

# Atlas over danske saltvandsfisk

## Trepigget hundestejle

*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758

Af Peter Rask Møller & Henrik Carl



Trepigget hundestejle på 6,9 cm fra Dyvig, Als, 6. november 2013. © 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: Møller, P.R. & Carl, H. 2019. Trepigget 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

Antallet af arter/underarter i slægten *Gasterosteus* har længe været diskuteret og bliver det stadig. Der er tilsyneladende tale om en art, der er under opsplitning i flere arter, og netop derfor er den trepiggede hundestejle gået hen og blevet en af evolutionsbiologernes yndlingsfisk. Den konservative opfattelse er, at der i slægten findes to arter: den vidt udbredte trepiggede hundestejle (*Gasterosteus aculeatus*) og den sortplettede hundestejle (*Gasterosteus wheatlandi*), som kun findes i det østlige Nordamerika mellem Newfoundland og New York (Mattern 2007). Den store variation i antallet af benplader og i andre karakterer har imidlertid bevirket, at der er beskrevet over 45 arter i det, man kan kalde *Gasterosteus aculeatus*-artskomplekset. Overordnet set er de marine bestande relativt ens morfologisk, mens de mange ferskvandsbestande er mere forskellige (Mäkinen et al. 2006). Et dansk studie har også vist, at fiskene i havet herhjemme er genetisk nærmest identiske, mens ferskvandsbestandene er mere forskellige (Pujolar et al. 2017). En fremherskende teori er, at de mange ferskvandsbestande er opstået ved uafhængige isolationsbegivenheder fra en mere eller mindre fælles marin stamform (Bell & Foster 1994). Froese & Pauly (2019) anerkender på nuværende tidspunkt seks arter i slægten – foruden *Gasterosteus aculeatus* og *Gasterosteus wheatlandi* også *Gasterosteus crenobiontus* (fra ferskvandskilder ved en saltsø i Rumænien), *Gasterosteus islandicus* (fra ferskvand på Island), *Gasterosteus microcephalus* (fra Japan og Mexico) og *Gasterosteus nipponicus* (anadrome bestande fra den nordvestlige del af Stillehavet fra Japan til Den Koreanske Halvø og Sakhalin i Rusland). Eschmeyer et al. (2019) anerkender alle ovennævnte med undtagelse af *Gasterosteus microcephalus*. Kottelat & Freyhof (2007) betragter desuden de fortrinsvist marine og rent ferske former i Europa som adskilte arter, henholdsvis *Gasterosteus aculeatus* og *Gasterosteus gymnaurus* – en opsplitning som ikke anderkendes af hverken Froese & Pauly (2019) eller Eschmeyer et al. (2019). I Fiskeatlasset er der ikke skelnet mellem de to former/arter, og indtil videre har vi valgt at regne alle trepiggede hundestejler fra Danmark til *Gasterosteus aculeatus*.

I Europa har man traditionelt opdelt de trepiggede hundestejler i tre former alt efter antallet af benplader: forma *trachurus* (29-35 sammenhængende benplader fra basis af brystfinnen til haleroden), forma *semiarmatus* (8-30 benplader delt i to områder med et bart område midt på kroppen) og forma *leiurus* (0-10 benplader på forkroppen). Det blev antaget, at *semiarmatus* er opstået som hybrid mellem de to andre (Wootton 1976). Den traditionelle forklaring på forskellen i antallet af benplader i bestande i henholdsvis fersk- og saltvand er, at det er miljøet – fx tilstedeværelse af flere rovdyr i saltvand – der ligger til grund for udviklingen af beskyttelse i form af benplader og længere pigge (Hermida et al. 2005). Omvendt er det foreslået, at formerne med få benplader er dannet ved pædomorfose, dvs. at eksemplarer med juvenile træk bliver kønsmodne (Bell 1981). Man kan også forstille sig, at den øgede opdrift i saltvand i nogen grad kompenserer for vægten af de ekstra benplader, som så omvendt vil blive for energikrævende at have i ferskvand. Dette er dog ren spekulation indtil videre.

I Nordamerika er der påvist en opsplitning, hvor to former er opstået i samme vandsystem eller sø. Den ene spiser dyreplankton i vandsøjlen, mens den anden er bundlevende og æder bunddyr (Bentzen & McPhail 1984). Det interessante er, at der også er morfologiske forskelle mellem de to former. Den planktonædende form er slank med mange gællegitterstave og en smal mund og lang snude. Den bundlevende har en høj krop, få gællegitterstave, bred mund og kort snude (Hagen & McPhail 1970).

Genetiske undersøgelser peger på, at den trepiggede hundestejle overlevede sidste istid i mindst fire adskilte områder: ved Sortehavet, i Nordeuropa, i Centraleuropa og i det østlige USA (Mäkinen & Merilä 2008). De danske eksemplarer, der var inkluderet i denne analyse, passer ind i den nordeuropæiske udviklingslinje. Ifølge Kottelat & Freyhof (2007) blev *Gasterosteus aculeatus* og *Gasterosteus gymnaurus* adskilt under sidste istid, men mødtes igen efter istiden og danner nu en hybridzone langs Den Engelske Kanal, den sydlige del af Nordsøen og Østersøen. En undersøgelse

af de trepiggede hundestejler i Zoologisk Museums samling viste, at begge former samt mellemformen/hybriden (forma *semiarmatus*) er udbredt i hele landet, og undersøgelsen bekræftede, at formen med få benplader var mest almindelig i ferskvand, mens den med benplader langs hele kroppen var mest almindelig i salt- og brakvand (Rasmussen 2010). Efter at en kraftig tsunami ramte Japan i 2011, har man observeret, hvordan trepiggede hundestejler af arten *Gasterosteus nipponicus* fra havet er blevet skyllet ind i ferskvandsdamme, hvor de har dannet hybrider med ferskvandsbestande af *Gasterosteus aculeatus* (Kume et al. 2018). Herudover kendes der ikke hybrider mellem trepigget hundestejle og andre arter i naturen, idet den komplicerede parringsadfærd effektivt forhindrer krydsning. Den sortplettede hundestejle og den trepiggede hundestejle lever sammen i dele af Nordamerika, men end ikke i laboratoriet er det lykkedes at fremavle hybrider mellem de to. Imidlertid er det med kunstig befrugtning lykkedes at lave hybrider mellem nipigget hundestejle og trepigget hundestejle. De fleste unger var dog sterile, og de få, der ikke var det, udviste ikke parringsadfærd (Leiner 1940).

Det officielle danske navn er trepigget hundestejle (Carl et al. 2004). Det er et navn, der er stammer fra Krøyer (1838-40), som skriver, at den før da blev kaldt hundstag, hundestak, hundtang, hundestage, hundestigle, hundestigel, hundestegl, grundstikkel og hundestejle. Stavemåden hundestejle ses for øvrigt første gang brugt hos Pontoppidan (1763). Fælles for alle de gamle navne er, at de var fælles for den trepiggede og nipiggede hundestejle. Man ser stadig ofte navnet hundestejle brugt uden angivelse af art, hvilket er uheldigt, da det giver anledning til forveksling. Navnet hundestejle kommer så vidt vides af fiskens grådighed (hunde) og de stikkende pigge på ryggen (stjle). Ordet hundestejle brugtes tidligere også nedsættende om småbørn og magre personer (Brøndegaard 1985). Slægtsnavnet *Gasterosteus* betyder ”med benet bug” – en henvisning til bækkenbenene, der er sammenvoksede i hele deres længde, så de danner et skjold mellem bugfinnerne (Krøyer 1838-40). Artsnavnet *aculeatus* betyder pigget (Kullander & Delling 2012).

