

# Atlas over danske saltvandsfisk

## Havtobis

*Ammodytes marinus* Raitt, 1934

Af Peter Munk, Peter Rask Møller, Thomas Warnar, Kristian Hintze & Henrik Carl



Havtobis fra Skagerrak i 2014. © Peter Rask Møller.

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: Munk, P., Møller, P.R., Warnar, T., Hintze, K. & Carl, H. Havtobis. 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

Havtobisen blev beskrevet i 1934 af den skotske marinbiolog D.S. Raitt, der påviste, at denne meget almindelige art havde undgået forskernes opmærksomhed i mange år. Der var i tiden efter dens opdagelse en del tvivl om, hvorvidt det nu var en selvstændig art, og bl.a. den danske fiskeekspert Adolf Jensen mente, at havtobisen skulle opfattes som en underart af kysttobisen (Jensen 1941). Denne opfattelse blev delt af nogle forskere helt frem til 1970'erne (Duncker & Ladiges 1960; Muus & Dahlstrøm 1964; Muus 1970), mens andre var enige i, at havtobisen var en selvstændig art (Soleim 1945; Bruun & Pfaff 1950). Grunden til, at arten først blev beskrevet i 1934, var nok en kombination af den store lighed med kysttobisen, samt at den oftest lever langt til havs, hvor man først relativt sent begyndte at fiske med fintmaskede trawl. Siden undersøgelserne publiceret af Wheeler (1973), har artens selvstændighed ikke været draget i tvivl (Reay 1986). Genetiske undersøgelser har overraskende nok vist, at havtobisen ikke er kysttobisens nærmeste slægting, men at den er søstergruppe til en anden udviklingslinje bestående af stillehavstobis (*Ammodytes hexapterus*), kysttobis og plettet tobiskonge (Warnar 2011; Thiel & Knebelsberger 2016; Hintze 2016).

Slægtsnavnet *Ammodytes* betyder ”den der dykker i sand”, og det stammer fra de græske ord ammos (sand) og dytes (dykkende), hvilket hentyder til, at den begraver sig i sandbunden. Artsnavnet *marinus* betyder ”havlevende” og refererer til at, at den primært lever i åbent hav (Kullander & Dellling 2012). Det samme gælder det danske navn havtobis – et navn der er brugt siden midten af 1900-tallet (Bruun & Pfaff 1950). Inden havtobisen blev beskrevet og accepteret som art, gik den sammen med kysttobisen under betegnelsen sandgrævling.

## Udseende og kendetegn

Kroppen er langstrakt med en ret lang forkrop (foran gattet) og kort bagkrop (bag gattet). Kroppen er svagt sammentrykt, og voksne fisk er generelt kraftigere bygget end unge eksemplarer. Hovedet er spidst og udgør knap 20 % af totallængden. Snuden er lang – knap det dobbelte af øjets diameter. Munden er stor og munddelene fremskydelige. Overkæben (mellemkæbebenene) kan skydes langt frem, når munden åbnes. Havtobisen har et markant underbid, og kæbernes bagkant ender foran øjet. Den er ingen tænder i hverken kæberne eller på plovskærbenet (vomeren) i mundhulens loft. Hovedet er nøgent, men kroppen er dækket af bittesmå glatskæl, som løber diagonalt med de 139-155 skrå hudfolder, der findes langs siden. På basis af haleroden ses et enkelt stort vandret orienteret skæl, og der er ingen eller ganske få almindelige, små skæl på basis af haleroden. Sidelinjen er placeret meget højt på kroppen, men på den bageste del af halen bøjer den ned til midten. Der er ingen svømmeblære.

Der er en enkelt lang rygfinne med 56-63 blodstråler, som begynder umiddelbart bag brystfinnerne og løber næsten helt til halefinnen. Overkanten af rygfinnen er lige. Gatfinnen, hvis overkant også er lige, rummer 29-33 blodstråler. Den er kort og udgør kun ca. 1/3 af fiskens længde. Brystfinnerne, som består af 12-15 finnestråler, er forholdsvis lange og når lidt forbi forkanten af rygfinnen, når de lægges tilbage. Tobiser har ingen bugfinner. Halefinnen er tydeligt kløftet.

Ryggen er oftest mørkt blålig. Siderne er lyse (ofte sølvskinnende) og bugen hvid. Finnerne er stort set gennemsigtige. Der er ingen sort plet på hver side af snuden. Basis af halefinnen er ofte mørkt pigmentere, men uden en tydelig W- eller M-formet mørk blodåre.

