Zoologisk Museum findes eksemplarer fra området ved Ærøskøbing (1940), Rudkøbing-området (1940) og Hellerup Havn (1940). Op gennem 1950'erne og 1960'erne blev nipiggede hundestejler registreret flere gange i forbindelse med Biologisk Stations (nu DTU Aqua) yngelundersøgelser på lavt vand langs kysterne – flest gange i Dybsø Fjord, men også forskellige steder i Øresund samt enkelte gange i Lillebælt og Kattegat. Rasmussen (1973) skriver, at nipiggede hundestejler findes i hele Isefjorden og Roskilde Fjord, men at de er mest almindelige i de mest brakke dele. I 1981 blev nipiggede hundestejler registreret i Hjarbæk Fjord i forbindelse med en fiskeundersøgelse, og i 1990-1992 viste fiskeundersøgelser, at arten var almindelig i Kerteminde Fjord og meget almindelig i Kertinge Nor. Omkring årtusindeskiftet blev nipiggede hundestejler fanget adskillige steder i Mariager Fjord, og der er også enkelte fangster fra forskellige andre dele af vore indre farvande samt fra Limfjorden og Nissum Fjord fra årene op til Fiskeatlassets kortlægning af saltvandsfiskene, der begyndte i 2009.



Figur 1. Udbredelse af nipigget hundestejle i danske havområder.

I forbindelse med Fiskeatlassets kortlægning er der for alvor blevet indsamlet oplysninger om konkrete observationer fra havet, og ca. 90 % af de mere end 800 registreringer fra havet i Atlasdatabasen er fra perioden 2009-2017. Arten har vist sig at være vidt udbredt langs kysterne i de sydøstlige dele af landet, men det er især ved beskyttede brakvandskyster, at den er rigtig talrig. Den findes dog ret talrigt på visse åbne kyster i den sydøstligste del af landet. Fx blev nipiggede hundestejler registreret ca. 200 gange i Femern Bælt i forbindelse med de undersøgelser, der blev

foretaget i 2009 og 2010 forud for en eventuel etablering af en fast forbindelse til Tyskland. Ved Sjælland findes den fx op til omkring Helsingør på østsiden, til Korsør-området på vestsiden samt i hele Isefjord-komplekset, mens den ikke er fundet på selve nordkysten. Ved Sydfyn er den fx også ret almindelig (især i bugter, ved havne og å-udløb), mens den er mere sjælden ved Nordfyn, og her findes den ikke på den åbne kyst. Det samme gælder ved Østjylland, hvor den er ret fåtallig alle steder. Nord for Lillebælt er den kun fundet nogle få steder med undtagelse af Randers Fjord og Mariager Fjord, hvor den stedvis er mere almindelig. I Limfjorden er den formentlig ret almindelig i de mest brakke og beskyttede områder, men da mange lokaliteter er dårligt undersøgt, er det småt med registreringerne fra området. Ved selve Vestkysten er der ingen registreringer, men den er udbredt i både Nissum Fjord og Ringkøbing Fjord. Da den er ret almindelig i stort set alle vore åsystemer, vil den kunne svømme ud i havet fra åerne, og herfra kolonisere egnede lokaliteter ved kysterne i hele landet, hvor forholdene er til det.

Kortlægning

I vore havområder opholder den nipiggede hundestejle sig altovervejende på helt lavt vand i brakvandsområder med vegetation, i havne og ved å-udløb, og da disse områder meget sjældent undersøges i forbindelse med den traditionelle naturovervågning, har arten levet en meget anonym tilværelse, indtil Fiskeatlasset iværksatte en mere grundig eftersøgning langs kysterne. Rejehov, snorkling og eDNA har vist sig at være meget velegnede metoder (Sigsgaard et al. 2017), og med disse er nipiggede hundestejler fanget/observeret hundredvis af steder af Fiskeatlassets ansatte. I udlandet fanges fiskene ofte i finmaskede fælder (Merilä et al. 2013), men denne metode er så vidt vides ikke brugt i Danmark, og den er formentlig mere velegnet i stillestående ferskvand end i saltvand.

Biologi

Levesteder og levevis

Den nipiggede hundestejle er de fleste steder overvejende en ferskvandsfisk, der især findes i grøfter og småbække samt vandhuller (sjældnere i søer), men den tåler brakvand, og i fx Østersø-regionen (herunder Danmark) er den mange steder ganske almindelig ved kysternes bredzone – især i beskyttede fjorde og vige samt ved havneanlæg, hvor der ligger sammendrevet tang/ålegræs. I den indre del af Østersøen træffes den ifølge data fra undersøgelser udført i ICES-regi også på åbent vand langt fra kysterne på dybder fra 23-72 meter (Daan 2015). Det skal dog bemærkes, at oplysningerne er udokumenterede, og der er flere fortilfælde, hvor forveksling med trepigget hundestejle er forekommet.