### Udseende og kendetegn

Den trepiggede hundestejle er en lille, langstrakt fisk. Kroppen er sammentrykt, og haleroden er slank. Hoved er relativt stort med store, højtsiddende øjne, hvis diameter er omtrent som snuden og overkæben. Der er kun én næseåbning på hver side af snuden. Munden har underbid, når den er lukket. Tænderne er små og kegleformede og sidder tæt i to-tre mere eller mindre regulære rækker (Caldecutt et al. 2001). Hannerne har flere tænder end hunnerne. Formen af gællegitterstave er variabel, idet de er korte hos fisk, der bliver i vandløb, mens de er længere hos vandrestandene (Withler & McPhail 1985). Antallet af gællegitterstave på forreste gællebue er 14-25 (Krueger 2002). Skællene er erstattet af store benplader, som dækker større eller mindre dele af kroppen (se *Systematik og navngivning*). Sidelinjen er fuldstændig og når til halekølen. Fiskene har svømmeblære.

Den forreste rygfinne består af 2-4 (oftest 3) frie pigge, der hver er forsynet med en lille finnehud. De to forreste pigge er mindst dobbelt så lange som den tredje, der sidder så langt tilbage, at finnehuden rører forkanten af den bageste rygfinne. Piggene kan rejses og igen lægges ned, og hundestejlerne kan ”låse” dem fast i rejst position ved hjælp af en lille benplade ved deres basis – typisk for at beskytte sig mod rovfisk. Også bugfinnerne består af en stor pig, som kan rejses og lægges ned, og ved siden af piggen findes en lille blødstråle. Hos visse bestande (ikke i Danmark) mangler fiskene bugfinner. Anden rygfinne og gatfinnen er lige store og sidder langt tilbage på kroppen. Rygfinnen består af 8-14 blødstråler. Gatfinnen har en lille pig forrest efterfulgt af 6-11 blødstråler. Brystfinnerne er store og vifteformede. De består af 9-11 blødstråler. Halefinnen er vifteformet med en svagt konkav bagkant.

Farven varierer meget efter levested, årstid, køn og alder. I salt- og brakvand er fiskene normalt sølvblanke på siderne og bugen, mens ryggen er blågrøn. Fiskene er mørkest om sommeren. Hos ferskvandsformerne (og undertiden hos brakvandsformen) går de mørke farver længere ned på

siderne, og der dannes gerne mønstre, så fiskene fremstår spraglede. Bugen er stadig ret lys. Øjets iris er sølvfarvet. I yngletiden anlægges en spektakulær gydedragt, som er mest udtalt hos hannen. Ryg, sider og øjet bliver stærkt blågrønne, mens struben samt en del af bugen får en kraftig rød farve. Krøyer (1838-40) skriver for øvrigt, at disse farvede hanner kaldes hundestejlekonger. Hos hunnen indskrænker farveændringen sig til, at sider og bug får en messinggul tone, mens ryggens mørke pigment kan fremtræde som tværstriber. Ynglen er nærmest skakternet med brune farver på en sølvfarvet baggrund.

Størrelsen når sjældent op på mere end 8-9 cm hos de havgående bestande, og de fleste forfattere angiver en maksimalstørrelse på 11 cm. Larsen (1977) skriver imidlertid, at hundestejlerne kan blive op til godt 12 cm i havet ved Kamchatka. I samlingen på Zoologisk Museum findes en trepigget hundestejle på 11,3 cm fanget ud for Mariager Fjord i 1885, og det er den største dokumenterede fra Danmark. Feddersen (1889) omtaler en trepigget hundestejle på 11,2 cm fanget i Lillebælt ved Fredericia i 1888. Undertiden rapporteres om hundestejler på 12-17 cm, men i de tilfælde, hvor det har været muligt at tjekke fangsterne, har det drejet sig om tangsnarrer. I ferskvand bliver fiskene normalt kun 6-7 cm, men de kan blive ca. 10 cm (Kottelat & Freyhof 2007). Den største trepiggede hundestejle, der er registreret i ferskvand herhjemme, er et eksemplar på 8,5 cm, der blev fanget ved Egå Engsø i forbindelse med Fiskeatlassets feltarbejde den 22. maj 2007. Ligeledes blev et eksemplar på 8-9 cm fanget af Fiskeatlasset i en sø i Hjørring i juli 2013, men desværre blev den ikke målt præcist. Det skal dog bemærkes, at der kun findes kun findes længdeangivelser for en forsvindende lille del af hundestejlerne i Atlasdatabasen, så der kan sagtens være fanget større eksemplarer. Den officielle danske lystfiskerrekord er et eksemplar på 8,9 cm, der blev fanget i Limfjorden den 24. april 2016.

### ***Forvekslingsmuligheder***

Den trepiggede hundestejle blandes ofte sammen med den nipiggede hundestejle, men det skyldes mere manglende interesse end egentlige problemer med at kende arterne fra hinanden. Fx har mange tusinde registreringer af hundestejler fra bl.a. de tidligere amters vandløbsundersøgelser måttet udelades fra Atlasdatabasen, da det ikke fremgår, om det er trepiggede eller nipiggede hundestejler, der er fanget. I fiskeundersøgelser fra havet har der ikke været de samme problemer, for her fanges hundestejler ikke ret ofte, da de fleste undersøgelser foregår på dybt vand, hvor hundestejler er fåtallige.

De to arter kan ret let kendes fra hinanden, idet den trepiggede hundestejle har 2-4 (oftest 3) pigge foran rygfinnen, mens den nipiggede oftest har 7-12 (oftest 9). Endvidere er de to forreste pigge hos den trepiggede hundestejle meget større end hos den nipiggede hundestejle. Hvis piggene ligger ned, kan de være svære at tælle, men så kan man se forskel på kropsbygningen, for den trepiggede hundestejle er kraftigere bygget end den nipiggede. De to arter adskiller sig også fra hinanden ved, at gællemembranen er vokset sammen med undersiden af hovedet hos den trepiggede hundestejle, mens den er fri fra undersiden af hovedet hos den nipiggede.

Fra Danmark kendes også eksempler på, at trepiggede hundestejler fra havet er blevet forvekslet med familiens tredje danske art, tangsnarren. Tangsnarren er dog ret let at kende, da den har 14-17 frie pigge på ryggen og en påfaldende lang halerod. Endelig kendes eksempler på, at trepiggede hundestejler er blevet forvekslet med små hestemakreller – sandsynligvis fordi hestemakrellernes store kølskæl kan minde lidt om hundestejlernes benplader. De to arter adskiller sig dog fra hinanden på mange områder. Fx har hestemakreller ikke frie pigge på ryggen, men to rygfinner, og hestemakrellernes bugfinner er heller ikke omdannede til en stor pig. Endvidere er halefinnens bagkant svagt konkav hos den trepiggede hundestejle, mens den er dybt kløftet hos hestemakrellen.