De fleste forfattere angiver en maksimalstørrelse på ca. 25 cm, hvilket muligvis stammer fra fisk fra den sydlige Nordsø (Macer 1966). På grund af de hyppige sammenblandinger af arterne er

maksimalstørrelsen dog usikker. Atlasdatabasen rummer oplysninger om adskillige havtobiser over 25 cm, men de fleste er udokumenterede, og mange er fra de indre farvande, hvor havtobisen er næsten fraværende. Formentlig er der tale om forveksling med plettet tobiskonge i de fleste tilfælde. Den største sikkert bestemte havtobis, der er undersøgt i forbindelse med Fiskeatlasen, er et eksemplar på 25,7 cm, der blev fanget 17 sømil nordnordvest for Thyborøn den 30. december 1972 og som findes i samlingen på Zoologisk Museum. I de nordligste dele af udbredelsesområdet bliver havtobisen oftest kun 12-18 cm (Andriashev 1954).

### ***Forvekslingsmuligheder***

Tobisarterne ligner hinanden meget og forveksles ofte indbyrdes (Sparholdt 2015). Havtobisen forveksles lettest med kysttobisen, som den ligner på de fleste kendetegn. Hos begge arter kan overkæben fx skydes frem, og de mangler begge tænder i ganen og en mørk plet på siden af snuden. Man kan dog kende havtobisen fra kysttobisen på, at den har færre skæl på halen (1-4 vs. mange). Desuden mangler havtobisen en tydelig W- eller M-formet mørk blodåre ved haleroden (Warnar 2011). Derudover er der forskel i antallet af finnestråler og ryghvirvler, hvor havtobisen fx har 55-67 rygfinnestråler mod kysttobisens 51-56. Endvidere er havtobisen mindre buttet end kysttobisen. Endelig har havtobisen som regel en mere mørk, blålig ryg end kysttobisen, der er markant lysere (mere sandfarvet) på ryggen (Hintze 2016).

I de fleste tilfælde er havtobis og plettet tobiskonge forholdsvis lette at kende fra hinanden, da havtobisen ikke har den plettede tobiskonges sorte plet på siderne af snuden. Havtobisen mangler også tænderne i ganen. Især de mindre eksemplarer kan dog alligevel være svære at skelne fra hinanden, da den sorte plet på snuden hos den plettede tobiskonge kan være utydelig, og der kendes adskillige tilfælde af forveksling – selv blandt de større eksemplarer.

Fra den sidste af de danske arter, nøgentobisen, kan havtobisen bl.a. kendes på, at kanterne på ryg- og gatfinne er lige, mens de er bølgede hos nøgentobisen. Nøgentobisen har desuden kun skæl på den bageste tredjedel af kroppen, og så har den små sidegrene på sidelinjen. Endelig mangler den de skrå hudfolder, som havtobisen har langs siderne.

### **Udbredelse**

#### ***Generel udbredelse***

Havtobisen er udbredt over kontinentalsoklen i den østlige del af Nordatlanten, hvor den findes i et område, der strækker sig fra Barentshavet (74 °N) over Island og Jan Mayen til Sydgrønland og sydpå til ca. 49° N i den Engelske Kanal (Wienerroither et al. 2011; Mecklenburg et al. 2018). Det er usikkert om den findes ved Østgrønland (Møller et al. 2010).

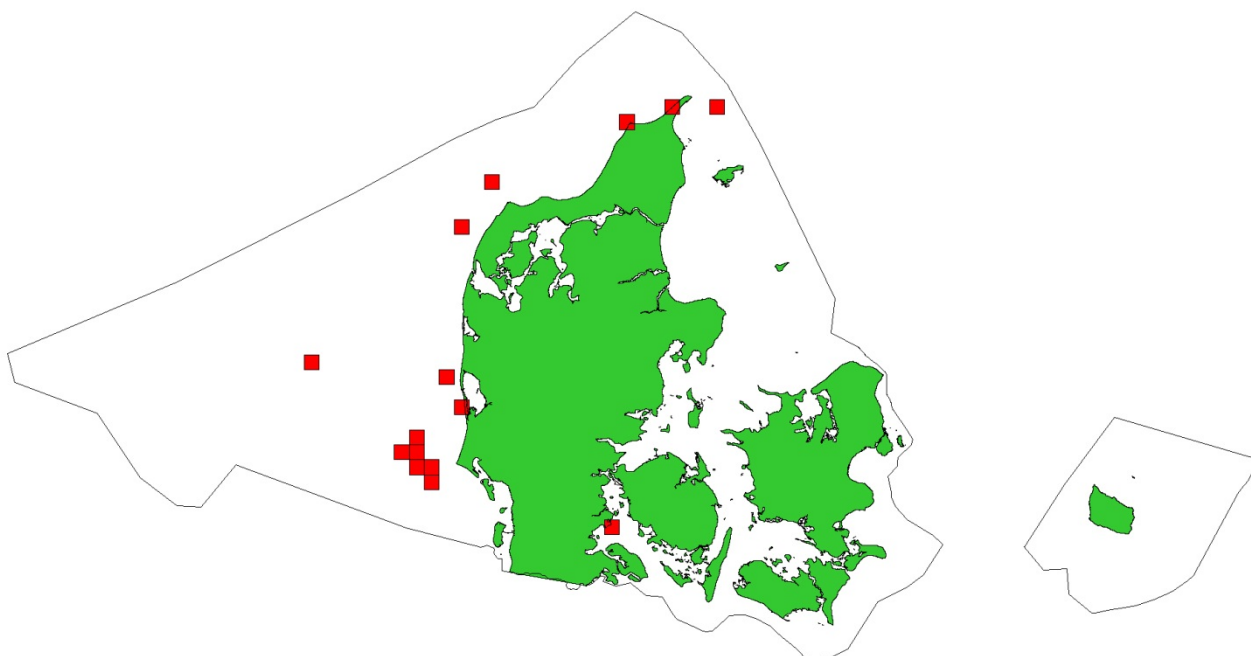
Havtobisen er meget talrig i Nordsøen, hvor de vigtigste forekomster findes på Dogger Banke, på banker ud for Skotland samt på Store og Lille Fiskerbanke. Den fanges ifølge nogle forfattere af og til i Østersøen, men allerede i Kattegat er den så godt som fraværende, og det er tilsyneladende kun tilfældige strejfer, der en sjælden gang fanges i den brakke Østersø (Jensen 1941; Kullander & Delling 2012).