I egentligt saltvand er den meget sjælden, og den findes fx ikke i de ydre dele af Randers Fjord, hvor saltindholdet overstiger ca. 10 ‰ (Johansen & Løfting 1918). Den er dog fundet ved noget højere saltholdigheder. Johansen (1914) omtaler fangster ved op til ca. 27 ‰ salt i Ringkøbing Fjord efter Hvide Sande-kanalens åbning, og det er påvist, at den godt kan overleve ophold i saltvand ved ca. 29 ‰ (Schmidt 1913). Udbredelsen ved vore kyster tyder dog alligevel på, at en saltholdighed på et sted mellem 10 og 20 ‰ er en begrænsning.

I litteraturen skelner man ofte mellem vandrestande, der vokser op i havet og yngler i ferskvand, og stationære bestande, der tilbringer hele livet i ferskvand. Der findes dog også bestande, der lever hele livet i havet. I den sydøstlige del af Danmark yngler de nipiggede hundestejler fx mange steder ved kysterne (se *Reproduktion og livscyklus*).

Den nipiggede hundestejle er kendt for at kunne blive uhyre talrig i småvande med ingen eller få øvrige fiskearter, men i havet er den normalt ikke ret talrig herhjemme. Undtagelser er dog set flere gange i forbindelse med Fiskeatlassets feltarbejde. Fx blev adskillige hundrede nipiggede hundestejler registreret under snorkling ved Dragør Sydstrand (Amager) den 7. august 2010, og flere gange senere er lignende tætheder fundet ved Den Blå Planet (Kastrup, Amager). På

indersiden af Helnæsdæmningen på Sydvestfyn blev et større antal observeret den 20. maj 2013, og den 28. august samme år blev mange hundrede nipiggede hundestejler set under snorkling ud for Bønsvig Strand syd for Jungshoved. Fælles for disse lokaliteter er, at de er lavvandede og rige på vegetation og ligger forholdsvis beskyttet mod bølger. Oftest træffes fiskene enkeltvis eller nogle få sammen, men de kan optræde i stimer.

I vandløbene foretrækker nipiggede hundestejler områder med strømlæ som fx høller og lignende, og de findes ofte i helt små grøfter og kanaler, hvor man ikke forventer at finde fisk. De foretrækker steder med tæt grøde, der tjener som skjulested og er vigtig i forbindelsen med redebygningen. De kan dog sagtens være talrige på steder uden nævneværdig grøde, når blot der ikke er for mange rovfisk. Det er en udpræget pionerart, der både tidligere (Berg 1991; Berg & Mæhl 1998) og i forbindelse med Fiskeatlassets undersøgelser ofte er fundet i tætte bestande i nyanlagte søer og søer med få eller ingen øvrige fiskearter. Et eksempel på andre arters betydning for arten sås efter oprensningen af en knap 1 ha stor sø i Ballerup i 1999. Nipiggede hundestejler fra en nærliggende å invaderede søen, der var så godt som tømt for fisk, og i løbet af kun et år kunne store stimer af hundestejler ses langs bredden. En efterfølgende udsætning af aborrer resulterede i, at de nipiggede hundestejler forsvandt i løbet af få måneder, og de er ikke set i søen siden.

Den nipiggede hundestejle er meget hårdfør og kan leve på steder, hvor andre fiskearter bukter under. Den tåler store udsving i temperaturen, men æggene dør ved temperaturer over 28 °C (Ziuganov & Gomeluk 1985). Den findes sjældent i vande, der ligger højere end 600 m over havet (Curry-Lindahl 1985).

Fødevalg

Den nipiggede hundestejle lever primært af vandinsekter og krebsdyr, men den æder også fiskeæg og fiskeyngel (Wheeler 1969; Pethon 1985). Den beskrives ofte som meget grådig, og under lystfiskeri vil man fx se, at den hugger på agn (fx orm), der umiddelbart synes alt for store. De store eksemplarer på op til over 10 cm, der findes i bl.a. finske damme uden andre fisk, er kannibaler, der æder artsfæller på ca. 10-20 mm (Merilä & Eloranta 2016).