## Udbredelse

### *Generel udbredelse*

Artens udbredelse afhænger af, om man følger den traditionelle taksonomi, der kun anerkender to arter i slægten, eller om man splitter slægten op i flere arter. Traditionelt har man ment, at udbredelsen strakte sig hele vejen rundt om Jorden på den nordlige halvkugle i ferskvand og kystnære farvande, hovedsagelig mellem 35 og 70° N (Banister 1986). Udbredelsesområdet er dog ikke sammenhængende, og der findes mange steder kyststrækninger og regioner, hvor arten ikke forekommer.

Med den traditionelle opfattelse findes arten i fersk- og saltvand på begge sider af Nordamerika – i den vestlige del fra Beringshavet og Alaska til Mexico og i den østlige del fra Baffinøen og vestsiden af Hudsonbugten til North Carolina (Page & Burr 1991; Krueger 2002). I Asien findes de fra Sibirien til Korea herunder ved Japan. I Grønland findes den på vestsiden op til Upernavik og på østsiden til Ella Ø (Møller et al. 2010). I Europa og den vestlige del af Asien findes de fra Sortehavet og Det Kaspiske Hav gennem middelhavslandene til næsten hele Nordvesteuropa, herunder De Britiske Øer og Færøerne. På sydsiden af Middelhavet findes de kun ved Algeriet. De findes overalt ved Skandinaviens kyster samt i store dele af de ferske vande. Mod nordøst findes de til området omkring Novaja Semlja (Andriashev 1954), og den er blevet mere almindelig i åbent russisk farvand i de senere årtier (Dolgov 2006). Trepiggede hundestejler er også fundet ved og på Svalbard (Svenning et al. 2015).

Vælger man at følge opsplitningen i flere arter, hører de trepiggede hundestejler fra ferskvand på Island (men ikke i havet omkring øen) til arten *Gasterosteus islandicus* (Kottelat & Freyhof 2007), og de trepiggede hundestejler fra anadrome bestande den nordvestlige del af Stillehavet fra Japan til Den Koreanske Halvø og Sakhalin i Rusland hører til arten *Gasterosteus nipponicus* (Higuchi et al. 2014). Desuden regnes de trepiggede hundestejler fra middelhavsområdet og Den Iberiske Halvø til arten *Gasterosteus gymnurus*. Denne arts udbredelsesområde overlapper for øvrigt med *Gasterosteus aculeatus* i store dele af Nordvesteuropa, herunder i Danmark. Det skal dog bemærkes, at langt fra alle forfattere anerkender *Gasterosteus gymnurus* som en selvstændig art.

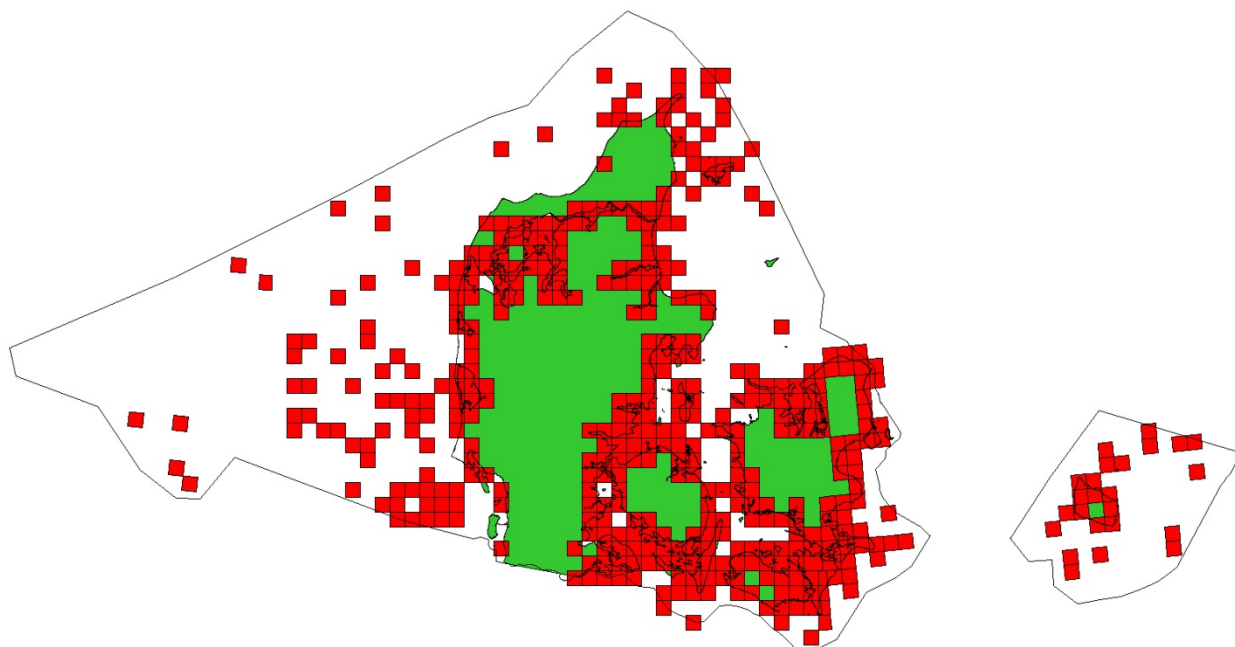
### *Udbredelse i Danmark*

Den følgende gennemgang omhandler udelukkende udbredelsen i havet, da udbredelsen i ferskvand, hvor arten er almindelig næsten overalt i landet, er grundigt behandlet i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. Krøyer (1838-40) skriver, at den trepiggede hundestejle er hyppigst i brakvand herhjemme, men at den også findes i selve havet. Af mere konkrete oplysninger nævner han, at den benyttes som agn i Limfjorden ved Mors. Winther (1879) skriver, at arten er udbredt overalt, og at den er mest talrig på bevoksede steder i fjorde samt i lune bugter på kysterne af Øresund og Bælterne fra strandkanten og ud til ca. 10 meters dybde. Konkrete fangstoplysninger fra 1800-tallet er dog begrænsede, ligesom det er for de fleste andre almindelige småfisk uden kommerciel interesse. I samlingen på Zoologisk Museum og findes fra slutningen af 1800-tallet fx eksemplarer fra Bandholm, Christianshavn, Hellebæk, Holbæk Fjord, Kalvebod Strand, Kolding, Limfjorden, Mariager Fjord, Ringkøbing Fjord, Skallingen, Snekkersten, Stege, Svendborgsund og Vordingborg Bugt – alle fangster der sammen med forskellige litteraturkilder er vidnesbyrd om en stor udbredelse.

Op gennem første halvdel af 1900-tallet er det småt med konkrete registreringer, men at arten i perioder har været ganske talrig, vidner den stedvise kommercielle udnyttelse om (se *Menneskets udnyttelse*). Fra anden halvdel af 1900-tallet findes i Atlasdatabasen adskillige hundrede registreringer fra nærmest alle dele af vore farvande. Specielt har undersøgelser udført af Danmarks Fiskeriundersøgelser (nu DTU Aqua) og undersøgelser i ICES-regi bidraget med mange registreringer. Disse undersøgelser har også vist, at arten jævnlige træffes langt fra kysterne (særligt i Nordsøen) – og undertiden i stort antal. I slutningen af januar 1989 blev trepiggede hundestejler fx

observeret i enorme mængder ved Danfeltet, der ligger ca. 200 km vest for Esbjerg (pers. komm. Karsten Dahl).