#### ***Udbredelse i Danmark***

Udbredelsen af havtobisen i danske farvande har længe været dårligt kendt, hvilket sikkert skyldes den store lighed med især kysttobisen. Den meget brugte bog "Havfisk" af Muus & Nielsen (1998) viser bl.a. en udbredelse, der strækker sig langt ind i Østersøen, og det samme gælder adskillige andre bøger. Dette er dog ikke korrekt. Allerede i beskrivelsen blev den defineret som en marin art,

der mest findes i åbent hav med høj salinitet (Raitt 1934). Det stod hurtigt klart, at den ikke var almindelig i vore indre farvande, og i en undersøgelse af tobiserne i Zoologisk Museums og Biologisk stations samlinger fandtes kun et enkelt eksemplar fanget 8. maj i 1926 i Lillebælt, som blev bestemt som havtobis (Jensen 1941). Det er faktisk det eneste dokumenterede eksemplar fra vore indre farvande, men det viser dog, at strejfer kan forekomme. I tidsskriftet Fædrelandet d. 20. februar 1941 nævnes også svenske fangster af nogle havtobiser fra Øresund og Østersøen, og de omtales som de første fra disse havområder. På grund af manglende dokumentation og data fremgår de dog ikke af udbredelseskortet.

Havtobisen er således stort set fraværende i Østersøen, Bælterne og Kattegat, hvilket bekræftes af svenske kilder (Kullander & Dellings 2012) og Fiskeatlasets eget feltarbejde (Fietz et al. 2018). Mærkeligt nok nævner Kändler (1941) hyppige forekomster af larver af havtobiser fra den sydlige Østersø, men meget tyder på, at de må have været fejlbestemte, idet de ikke er set siden. I de godt 10 år, Fiskeatlasets har samlet data, er der ikke set en eneste sikker havtobis i de indre farvande.



Figur 1. Den dokumenterede udbredelse af havtobis i danske farvande.

Af de mere end 4.000 registreringer af havtobiser i Atlasdatabasen (pr. november 2019) er kun ca. 60 sikkert bestemte af eksperter og alle af nyere dato, hvilket gør det svært at bedømme udbredelsen nøjagtigt. Næsten alle de sikkert bestemte havtobiser stammer fra Nordsøen, hvor de fleste tobisundersøgelser foretages, og det synes sikkert, at havtobiser udgør en stor del af de enorme fangster her. Indenfor dansk territorialfarvand ses store forekomster ved skrænterne mod Store- og Lille Fiskerbanke, Jyske Rev og Horns Rev (Jensen et al. 2002). I en undersøgelse fra Horns Rev ud for den jyske vestkyst var den relative andel af tobisarter, der blev fanget under forsøgsfiskeri i 2010 cirka 30 % kysttobis, 15 % havtobis og 55 % plettet tobiskonge (Warnar 2011). Tilsvarende tal for en optælling under kommercielt fiskeri med trawl i 2015 var cirka 20 % kysttobis, 49 % havtobis og 30 % plettet tobiskonge og ca. 1 % nøgentobis (Hintze 2016). Formentlig er andelen af havtobiser højere længere fra land, men reelt vides det ikke. Fra Skagerrak kendes kun få sikkert bestemte havtobiser, men arten er formentlig ganske talrig her. Fx indsamlede Fiskeatlasets i august 2014 et antal havtobiser på 27 meters dybde ud for Hirtshals, og i juli 2016 blev en havtobis fundet

på stranden ved Kandestederne af en medarbejder fra Zoologisk Museum. Af sikre fangster fra det nordligste Kattegat kan nævnes en havtobis fra Herthas Flak som er gemt på Naturhistorisk Riksmuseum i Stockholm.