I en undersøgelse fra Elben og Eideren i Tyskland bestod føden primært af vandlopper, myggelarver og børsteorme (Zander et al. 1984). I den indre Østersø i Riga-bugten udgør en invasiv dafnie (*Cercopagis pengoi*) en væsentlig del af føden for nipiggede (og trepiggede) hundestejler (Lankov 2006). I det engelske vandløb Birket var den væsentligste forskel på føde hos nipigget og trepigget hundestejle, at den nipiggede åd færre ledorme og bløddyr, mens hovedparten af føden for begge hundestejlearter var småkrebs som dafnier, vandlopper og muslingekrebs samt større krebsdyr som vandbænkebidere (Hynes 1950). I den vestjyske Ferring Sø var fødevalget stort set identisk med fødevalget hos den trepiggede hundestejle, dog åd den nipiggede hundestejle generelt mindre fødeemner end den trepiggede – svarende til artens mindre størrelse (Berg 1991).

Reproduktion og livscyklus

Nipiggede hundestejler kan blive kønsmodne allerede efter få måneder, så noget af forårets yngel er klar til at gyde om efteråret. I et finsk forsøg blev de første hanner kønsmodne efter 60 dage ved en temperatur på 17 °C, mens de tidligst blev kønsmodne efter 74 dage ved 14 °C. De tilsvarende tal for hunnerne var 79 og 89 dage. Hannerne var typisk 25-35 mm ved kønsmodning, mens hunnerne var 30-40 mm (Kuparinen et al. 2011). De fisk, der ikke bliver kønsmodne samme år, bliver kønsmodne efter ca. 1 år. Gydetiden er lang og strækker sig fra marts til september, muligvis afbrudt i sommermånedene (Wootton 1976). Nipiggede hundestejler kan yngle ved temperaturer ned til 4-6 °C (Pichugin 2014). De fleste steder yngler fiskene kun i ferskvand, men gydningen kan også foregå i brakvand, som det er observeret adskillige gange i forbindelse med Fiskeatlassets feltarbejde i de mest brakke dele af vore farvande, fx i Lammefjorden, ved Amager Strandpark og

forskellige steder ved Sydøstsjælland. I Puck Bay i den meget brakke polske del af Østersøen foregår gydningen fra marts til august langs kysten (Sokolowska & Skora 2001, 2002).

Legen foregår primært på steder med tæt vegetation, og op til legen bygger hannen en kugle- eller cylinderformet rede af trådalger, som hæftes sammen med et sekret, der udskilles fra nyrene (se *Tangsnarre*). Reden er fasthæftet til alger og vandplanter og sidder som regel et stykke over bunden. Sjældnere er den placeret direkte på bunden. Når en hun nærmer sig, opfører hannen en parringsdans, hvor han vender hovedet nedad. Kurmageriet omfatter også små hop, udspilede bugfinnepigge, bid og svømning i retning af reden og i cirkler (Östlund-Nilsson & Mayer 2007). Hele seancen fra redebygning til befrugtning klares på under 24 timer. Hver han kan befrugte æg fra flere hunner (med ca. 50 minutters mellemrum), ligesom hunnerne kan besøge flere hanners reder. Wheeler (1969) skriver, at man har fundet op til 700 æg (fra flere hunner) i en rede. Hver hun gyder adskillige gange i løbet af perioden og lægger op til 200 æg. Wooton (1976) skriver, at hunnerne ofte gyder ca. hver niende dag, mens Griswold & Smith (1973) skriver, at der kun er 6-48 timer mellem gydningerne hos fisk i Nordamerika (som måske tilhører en anden art). Antallet af æg stiger med hunnens vægt, mens æggenes størrelse er konstant. Æggene måler 1-1,2 mm i diameter (Miller & Loates 1997), og hannen vogter æggene og forsyner dem med iltrigt vand frem til klækningen, der sker efter 4-20 døgn afhængig af temperaturen (Curry-Lindahl 1985; Saat & Turovski 2003b). Larverne måler ca. 6 mm ved klækningen (Ehrenbaum 1905-09), og de vogtes stadig de første dage af hannen, mens de stadig opholder sig i reden (Wheeler 1969; Kullander & Dellling 2012).

Den maksimale levealder angives af Herczeg et al. (2009) til 7 år. Det er normalt kun fisk fra smådamme uden rovfisk, der bliver så gamle. I søer og i havet er en maksimalalder på 3-5 år mere almindelig, og langt størstedelen bliver slet ikke så gamle. I en undersøgelse af 16 fennoskandinaviske populationer varierede gennemsnitsalderen fra 1,7 til 4,7 år. Undersøgelsen viste også, at hunnerne gennemsnitligt var ældre end hannerne (DeFaveri et al. 2014).