Det er dog først fra årtusindeskiftet og frem, at arten for alvor er blevet registreret i havet – bl.a. som følge af Fiskeatlassets kortlægningsindsats. Således er ca. 90 % af alle registreringer i databasen fra perioden fra 2000 til 2017. Kortlægningen viser, at arten i princippet kan træffes overalt langs kysterne herhjemme, men at det især er i de indre farvande, at de er talrige. Tætheden er ofte størst på beskyttede kyster med bevoksning, fx i fjorde, bugter og ikke mindst ved moler og havne, hvor der ofte salmer sig store stimer. Langs de mere åbne kyster i fx det nordlige Kattegat er arten mere fåtallig, men ved havne og andre egnede levesteder, findes den. Langs Vestkysten er den kun registreret meget få gange. Det skyldes formentlig en kombination af relativt lav tæthed og en utilstrækkelig kortlægningsindsats, da Vestkysten sjældent lader sig undersøge med fx snorkling. Den er dog fundet i adskillige af Vestkystens havne, og i fx Ringkøbing Fjord og Nissum Fjord er den almindelig. Trepiggede hundestejler er også fanget utallige gange i forbindelse med fiskeundersøgelser langt ude i Nordsøen og Skagerrak. Fx modtog Fiskeatlasset i slutningen af 2018 et eksemplar fanget ca. 120 km vest for Hanstholm. Selv midt ude i Nordsøen vest for dansk farvand optræder den spordisk (Daan 2015). Også i den nordlige del af Kattegat er den registreret langt fra land adskillige gange, og det samme gælder farvandet omkring Bornholm.



Figur 1. Udbredelse af trepigget hundestejle i danske havområder.

### **Kortlægning**

I ferskvand er arten uhyre let at kortlægge, da den findes vidt udbredt i vandløb, der rutinemæssigt elfiskes. I saltvand forholder det sig lidt anderledes, da langt hovedparten af de officielle fiskeundersøgelser foregår på åbent vand et stykke fra kysten, hvor hundestejler er fåtallige. I forbindelse med erhvervsfiskeri anvendes desuden oftest redskaber, der ikke tilbageholder fisk af den størrelse. Når der i Atlasdatabasen alligevel findes langt over 4.000 registreringer af trepiggede hundestejler i havet, skyldes det, at den er meget almindelig ved store dele af vore kyster og lader sig fange med en række forskellige redskaber – fx biologiske oversigtsgarn, rejeruser, åleruser, finmaskede trawl og vod. I forbindelse med Fiskeatlassets feltarbejde har især snorkling vist sig at være en effektiv metode, og i Atlasdatabasen findes ved udgangen af 2017 knap 700 registreringer fra snorkling. Også fiskeri med rejehov/ketsjer er en meget effektiv fangstmetode, der står for ca. 400 registreringer. Endelig kan man på havnene ofte se hundestejlerne fra kanten. Godt 160 registreringer er gjort på den måde.

## Biologi

### *Levesteder og levevis*

Den trepiggede hundestejle findes på en lang række levesteder i både ferskvand, brakvand og saltvand. Den foretrækker steder med megen grøde, der tjener som skjulested og er vigtig i forbindelsen med redebygningen. Den kan dog sagtens være talrig på steder uden nævneværdig grøde, når blot der ikke er for mange rovfisk. I ferskvand er det en udpræget vandløbsfisk, der findes i både grøfter, småbække og store vandløb, hvor den foretrækker områder med strømlæ – fx mellem planter eller i høller, bagvande og lignende. Trepiggede hundestejler er ikke gode til at forcere fald og spærringer. Af samme grund kan store stimer ofte ses neden for opstemninger, sluser og lignende. Fx er den fundet i stort antal neden for Tangeværket i forbindelse med Fiskeatlassets undersøgelser.

Den findes også i søer mange steder, men er sjældent ret dominerende her. I søer optræder den som en udpræget pionerart, der hurtigt bliver talrig, når der blot ikke er for mange rovfisk, fx efter en fiskedød, i nyetablerede eller biomanipulerede søer. Sådanne kortvarige perioder med masseforekomst af trepiggede hundestejler kendes fra fx Oldenor på Als og Søbygård Sø ved Hammel (pers. komm Søren Berg) og store tætheder er også fundet i en række småvande i forbindelse med Fiskeatlassets feltarbejde.

I havet er den som nævnt mest almindelig i beskyttede brakvandsområder med megen vegetation. Typisk er den mest almindelig i tangbæltet på lavt vand (0-5 m) samt i ålegræsbelte på lidt dybere vand. Fx nævner Petersen (1886) at den i Kattegat bl.a. findes i ålegræsbelte syd for Læsø og langs den jyske kyst fra Djursland til Læsø Rende. Den træffes som nævnt også langt fra kysten på åbent hav i områder uden mulighed for skjul. Fænomenet er også kendt fra Barentshavet (Pethon 1985) og Stillehavet, hvor trepiggede hundestejler er fundet mere end 1.000 km fra land (Quinn & Light 1989). Det er endnu uvist, om de fisk, der træffes langt fra kysterne, er vandret aktivt hertil eller blot er drevet med strømmen på vej mod deres undergang. Atlasdatabasen rummer oplysninger om adskillige fangster på mere end 50 meters dybde, og den dybeste registrerede fangst fra danske farvande blev gjort på 104 meter dybde i Skagerrak den 13. januar 2014 i forbindelse med en fiskeundersøgelse. I ICES-regi er arten fanget helt ned til 331 meters dybde, men når fiskene findes på åbent hav, lever de ofte pelagisk, og de kan være kommet ind i trawlet på vej op eller ned (Daan 2015).

I yngletiden findes hundestejlerne enkeltvis, parvis eller nogle få eksemplarer sammen. Uden for yngletiden lever fiskene ofte som stimefisk. Ynglen findes gerne i småstimer, og om efteråret samler fiskene sig ofte i større stimer. I nogle havne ser man om vinteren fx kæmpemæssige stimer samle sig. I forbindelsen med Fiskeatlassets feltarbejde er det bl.a. observeret i Mosede Havn. I Kronborgbugten ved Helsingør blev der også observeret helt enorme stimer i forbindelse med Fiskeatlassets snorkling den 26. april 2011. Når fiskene svømmer, sker det som regel i små rygvisse bevægelser.

Trepiggede hundestejler tåler store udsving i saltkoncentrationen og klarer uden problemer 35 ‰. Johnsen (1945-46) citerer en tysk artikel for oplysninger om, at de er fundet i strandpytter med helt op til 58,9 ‰ salt. Det hævdes undertiden, at den taber evnen til at leve i saltvand i gydetiden og må søge mod brak- og ferskvand, hvis den ikke skal dø af saltbelastningen (Larsen unpubl.). Dog er der ved flere lejligheder rapporteret om gydning i egentligt saltvand – fx fra Japan (Kume et al. 2006), men disse trepiggede hundestejler er siden flyttet til en selvstændig art, *Gasterosteus nipponicus*. Der er heller ikke kendskab til, at der sker indtræk fra havet til vandløbene på noget tidspunkt af året herhjemme. Også med hensyn til temperaturudving er den hårdfør, idet den tåler helt op til knap 29 °C (Jordan & Garside 1972).

### **Fødevalg**

Den trepiggede hundestejle lever primært af små krebsdyr og vandinsekter, og den beskrives ofte som grådig, da den er meget aktivt fødesøgende og gerne kaster sig glubsk over selv større byttedyr. I søer består føden hovedsagelig af dafnier og vandløpper, og bundlevende føde som fx dansemyggelarver ædes stort set kun, når der er mangel på dyreplankton (Ibrahim & Huntingford 1989). I nogle nordamerikanske søer har det dog vist sig, at bestanden er opdelt i to typer, der æder henholdsvis dyreplankton og bunddyr (Bentzen & McPhail 1984) – et fænomen, som også kendes fra fx helt og fjeldørred. I den tid hannen vogter æg og unger, tager han kun lidt føde til sig. Det sker dog ikke sjældent, at hannerne tager på rov i hinandens reder og æder æg og unger, hvis en anden han er uopmærksom et øjeblik. Også hunnerne kan finde på at æde æg og unger i rederne, og også de fritsvømmende unger risikerer at blive ædt af de voksne (Wootton 1976). Også andre fisks æg og unger ædes, det gælder fx sild, tobiser, sandkutling og heltling (Saat & Turovski 2003a). I akvarier er trepiggede hundestejler også kendt for at nippe af andre fisks finner (pers. komm. Bernt René Voss Grimm).

I Danmark er fødebiologien undersøgt i en række fjorde, og Blegvad (1916) fandt ved 57 undersøgelser af i alt 736 eksemplarer, at pungrejer var det vigtigste bytte efterfulgt af vandløpper, dafnier, insekter og fiskeæg. Senere fandt Muus (1967), at vandløpper var det vigtigste bytte i brakvandsområder.

### **Reproduktion og livscyklus**

De fleste bestande i ferskvand gyder første gang allerede som etårige, mens vandreformene normalt er to år, når den første gang vender tilbage til vandløbene for at gyde (Kottelat & Freyhof 2007). I brakvandsområder – bl.a. i danske farvande – yngler fiskene også i havet. Petersen (1892) omtaler således gydning i Holbæk Fjord og Roskilde Fjord i 1890. Også i forbindelse med Fiskeatlantets undersøgelser er der registreret gydning i havet adskillige steder – typisk i de indre dele af fjordene eller i andre beskyttede og ofte ret brakke områder. Gydetiden ligger normalt fra april til juli, eller omtrent når temperaturen når over 12 °C (Kottelat & Freyhof 2007). Krueger (2002) citerer en canadisk undersøgelse for oplysninger om, at de trepiggede hundestejler ved New Brunswick ved den østlige del af Canada yngede ved temperaturer på 5-28 °C. Derudover kan det forekomme, at fiskene yngler igen i det tidlige efterår. Herhjemme er dette påvist i Vesperne ved afløbet fra den brakke Ferring Sø i Vestjylland (Larsen unpubl.).

Selve legen begynder med, at hannen graver en lille fordybning i bunden, hvor han bygger en rede af forskellige plantedele. Reden "limes" sammen ved hjælp af en slimtråd, som dannes af et sekret fra nyrerne (se *Tangsnarre*). Reden måler op til 10 cm i diameter og er forsynet med en enkelt åbning. I forbindelse med redebygning, parring, æg- og yngelpleje er hannen meget aggressiv over for andre hanner, især hvis disse også er i gydedragt. Det kan udvikle sig til vilde kampe, før en rival er jaget på porten. Hvis det derimod er en gydemoden hun, der nærmer sig, indleder hannen en parringsdans omkring den, hvorefter hunnen lidt efter lidt lokkes eller tvinges ind i reden. Derefter støder hannen rytmisk snuden mod hunnens bagkrop, hvorved æglægningen igangsættes. Når æggene er lagt, bryder hunnen ud gennem redens bagende, hvorpå hannen straks indfinder sig og befrugter æggene. Op til syv hunner lokkes til at lægge æg i samme rede, som kan rumme op til ca. 1.000 æg. Æggene vogtes af hannen, som også vifter frisk vand hen over dem med brystfinnerne. Døde æg fjernes (ædes) løbende, og falder der levedygtige æg ud af reden, bliver de enten ædt eller lagt tilbage. Efterhånden som fostrene vokser og iltforbruget øges, laver hannen ekstra huller i reden for at øge vandudskiftningen. Hver han kan bygge op til 5 reder i løbet af ynglesæsonen (Wootton 1976).

Antallet af æg afhænger først og fremmest af hunnens størrelse. Ved en undersøgelse fra Østersøen varierede antallet fra 32 til 441 æg pr. gydning (Saat & Turovski 2003a). Ved det østlige Nordamerika har man fundet op til 838 æg (Krueger 2002). Hvis der er tilstrækkelig med føde, kan



en stor hun i løbet af et par måneder gyde op til 15-20 gange og afgive en mængde rogn, der i vægt svarer til to-tre gange sin egen vægt (Wootton 1976). Æggene måler 1,0-1,9 mm i diameter (Dauod et al. 1985; Miller & Loates 1997). Klækningen sker efter ca. 4-30 dage alt efter temperaturen. Ved 19 °C sker klækningen efter 8 dage, mens den først sker efter 30 dage ved 8 °C (Muus & Nielsen 1998; Daan 2015). Larverne måler 2-5 mm og har en stor blommesæk (Miller & Loates 1997; Daan 2015). Yngelplejen fortsætter op til 15-20 dage efter klækningen, og hvis en af ungerne stikker af fra reden, henter hannen den hurtigt tilbage ved at fange den med munden (Winther et al. 1907).

Mange trepiggede hundestejler dør efter gydeperiodens afslutning, og afhængig af, hvor når de er blevet kønsmodne, sker det ofte som et- eller toårige. Mange forfattere skriver, at trepiggede hundestejler højst bliver 3-4 år gamle. Hundestejler i stationære bestande i Nordamerika kan dog blive helt op til 8 år gamle (Reimchen 1992).

### **Vækst og økologi**

Væksten bliver kun sjældent undersøgt, eftersom ørestenene er vanskelige at aldersaflese, og fordi der ikke findes skæl. Man kan dog tælle vækstringe i gællelåg, benplader og pigge. I et irsk vandreservoir målte fiskene kun 2 cm efter det første år, og de følgende år blev de henholdsvis ca. 3, 4 og 5 cm (Dauod et al. 1985). Det mest normale er dog, at de måler ca. 4 cm efter det første år, og at væksten herefter hurtigt aftager. I Ferring Sø i Vestjylland opnåede årsynglen en længde på ca. 3-4 cm sidst på sommeren, og de gydede ved en længde på ca. 6 cm året efter (Berg 1991).