Vækst og økologi

Væksten hos nipiggede hundestejler kan aflæses ud fra vækstringe i øresten og finnestråler. Forskellige studier viser, at væksten er hurtig, men meget afhængig af levestedet, fødeudbuddet/-konkurrencen og temperaturen. Som regel vokser nipiggede hundestejler fra smådamme hurtigere end fisk fra større søer og fra havet (Herczeg et al. 2009, 2012). Visse steder er en fisk på 1 år 4-4,5 cm, mens den andre kun er 3,5 cm (Curry-Lindahl 1985). I et finsk forsøg opnåede hannerne en længde på ca. 3,5 cm efter 80-100 dage, mens hunnerne var ca. 5 mm længere ved samme alder (Kuparinen et al. 2011). Herczeg et al. (2012) angiver endda, at længden kan være op til ca. 8 cm efter mindre end et år. Efter det første leveår falder vækstraten markant (Saat & Turovski 2003b).

Den nipiggede hundestejle kan være en vigtig del af økosystemet, og den bliver ædt af en lang række andre fisk som fx aborre, ferskvandsulke, knude, laks, ørred og ål. I en norsk-russisk undersøgelse blev det påvist, at den nipiggede hundestejle i Nordnorge og Rusland er et vigtigt overgangsfødeemne for gedde, aborre og knude i deres skift fra at leve af hvirvelløse dyr til større fisk som fx helt (Amundsen et al. 2003). Også for små laks på 13-38 cm i Den Botniske Bugt er den nipiggede hundestejle et vigtigt fødeemne (Salminen et al. 2001), ligesom den kan være et vigtigt fødeemne for fugle som fx rørdrum (Gilbert et al. 2003) og skarv (Doucette et al. 2011).

Tætte bestande af nipiggede hundestejler, der ses i fx brakvandssøer og søer, der er i ubalance (fx nyanlagte søer, put-and-take-søer eller biomanipulerede søer), kan have stor betydning for vandets økologi. Et eksempel sås i Ferring Sø i Vestjylland, hvor en kraftig tilførsel af næringsalte forårsagede, at antallet af fiskearter faldt fra 11 i 1971 til tre (trepigget hundestejle, nipigget hundestejle og ål) i 1989 (Rasmussen & Larsen 1980; Wegner 1991). Det blev anslået, at der var 2,5-5 mio. nipiggede hundestejler i søen. Denne dominans af hundestejler medførte, at søen blev uklar på grund af deres prædation på søens dyreplankton (Berg 1991). Det er også dokumenteret, at

nipiggede hundestejler, ligesom en række andre planktonædere, kan ændre diversiteten og størrelsesfordelingen af dyreplanktonet i søer. I den russiske sø Verkhnee nær polarcirklen faldt biomassen af store arter som dafnien *Holopedium gibberum* til en sjettedel, mens andelen af små dafnier som *Bosmina longirostris* og hjuldyr steg efter udsætning af nipiggede hundestejler (Bizina 2000). Denne form for "top-down-regulering" af dyreplankton-samfundet ses ofte i næringsfattige søer.

Det fremhæves ofte, at padder og fisk er en uheldig kombination i smådamme, idet fiskene hævdes at æde mange haletudser og salamanderlarver. Et forsøg med både tre- og nipiggede hundestejler og haletudser af butsnudet frø (*Rana temporaria*) viste, at hundestejlerne under normale omstændigheder ikke åd haletudser af betydning. Kun hvis de ikke havde adgang til anden føde, kunne de reducere mængden af haletudserne (Glandt 1983).

Det er veldokumenteret, at ni- og trepigget hundestejle konkurrerer om plads og føde. En engelsk undersøgelse af vandløb påviste, at de to arter overlappede meget i områder med vandplanten vandstjerne, mens den nipiggede dominerede i områder med vandplanten sumpskærm, og den trepiggede dominerede på mudderbund (Copp & Kovac 2003). Den nipiggede forekom i øvrigt kun på de første 50 km fra udspringet, mens den trepiggede typisk var til stede i hele vandløbenes længde. Det samme er tilfældet i mange danske vandløb. Eksperimenter har vist, at den nipiggede hundestejle er væsentlig mindre aggressiv end den trepiggede (Wilz 1971; Wootton 1976). Når de to arter findes i samme å-system eller i samme sø/dam ses en mere eller mindre tydelig opdeling af gydeområderne, hvor den nipiggede findes i de mest grødefyldte områder. I overgangszonerne er der konkurrence om pladsen – en konkurrence, den nipiggede hundestejle taber, idet den trepiggede hundestejles ynglesucces ikke påvirkes af tilstedeværelse af den nipiggede hundestejle, mens den nipiggede hundestejles ynglesucces falder, når der er trepiggede hundestejler til stede (Ketele & Verheyen 1985).