De relativt kraftige pigge giver den trepiggede hundestejle en vis beskyttelse mod at blive ædt. Fx er det påvist, at gedder og aborrer i et forsøgsakvarium tog flere nipiggede hundestejler og forskellige karpefisk end trepiggede hundestejler (Hoogland et al. 1956). Alligevel bliver trepiggede hundestejler ædt af en lang række rovfisk – bl.a. gedder, aborrer, torsk, ørreder, laks og hornfisk. Også fugle som fx stor skallesluger (*Mergus merganser*), toppet skallesluger (*Mergus serrator*), havterne (*Sterna paradisaea*) og skarv (*Phalacrocorax carbo*) kan have trepiggede hundestejler som en vigtig del af menuen (Saat & Turovski 2003a). En af den trepiggede hundestejles værste fjender er ålen, der også æder æggene i hundestejlens rede. Ofte finder man hele reder med æg i maven på ål, hvilket tidligere ofte blev mistolket som ålens egne æg (Larsen 1977).

Når trepiggede hundestejler optræder i tætte bestande, kan de have stor betydning for søers miljøtilstand. Det gælder særligt i brakvandssøer eller søer, der er i ubalance – fx nyanlagte søer eller biomanipulerede søer. I førnævnte Ferring Sø forårsagede en kraftig belastning med næringsalte, at vandet blev meget uklart, og næringsbelastningen førte også til, at antallet af fiskearter faldt fra 11 i 1971 til 3 (tre- og nipiggede hundestejler samt ål) i 1989 (Rasmussen & Larsen 1980; Wegner 1991). Hundestejlerne stortrivedes imidlertid i den 320 ha store forurenede sø, og det blev anslået, at der var 5-10 millioner trepiggede hundestejler svarende til 7,5-15 tons (Berg 1991). De mange hundestejler, som åd løs af søens dyreplankton, medførte, at planktonalgerne blev græsset så lidt, at søen på trods af faldende næringsstofindhold forblev meget uklar, så der blev lavet forsøg med at udsætte regnbueørreder, der skulle æde hundestejlerne (Søndergaard et al. 1995). I bugten ved Riga har man estimeret, at de trepiggede hundestejler årligt æder 200.000 ton plankton og bunddyr (Saat & Turovski 2003a). Den trepiggede hundestejles effekt på dyreplanktonet er også påvist i akvarieforsøg, hvor tætheder på over 4-6 fisk pr. kvadratmeter betød, at de større dafnier blev erstattet med mindre vandløpper og hjuldyr, og at algebiomassen blev større og sigtbarheden mindre (Jakobsen et al. 2003).

Hundestejler æder æg og yngel af andre fisk, og de er derfor ofte blevet regnet som skadedyr. Hundestejlernes prædation er fx nævnt som en mulig forklaring på nedgangen af geddebestanden i den svenske skærgård (Nilsson 2006). Laurent (1972) skriver, at udsatte trepiggede hundestejler havde en del af skylden for tilbagegangen af helt (*Coregonus* sp.) i Geneve-søen, der ligger på grænsen mellem Frankrig og Schweiz. I Bodensøen på grænsen mellem Tyskland, Østrig og

Schweiz har man set et fald i væksten hos heltene (*Coregonus wartmanni*) som følge af fødekoneurrence efter introduktion af trepiggede hundestejler (Rösch et al. 2017). Pfaff (1950) nævner, at trepiggede hundestejler især gør skade på ørredynglen, og i Dansk Fiskeriforenings Medlemsblad nr. 20, 1902 omtales fx en episode, hvor trepiggede hundestejler i løbet af et par dage havde ædt 5.000 stk. ørredyngel, der var udsat i en dam. Det hævdes også, at den ved masseforekomst skal kunne ødelægge rejefiskeriet. Selve prædation på rejerne er dog kun en del af problemet. I begyndelsen af 1900-tallet berettes det fx, hvordan hundestejlerne var så talrige i Præstø Fjord, at de på en halv time kunne fylde rejeruserne til bristepunktet, så der ikke var plads til rejer og ydermere gjorde ruserne så tunge, at de var umulige at løfte ind i bådene (Nielsen 1902). I begyndelsen af 1900-tallet kom det endda så vidt, at Dansk Fiskeriforenings bestyrelse afsatte penge til at få hundestejlen bekæmpet på de værst plagede steder, fx ved Kalvehave (Bøvings-Petersen 1910; Malm 1910). Otterström (1912) påpeger dog, at bekæmpelsesfiskeri er nytteløst, da det blot mindsker kannibalismen, hvorved overlevelsen af ungerne stiger, og bestanden allerede det følgende år er på fode igen. Nu betragtes hundestejler normalt ikke længere som skadedyr.

### **Forvaltning, trusler og status**

Den trepiggede hundestejle er en vidt udbredt og meget almindelig fisk – både herhjemme og i udlandet, og på den internationale rødliste opfattes den som Livskraftig (LC) (NatureServe 2015). Det samme gælder på den danske rødliste for ferskvandsfisk (Carl et al. 2010). Det er muligt, at de mange spærringer, reguleringer og forureningsulykker ligesom for alle andre vandrefisk har haft en negativ effekt og eventuelt ligefrem har udryddet den visse steder i ferskvand herhjemme, men udryddelse af fjender som ørreder har uden tvivl haft en større positiv effekt, da trepiggede hundestejler er meget hårdføre og ofte trives på steder, hvor der ikke er ret mange andre fisk. Ligeledes kan overfiskning af fx ål og torsk have haft en positiv betydning for udbredelsen i havet. Bl.a. blev de meget store forekomster, man så i fx Odense Fjord i 1941, kædet sammen med, at torsken var væk fra fjorden (Anon. 1941b). Senere har man også kædet masseforekomster sammen med forurening med næringssalte. Arten er som de fleste andre småfisk hverken omfattet af fredningstid eller mindstemål.

### **Menneskets udnyttelse**

Den trepiggede hundestejle har ikke nogen fiskerimæssig betydning herhjemme i vore dage, men tidligere har den lokalt i perioder været genstand for et stort fiskeri. I kvartærzoologiske udgravninger er trepiggede hundestejler ofte en af de mest almindelige fiskearter, så tilsyneladende spillede de en rolle som spisefisk i stenalderen (Enghoff 1994). Senere blev hundestejlerne herhjemme især anvendt som agn i langlinefiskeriet efter ål (Hansen 1910; Malm 1910). Der er i perioder også fisket målrettet på hundestejlerne til produktion af olie/tran og fiskemel, og affaldet fra tranproduktionen blev brugt som gødning på markerne eller som foder til fx høns, svin og ænder (Winther et al. 1907; Anon. 1941a; Baggerman 1957; Saat & Turovski 2003a). Under Anden Verdenskrig blev hundestejler populære som aldrig før, og de blev især benyttet til produktion af olie (især til oliefarver). Fiskeriet foregik i bl.a. Hjarbæk Fjord, Odense Fjord, Præstø Fjord, ved Kalvebod Strand og ved Sydsjælland (anon. 1942). Alene i Odense Fjord fangedes op til 200 ton hundestejler om måneden, og fiskeriet beskæftigede i 1941 30-40 fiskere ved Lumby og Seden (Anon. 1941b; Brøndegaard 1985). I 1970'erne blev der i området ved fx Kalvehave på Sydsjælland årligt fanget 600-1.000 tons i vod, når fiskene samledes i store stimer i november-december. Fiskene blev brugt til fiskemel, men fiskeriet ophørte, da man i stigende grad gik over til udelukkende at fiske med bundgarn i området (Larsen upubl.). Senere er hundestejlerne kun landet sporadisk. Fx blev der ifølge Dansk Fiskeritidende nr. 2, 1989 fanget ca. 400 ton hundestejler i Sønderborg Bugt i julen 1988.

I udlandet (bl.a. ved de tyske Haff'er i Østersøen og i Hvidehavet) har fiskeriet haft et endnu større omfang end herhjemme. Fx nævner Fiskeritidende nr. 17, 1884, at hundestejlefiskeriet ved Pillau ved indløbet til Frische Haff gav et udbytte på 2.200 centner (110.000 kg) tran til en værdi af ca.

45.000 kr. Det var mange penge dengang. Otterstrøm (1912) skriver, at fangsterne ved Pillau svinger mellem 650 og 1.500 ton årligt. Saat & Turovski (2003a) skriver, at der blev fanget 3.947 ton hundestejler ved Estland i 1974. Også i dag fanges nogle steder betydelige mængder. Ifølge FAO (2014) var de samlede landinger af arten i perioden 2005-2012 årligt mellem 1.661 og 3.247 ton. Heraf stod Rusland for hovedparten.

I ferskvand har arten næppe nogen sinde haft den store betydning andet end som agn, men før det blev almindeligt at holde tropiske fisk i akvarier, blev den trepiggede hundestejle brugt som akvariefisk. Som nævnt er den dog kendt for at nippe af andre fisks finner i akvarier, og hannernes territoriale adfærd kan også give problemer i akvarier (Wheeler 1969). Omvendt er det let at få trepiggede hundestejler til at yngle i fangenskab, hvorved man kan iagttage den interessante ynglebiologi.

Størst betydning har den i dag som forsøgsfisk i forskningslaboratorier. Den specielle parringsadfærd er et klassisk emne i adfærdsbiologien, kulminerende med den hollandske biolog Nikolaas Tinbergens studier (Tinbergen 1951) – der gav ham en Nobelpris i 1973. Dens morfologiske variation og åbenlyse igangværende artsdannelse bliver i stigende grad brugt i evolutionsbiologi og forskellige genetiske discipliner som fx ”functional genomics”, hvor man undersøger, hvilke gener der er ansvarlige for forskellige morfologiske karakterer (Peichel et al. 2001). Arten er også blevet brugt som miljøindikator – ligesom man kender det fra fx zebrafisk (*Danio rerio*) og guppy (*Poecilia reticulata*). Den trepiggede hundestejle er med andre ord gået hen og blevet en ”supermodel”, og der er skrevet tusindvis af videnskabelige artikler om den, ligesom den har sin egen internationale videnskabelige konference (Östlund-Nilsson et al. 2007).

## Referencer

Andriashev, A.P. 1954. Fishes of the Northern Seas of the U.S.S.R. (Ryby severnykh morei SSSR). Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1964.

Anon. 1941a. Den efterstræbte Hundestejle. Dansk Fiskeritidende 51: 501.

Anon. 1941b. Hundestejlen er kommet i Kurs. Dansk Fiskeritidende 47: 460.

Anon. 1942. Indbringende hundestejlefiskeri. Ferskvandsfiskeribladet 11: 201.

Baggerman, B. 1957. An experimental study on the timing of breeding and migration in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) Archives néelandaises de zoologie 12: 105-318.

Banister, K. 1986. Gasterosteidae. P. 640-643 in: Whitehead, P.J.P, Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.). Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, volume II. Unesco.

Bell, M.A. 1981. Lateral plate polymorphism and ontogeny in *Gasterosteus aculeatus* superspecies on the Pacific coast of North America. Systematic Zoology 25: 211-227.

Bell, M.A. & Foster, S. 1994. The Evolutionary Biology of the threespine stickleback, Oxford University Press, Oxford.

Bentzen, P. & McPhail, J.D. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): specialization for alternative trophic niches in the Enos Lake species pair. Canadian Journal of Zoology 52: 2280-2286.

- Berg, S. 1991. Vurdering af mulighederne for at udføre biomanipulation i Ferring Sø. Rapport udarbejdet for Ringkjøbing amtskommune.
- Blegvad, H. 1916. Om fiskenes føde i de indre danske farvande indenfor Skagen. Beretning til Landbrugsministeriet fra Den danske Biologiske Station XXIV: 17-72.
- Brøndegaard, V.J. 1985. Folk og Fauna 1. Rosenkilde og Bagger, Viborg, Danmark.
- Bøving-Petersen, J.O. 1910. Hundestejlens Udryddelse. Dansk Fiskeritidende 25: 315-316.
- Caldecutt, W.J., Bell, M.A., Bell & Buckland-Niks, J.A. 2001. Sexual dimorphism and geographic variation in dentition of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Copeia 4: 936-944.
- 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.
- 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.
- Dauod, H.A., Bolger, T. & Bracken, J.J. 1985. Studies on the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. from an Upland Irish Reservoir System. Irish Fisheries Investigations Series A (Freshwater) No. 27.
- Dolgov, A.V. 2006. New Data on the Distribution of Rare and New Fish Species in Russian Waters of the Barents Sea. Journal of Ichthyology 46(2): 139-147.
- Ehrenbaum, E. 1905-1909. Eier und Larven von Fischen des Nordischen Planktons. Verlag von Lipsius & Tischer.
- Enghoff, I.B. 1994. Fishing in Denmark during the Ertebølle period. International Journal of Osteoarchaeology 4: 65-96.
- 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>.
- FAO 2014. FAO yearbook 2012. Fishery and Aquaculture Statistics. Food and Agriculture Organisation of the United Nations.
- Fedderson, A. 1889. Fiskene paa Udstillingen 1888. Særtryk af Fiskeritidende nr. 12, 13, 14 og 15 for 1889.
- Froese, R. & Pauly, D. (eds.) 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org).
- Hagen, D.W. & McPhail, J.D. 1970. The species problem within *Gasterosteus aculeatus* on the Pacific Coast of North America. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 27: 147-155.
- Hansen, L. 1910. Hundestejlen. Dansk Fiskeritidende 29: 268-369.

- Hermida, M., Fernández, J.C., Amaro, R. & San Miguela, E. 2005. Morphometric and meristic variation in Galician threespine stickleback populations, northwest Spain. *Environmental Biology of Fishes* 73: 189-200.
- Higuchi, M., Sakai, H. & Goto, A. 2014. A new threespine stickleback, *Gasterosteus nipponicus* sp. nov. (Teleostei: Gasterosteidae), from the Japan sea region. *Ichthyological Research* 61: 341-351.
- Hoogland, R., Morris, D. & Tinbergen, N. 1956. The spine of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as a means of defence against predators (*Perca* and *Esox*). *Behaviour* 10: 200-230.
- 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.
- Ibrahim, A.A. & Huntingford, F.A. 1989. The role of visual cues in prey selection in three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ethology* 81: 265-272.
- Jakobsen, T.S., Hansen, P.B., Jeppesen, E., Grønkjaer, P. & Søndergaard, M. 2003. Impact of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* on zooplankton and chlorophyll a in shallow, eutrophic, brackish lakes. *Marine Ecology, Progress series* 262: 277-284.
- Johnsen, P. 1945-46. The rock-pools of Bornholm and their fauna. *Videnskabelige Meddelelser fra Naturhistorisk Forening* 109: 1-53.
- Jordan, C.M. & Garside, E.T. 1972. Upper lethal temperature of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (L.), in relation to thermal and osmotic acclimation, ambient salinity, and size. *Canadian Journal of Zoology* 50: 1404-1411.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Krueger, W.H. 2002. Sticklebacks. Family Gasterosteidae. P. 312-321 in: Collette, B.B. & Klein-MacPhee, G. (eds.). *Bigelow & Schroeder's Fishes of the Gulf of Maine*. Third edition. Smithsonian Institution Press.
- 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.
- Kume, M., Kuwahara, T., Arai, T., Okamoto, M. & Goto, A. 2006. A part of the Japan Sea form of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, spawns in the seawater tidal pools of western Hokkaido Island, Japan. *Environmental Biology of Fishes* 77: 169-175.
- Kume, M., Mori, S., Kitano, J., Sumi, T. & Nishida, S. 2018. Impact of the huge 2011 Tohoku-oki tsunami on the phenotypes and genotypes of Japanese coastal threespine stickleback populations. *Scientific Reports* 8: 1-11.
- Larsen, K. 1977. Hundestejler. S. 771-775 i: *Dansk Sportsfisker Leksikon* bd. 3 (Gru-Krø). Branner og Korch, København.