Forvaltning, trusler og status

Den nipiggede hundestejle regnes som Livskraftig (LC) i den internationale rødliste fra IUCN (NatureServe 2013). På den danske rødliste opfattes den heller ikke som truet (Carl et al. 2010), og den er som de fleste andre småfisk ikke omfattet af fredningstid eller mindstemål. Det er mange steder en ganske talrig art med evnen til at sprede sig fra sted til sted via bl.a. brakvand (Kangur 1999). Det er muligt, at spærringer, regulering og forurening ligesom for de fleste vandrefisk lokalt kan have en negativ effekt på den nipiggede hundestejle, men mange af de menneskeskabte problemer har sandsynligvis til tider været en fordel for arten, som ofte findes på steder, hvor andre fiskearter er bukket under. Den findes ofte på steder hvor få andre fiskearter er i stand til at overleve, fx grøfter og regnvandsbassiner. I en undersøgelse af fiskebestande og vandkvalitet i sydsvenske åer fra 1960'erne til 1990'erne gik den nipiggede hundestejle kraftigt tilbage på trods af forbedret vandkvalitet i perioden. En sandsynlig forklaring er, at tilbagegangen skyldes en tilsvarende stor fremgang for arter som ørred og ål, der æder hundestejlerne (Eklöv et al. 1998).

Menneskets udnyttelse

Arten har ingen fiskerimæssig værdi, og selvom det er muligt, at der indgår nipiggede hundestejler i de landinger, der tidligere blev gjort af hundestejler, har de nok kun udgjort en lille del i sammenligning med de trepiggede hundestejler. Nipiggede hundestejler kan bruges som agnfisk, men benyttes kun sjældent. Arten trives godt i fangenskab og blev tidligere jævnlige brugt som akvariefisk. Muus (1970) skriver dog, at den ikke egner sig til at have sammen med andre fisk. Til gengæld har den de senere år fået betydning som forsøgsdyr i forbindelse med forskning i evolution, genetik og adfærd (Merilä 2013; Kitano & Mori 2016; Denys et al. 2017), ligesom den trepiggede hundestejle.

Referencer

- Ahnelt, H. & Patzner, R.A. 1992. The occurrence of the ten-spined stickleback (*Pungitius pungitius*, Teleostei; Gasterosteidae) in Austria. *Osterreichs Fischerei*. Salzburg 45(2-3): 48-50.
- Amundsen, P., Bohn, T., Popova, O.A., Staldvisk, F.J., Reshetnikov, Y.S., Kashulin, N.A. & Lukin, A.A. 2003. Ontogenetic niche shifts and resource partitioning in a subarctic piscivore fish guild. *Hydrobiologia* 497(1-3): 109-119.
- Berg, S. 1991. Vurdering af mulighederne for at udføre biomanipulation i Ferring Sø. Rapport udarbejdet for Ringkjøbing amtskommune.
- Berg, S. & Mæhl, M. 1998. Oldenor. I: Søndergaard, M. et al. Sørestaurering i Danmark. Metoder, erfaringer og anbefalinger. *Miljø- og Energistyrelsen. Miljønyt* 28: 207-215.
- Bizina, E.V. 2000. Predators, resources and trophic cascades in the regulation of plankton communities in freshwater oligotrophic lakes. *Journal of General Biology* 61(6): 601-615.
- Blouw, D.M. & Boyd, G.J. 1992. Inheritance of reduction, loss, and asymmetry of the pelvis of *Pungitius pungitius* (ninespine stickleback). *Heredity* 68(1): 33-42.
- Brehm, A. 1907. *Dyrenes Liv*. III. Fisk og Hvirvelløse Dyr. FREM. Gyldendalske Boghandel, Nordisk Forlag.
- Bøving-Petersen, J.O. & Dreyer, W. 1903. *Vor Klodes Dyr I-III*. Det Nordiske Forlag. Ernst Bojesen.
- Carl, H., Nielsen, J.G. & Møller, P.R. 2004. En revideret og kommenteret oversigt over danske fisk. *Flora og Fauna* 110(2): 29-39.
- Carl, H., Berg, S., Møller, P.R., Rasmussen, G.H. & Nielsen, J.G. 2010: *Ferskvandsfisk. Den danske rødliste / Fagdatacenter for Biodiversitet og Terrestrisk Natur (B-FDC)*. Danmarks Miljøundersøgelser.
- Copp, G.H. & Kovac, V. 2003. Sympatry between threespine *Gasterosteus aculeatus* and ninespine *Pungitius pungitius* sticklebacks in English lowland streams. *Annales Zoologici Fennici* 40(4): 341-355.
- Curry-Lindahl, K. 1985. *Våra fiskar. Havs- og Sövattnens fiskar I Norden og övriga Europa*. P.A. Norstedt & Söners Förlag.
- Daan, N. 2015. Sticklebacks (Gasterosteidae). P. 261-266 in: Heessen, H.J.L, Daan, N. & Ellis, J.R. (eds.). *Fish atlas of the Celtic Sea, North Sea, and Baltic Sea*. Wageningen Academic Publishers.
- DeFaveri, J., Shikano, T. & Merilä, J. 2014. Geographic Variation in Age Structure and Longevity in the Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius*). *PLoS ONE* 9(7): e102660.
- Denys, G.P.J., Persat, H., Dettai, A., Geiger, M.F., Freyhof, J., Fesquet, J. & Keith, P. 2017. Genetic and morphological discrimination of three species of ninespined stickleback *Pungitius* spp. (Teleostei, Gasterosteidae) in France with the revalidation of *Pungitius vulgaris* (Mauduyt, 1848). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*: 1-25.