- Larsen, K. (unpubl.). Danmarks Ferskvandsfisk. Biologisk, fiskeribiologisk og indvandringshistorisk belyst. Ufærdigt manuskript.
- Laurent, P.J. 1972. Lac Lemay: effects of exploitation, eutrophication, and introductions on the salmonid community. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 867-875.
- Leiner, M. 1940. Kurze mitteilung über den bruptflegelstinkt von stichlingsbastarden. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 4:167-169.
- Malm, C. 1910. Hundestejlens Udryddelse. *Dansk Fiskeritidende* 25: 315.
- 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.
- Miller, P.J. & Loates, M.J. 1997. *Fish of Britain & Europe*. Collins Pocket Guide. HarperCollinsPublishers.
- Mäkinen, H.S. & Merilä, J. 2008. Mitochondrial DNA phylogeography of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in Europe – evidence for multiple glacial refugia. *Molecular phylogenetics and Evolution* 46: 167-182.
- Mäkinen, H.S., Cano, J.M. & Merilä, J. 2006. Genetic relationships among marine and freshwater populations of the European three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) revealed by microsatellites. *Molecular Ecology* 15: 1519-1534.
- Muus, B.J. 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, ny serie* 5(1).
- Muus, B.J. & Nielsen, J.G. 1998. *Havfisk og fiskeri*. Gads Forlag.
- Møller, P.R., Nielsen, J.G., Knudsen, S.W., Poulsen, J.Y., Sünksen, K. & Jørgensen, O.A. 2010. A checklist of the fish fauna of Greenland waters. *Zootaxa* 2378: 1-84.
- NatureServe. 2015. *Gasterosteus aculeatus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T8951A76576912.
- Nielsen, J. 1902. Hundestejlen. *Dansk Fiskeriforenings Medlemsblad* 29: 311.
- Nilsson, J. 2006. Predation of northern pike (*Esox lucius* L.) eggs: a possible cause of regionally poor recruitment in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 553:161-169.
- Otterstrøm, C.V. 1912. *Fisk. I. Pigfinnefisk*. Danmarks Fauna. G.E.C. Gads forlag, København.
- Page, L.M. & Burr, B.M. 1991. *A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico*. Houghton Mifflin Company. Boston.
- Peichel, C.L., Nereng, K.S., Ohgi, K.A., Cole, B.L.E., Colosimo, P.F., Buerkle, C.A., Schluter, D. & Kingsley, D.M. 2001. The genetic architecture of divergence between threespine stickleback species. *Nature* 414: 901-905.

- Petersen, C.G.J. 1886. Nye Bidrag til den danske Hav-Fiskefauna. Særtryk af Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening 1884.
- Petersen, C.G.J. 1892. Fiskenes biologiske Forhold i Holbæk Fjord 1890-(91). Beretning til Ministerium for Landbrug og Fiskeri. Dansk Biologisk Station 1: 121-184.
- Pethon, P. 1985. Aschehougs store Fiskebok. Alle norske fisker i farger. Aschehoug.
- Pfaff, J.R. 1950. Hundestejleordenen (Thoracostei). P. 109-110 i: Brædstrup, F.W., Thorson, G. & Wesenberg-Lund, E. (red.). Vort Lands Dyreliv. Andet bind. Fisk, Hvirvelløse dyr, Urstyr. Gyldendalske Boghandel – Nordisk Forlag.
- Pontoppidan, E. 1763. Den Danske Atlas eller Konge-Riget Dannemark. Tomus I. København.
- Pujolar, J.M., Ferchaud, A.L., Bekkevold, D. & Hansen, M.M. 2017. Non-parallel divergence across freshwater and marine three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* populations. Journal of Fish Biology 91: 175-194.
- Quinn, T.P. & Light, J.T. 1989. Occurrence of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) in the open North Pacific Ocean; migration or drift? Canadian Journal of Zoology 67: 2850-2852.
- Rasmussen, I. 2010. *Gasterosteus aculeatus* – En art under opsplittning? Bachelorprojekt i biologi, Statens Naturhistoriske Museum. Københavns Universitet.
- Rasmussen, K. & Larsen, L. 1980. Fiskeøkologiske undersøgelser i Ferring Sø 1980. Rapport udarbejdet for Ringkøbing Kommune af: Vandkvalitetsinstituttet.
- Reimchen, T.E. 1992. Extended longevity in a large-bodied stickleback, *Gasterosteus*, population. Canadian Field Naturalist 106(1): 122-125.
- Rösch, R., Baer, J. & Brinker, A. 2017. Impact of the invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on relative abundance and growth of native pelagic whitefish (*Coregonus wartmanni*) in Upper Lake Constance. Hydrobiologia; Dordrecht: 1-12.
- Saat, T. & Turovski, A. 2003a. Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. P. 274-280 in: in: Ojaveer, E., Pihu, E. & Saat, T. (eds.). Fishes of Estonia. Estonian Academy Publishers.
- Svenning, M.-A., Aas, M. & Borgstrøm, R. 2015 First records of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in Svalbard freshwaters: An effect of climate change? Polar Biology 38: 1937-1940.
- Søndergaard, M., Mortensen, E., Berg, S. & Geertz-Hansen, P. 1995. Improvement of water quality in shallow coastal waters by manipulation of fish communities. Final report, Norspa reserch programme, project no. 90-1/DK/2-01.
- Tinbergen, N. 1951. The Study of Instinct. Clarendon Press, Oxford.
- 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. MacMillian and Co Ltd., London.

Winther, G., Hansen, H.J. & Jensen A.S. 1907. Zoologia Danica. 2. bind. Fiske. H.H. Thieles Bogtrykkeri.

Withler, R.E. & McPhail, J.D. 1985. Genetic Variability in freshwater and anadromous sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) of southern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 63: 528-533.

Wootton, R.J. 1976. The biology of the sticklebacks. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.

Östlund-Nilsson, S., Mayer, I. & Huntingford, F.A. (eds.) 2007. Biology of the threespine stickleback. CRC Press, Taylor & Francis Group, New York.