- Doucette, J.J., Wissel, B. & Somers, C.M. 2011. Cormorant–fisheries conflicts: Stable isotopes reveal a consistent niche for avian piscivores in diverse food webs. *Ecological Applications* 21(8): 2987-3001.
- Ehrenbaum, E. 1905-1909. Eier und Larven von Fischen des Nordischen Planktons. Verlag von Lipsius & Tischer.
- Eklöv, A.G., Greenberg, L.A., Brönmark, C., Larsson, P. & Berglund, O. 1998. Response of stream fish to improved water quality: a comparison between the 1960s and 1990s. *Freshwater Biology* 40(4): 771-782.
- Eschmeyer, W.N., Fricke, R. & van der Laan, R. (eds.) 2019. Catalog of Fishes: Genera, species, references. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Fries, B., Ekström, C.U. & Sundevall, C. 1895. Skandinaviens Fiskar, Text II. P.A. Norstedt & Söners Förlag, Stockholm.
- Froese, R. & Pauly, D. (eds.) 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
- Gilbert, G., Tyler, G. & Smith, K.W. 2003. Nestling diet and fish preferences of Bitterns *Botaurus stellaris* in Britain. *Ardea* 91: 35-44.
- Glandt, D. 1983. Experimentelle Untersuchungen zum Beute-Räuber-Verhältnis zwischen Stichlingen, *Gasterosteus aculeatus* L. und *Pungitius pungitius* (L.) (Teleostei), und Grasfroschlarven, *Rana temporaria* L. (Amphibia). *Zoologischer Anzeiger* 211: 277-284.
- Griswold, B.L. & Smith, L.L. 1973. The life history and trophic relationship of the ninespine stickleback in the Apostle Islands area of Lake Superior. *U.S. National Fisheries Service Bulletin* 71: 1039-1060.
- Gross, H.P. 1979. Geographic Variation in European Ninespine Sticklebacks, *Pungitius pungitius*. *Copeia* 3: 405-412.
- Henriksen, H.P. 1904. Bestemmelsestabeller over de i danske Farvande forekommende Fiskearter. *Flora og Fauna* 10: 73-114 + 125-126.
- Herczeg, G., Gonda, A. & Merilä, J. 2009. Evolution of gigantism in nine-spined sticklebacks. *Evolution* 63: 3190-3200.
- Herczeg, G., Turtiainen, M. & Merilä, J. 2010. Morphological divergence of North-European nine-spined sticklebacks (*Pungitius pungitius*): signatures of parallel evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 101: 403-416.
- Herczeg, G., Gonda, A., Kuparinen, A. & Merilä, J. 2012. Contrasting growth strategies of pond versus marine populations of nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): a combined effect of predation and competition? *Evolutionary Ecology* 26: 109-122.
- Hynes, H.B.N. 1950. The food of freshwater sticklebacks, (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology* 19(1): 36-58.

- Johansen, A.C. 1914. Om forandringer i Ringkøbing Fjords Fauna. S. 1-142 i: Mindeskrift i anledning af hundredeåret for Japetus Steenstrups fødsel. Udgivet af en kreds af Naturforskere ved Hector F.E. Jungersen og Eug. Warming. G.E.C. Gad.
- Johansen, A.C. & Løfting, J.C. 1918. Fiskene i Randers Fjord. Randers Fjords Naturhistorie. Kapitel V.
- Kangur, M. 1999. Fishes of the North.Estonian rivers. Hydrobiological research in the Baltic countries. Part 1. Rivers and lakes 1: 363-368.
- Keivany, Y. & Nelson, J.S. 2000. Taxonomic review of the genus *Pungitius*, ninespine sticklebacks (Gasterosteidae). *Cybium* 24(2): 107-122.
- Keivany, Y. & Nelson, J.S. 2004. Phylogenetic relationships of sticklebacks (Gasterosteidae), with emphasis on ninespine sticklebacks (*Pungitius* spp.). *Behaviour* 141(11): 1485-1497.
- Ketele, A.G.L. & Verheyen, R.F. 1985. Competition for space between three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. f. *leiura* and the nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius* (L.). *Behaviour* 93(1): 127-138.
- Kitano, J. & Mori, S. 2016 Toward conservation of genetic and phenotypic diversity in Japanese sticklebacks. *Genes & genetic systems* 91(2): 77-84.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Krøyer, H. 1838-1840. Danmarks Fiske. Første Bind. S. Triers Officin, København.
- Kullander, S.O. & Delling, B. 2012. Ryggsträngsdjur: Strålfeniga fiskar, Chordata: Actinopterygii. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Kuparinen, A. Cano, J.M., Loehr, J., Herczeg, G., Gonda, A. & Merilä, J. 2011. Fish age at maturation is influenced by temperature independently of growth. *Oecologia* 167: 435-443.
- Kuusela, K. 2006. Isolated ninespine stickleback population, *Pungitius pungitius* (L.) in northeast Finland: large fish with reduced pelvis. *Verhhandlungen der internationalen Vereinigung für Limnologie* 29: 1409-1412.
- Lankov, A. 2006. Alien invasive species in the north-eastern Baltic Sea: population dynamics and ecological impacts. Estonian Marine Institute report series 14: 52-56.
- Leiner, M. 1940. Kurze mitteilung über den bruptflegenstinkt von stichlingsbastarden. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 4:167-169.
- Loginov, V.V., Klevakin, A.A., Moreva, O.A., Tarbeyev, M.L., Bayanov, N.G. & Darsia, N.A. 2015. The Morphological Characteristics and Feeding of Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius* Linnaeus, 1758) in the Basin of the Cheboksary Reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions* 5(3): 186-193.
- Mattern, Y.M. 2007. Phylogeny, systematics and taxonomy of sticklebacks. P. 1-40 in: Östlund- Nilsson, S., Mayer, I., Huntingford, F.A. (eds.). *Biology of the threespine stickleback*. CRC Press, Taylor & Francis Group, New York.

- Merilä, J. 2013. Nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*): an emerging model for evolutionary biology research. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1289: 18-35.
- Merilä, J. & Eloranta, A.P. 2016. Cannibalism facilitates gigantism in a nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) population. *Ecology of Freshwater Fish* 26: 686-694.
- Merilä, J., Lakka, H.-K. & Eloranta, A. 2013. Large differences in catch per unit of effort between two minnow trap models. *BMC Research Notes* 6: 151.
- Miller, P.J. & Loates, M.J. 1997. *Fish of Britain & Europe*. Collins Pocket Guide. HarperCollinsPublishers.
- Mobley, K.B., Ruiz, R.C., Johansson, F., Englund, G., Bokma, F. 2013. No evidence that stickleback spines directly increase risk of predation by an invertebrate predator. *Evolutionary Ecology Research* 15: 189-198.
- Muus, B.J. 1970. *Fisk I+II*. I: Hvass, H. (red.). *Danmarks Dyreverden Bind 4+5*. Rosenkilde og Bagger.
- NatureServe. 2013. *Pungitius pungitius*. The IUCN Red List of Threatened Species 2013: e.T18878A18236204.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. Fourth Edition. John Wiley & Sons, Inc.
- Nelson, J.S., Grande, T.C. & Wilson, M.V.H. 2016. *Fishes of the World*. Fifth Edition. John Wiley & Sons, Inc.
- Otterstrøm, C.V. 1912. *Danmarks Fauna 11*. Fisk 1. Pigfinnefisk. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Paepke, H.-J. 2001. *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758). P. 277-299 in: Bănărescu, P.M. & Paepke, H.-J. (eds.). *The freshwater fishes of Europe, Cyprinidae 2, Part III: Carassius to Cyprinus, Gasterosteidae*. AULA-Verlag.
- Pichugin, M.Y. 2014. Morphological and Biological Specific Features of Two Species of Nine-Spined Sticklebacks of the Genus *Pungitius* (Gasterosteiformes) from Water Bodies of Western Kamchatka. *Journal of Ichthyology* 54(1): 7-22.
- Rasmussen, E. 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* 11: 1-495.
- Rasmussen, K. & Larsen, L. 1980. Fiskeøkologiske undersøgelser i Ferring Sø 1980. Rapport udarbejdet for Ringkøbing Kommune af: Vandkvalitetsinstituttet.
- Saat, T. & Turovski, A. 2003b. Nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius* (L.). P. 280-283 in: Ojaveer, E., Pihu, E. & Saat, T. (eds.). *Fishes of Estonia*. Estonian Academy Publishers.
- Salminen, M., Erkamo, E. & Salmi, J. 2001. Diet of post-smolt and one-sea-winter Atlantic salmon in the Bothnian Sea, Northern Baltic. *Journal of Fish Biology* 58(1): 16-35.
- Schmidt, R. 1913. *Die Salzwasserfauna Westfalens*. 21. Jahresbericht Der Westfälischen Provinzial-Vereins für Wissenschaft und Kunst für 1912/13.

- Shapiro, M.D., Bell, M.A. & Kingsley, D.M. 2006. Parallel genetic origins of pelvic reduction in vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(37): 13753-58.
- 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. *Molecular Ecology* 19(6): 1147-1161.
- Sigsgaard, E.E., Nielsen, I.B., Carl, H., Krag, M.A., Knudsen, S.W., Xing, Y., Holm-Hansen, T.H., Møller, P.R. & Thomsen, P.F. 2017. Seawater environmental DNA reflects seasonality of a coastal fish community. *Marine Biology* 164:128.
- Sokolowska, E. & Skora, K.E. 2001. Fecundity of ninespine stickleback (*Pungitius pungitius*, L.) in Puck Bay (Baltic Sea, Poland). *Acta Ichthyologica et Piscatoria* 31(1): 45-59.
- Sokolowska, E. & Skora, K.E. 2002. Reproductive cycle and the related and temporal distribution of the ninespine stickleback (*Pungitius pungitius*, L.) in Puck Bay (Baltic Sea). *Oceanologia* 44(4): 475-490.
- Takahashi, H., Møller, P.R., Shedko, S.V., Ramatulla, T., Joen, S.-R., Zhang, C.-G., Sideleva, V.G., Takata, K., Sakai, H., Goto, A. & Nishida, M. 2016. Species phylogeny and diversification process of Northeast Asian *Pungitius* revealed by AFLP and mtDNA markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 99 (2016) 44-52.
- Teacher, A.G.F., Shikano, T., Karjalainen, M.E. & Merilä, J. 2011. Phylogeography and Genetic Structuring of European Nine-Spined Sticklebacks (*Pungitius pungitius*) – Mitochondrial DNA Evidence. *PLoS ONE* 6(5): e19476.
- Tsepkin, E.A. & Sokolov, K.I. 1998. On the quick spreading nine-spined stickleback *Pungitius pungitius* (L.) in Moscow River basin. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya biologiya*. Moscow 3: 37-40.
- Wegner, N. 1991. Stubbegård Sø og Ferring Sø 1989. Fiskeundersøgelse. Rapport til Ringkøbing Amtskommune.
- Wheeler, A. 1969. *The Fishes of the British Isles and North-West Europe*. MacMillan and Co Ltd., London.
- Winther, G. 1879. *Prodromus Ichthyologiae Danicae Marinae*. Fortegnelse over de i danske farvande hidtil fundne Fiske. *Naturhistorisk Tidsskrift* 3. R. 12. B 1-2. H.
- Winther, G., Hansen, H.J. & Jensen A.S. 1907. *Zoologia Danica*. 2. bind. Fiske. H.H. Thieles Bogtrykkeri.
- Wilz, K.J. 1971. Comparative Aspects of Courtship Behavior in the Ten-spined Stickleback, *Pygosteus pungitius* (L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 29(1): 1-10.
- Wootton, R.J. 1976. *The biology of the sticklebacks*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Zander, C.D., Moeller-Buchner, J. & Totzke, H.D. 1984. The role of the sticklebacks in the food web of the Elbe and Eider estuaries (northern Federal Republic of Germany). *Zoologischer Anzeiger* 212 (3-4): 209-222.

Ziuganov, V.V. & Gomeluk, V.Y. 1985. Hybridization of two forms of ninespine stickleback, *Pungitius pungitius* and *P. platygaster*, under experimental conditions and an attempt to predict the consequences of their contact in nature. *Environmental biology of fishes*. The Hague 13(4): 241-251.

Ziuganov, V.V. & Zotin, A.A. 1995. Pelvic girdle polymorphism and reproductive barriers in the ninespine stickleback *Pungitius pungitius* (L.) from Northwest Russia. *Behaviour* 132(13-14): 1095-1098.

Östlund-Nilsson, S. & Mayer, I. 2007. The biology of other sticklebacks. P. 353-372 in: Östlund-Nilsson, S., Mayer, I., Huntingford, F.A. (Eds.). *Biology of the threespine stickleback*. CRC Press, Taylor & Francis Group, New York.