### ***Kortlægning***

Information om havtobisens udbredelse i Nordsøen kan findes i princippet findes i databasen for IBTS (International Bottom Trawl Surveys), der gennemføres i 3. kvartal (omkring september). For Kattegat og Østersøen er der information fra årlige videnskabelige trawltogter kaldet BITS (Baltic International Trawl Surveys). Problemet er imidlertid, at tobisarterne kun sjældent artsbestemmes korrekt, hvilket er dokumenteret af Sparholdt (2015). I forbindelse med Fiskeatlasset er der derfor i store træk set bort fra disse data, og kun dokumenterede fund fremgår af udbredelseskortet. Der samles også mange oplysninger fra et indsamlingsprogram påbegyndt i 2002, hvor man i november indsamler tobiser i sedimentet på de kendte opholdssteder (Jensen et al. 2002). Derudover er der indsamlet data fra erhvervsfiskere (Hintze 2016) og fra specialundersøgelser ved fx vindmølleparker og lignende (Warnar 2011; Leonhard et al. 2013). Fiskeatlasset har ikke selv udført prøvefiskeri efter havtobiser, men stikprøver fra både eksisterende undersøgelser og erhvervsfiskeri er analyseret i et begrænset omfang.

### **Biologi**

#### ***Levesteder og levevis***

Havtobisen lever generelt i havområder på 30 til 150 meters dybde, og de største forekomster findes, hvor der er 40-50 meter dybt (Wright et al. 2000). Arten findes dog også på både lavere og dybere vand. I forbindelse med undersøgelser på Horns Rev er den registreret i stort antal på 4-14 meters dybde (Warnar 2011). Møller et al. (2010) nævner fangster på ned til 400 meters dybde ved Grønland.

Havtobisens valg af levested er meget afhængigt af, hvordan sedimentet er sammensat, da den lever nedgravet i sedimentet en stor del af tiden. Alle tobisarter er gode til at grave sig ned i havbunden, hvilket har givet dem deres gamle danske navn "sandgrævlinger" og som også fremgår af det engelske navn "sandeel". Man har undersøgt nedgravningsadfærden ved forsøg, hvor man har sat dem i akvarier med sand og grus i bunden. Her ser man, at de først svømmer frit hen over sedimentet og undersøger dets karakter. Når det bliver mørkt eller de bliver skræmt, graver de sig hurtigt ned med hovedet først. Ved at flytte sig i sedimentet kommer de til at ligge med hovedet opad ca. 2-4 cm under sedimentoverfladen (pers. komm. J. Behrens). Tobiserne er meget selektive overfor, hvilken bundtype de graver sig ned i. De fravælger sediment med indhold af helt fine partikler, da partiklerne kan sætte sig i gællerne og desuden giver en dårlig vandgennemstrømning. Man finder derfor ikke tobiser nedgravede på steder, hvor fint mudder og finkornet sand udgør mere end 10 % af sedimentet (Jensen et al. 2002). Tobiserne foretrækker groft sand og grus – optimalt hvor størrelsen af sandkornene ligger på mellem 0,25 og 2 mm (Holland et al. 2005). Selv i det grove sand vil almindelig vandudskiftning på grund af strøm dog kun række nogle millimeter ned under overfladen, og en nedgravet tobis frembringer derfor selv en vandstrøm, der trækker iltrigt vand ned til gællerne (Behrens et al. 2007). Det gør den ved at ventilere vandet ind gennem munden og ud ved gællerne og endvidere ved periodevis at bevæge kroppen. Man regner med, at tobisen graver sig ned for at undgå rovdyr og for at spare energi i perioder med dårlige muligheder for at indtage føde – det vil sige om natten og i vinterperioden. De velegnede sedimenttyper findes kun i begrænsede områder af Nordsøen og andre danske farvande, og derfor er havtobiser meget ujævnt fordelt i havet. De findes især ved skråninger op mod havbanker, og i de rigtig gode områder finder

man havtobisen i meget høje tætheder i sedimentet – op til 80 pr. m<sup>2</sup> (Holland et al. 2005) eller op til hele 1.000 pr. m<sup>2</sup> (Jensen et al. 2002).

I hele perioden fra september til marts forbliver havtobiserne nedgravet – på nær i perioden december-januar hvor de voksne kommer op for at gyde. I den aktive periode kommer de kun op om dagen for at tage føde til sig og er stadig nedgravede om natten. Når fiskene svømmer frit i vandet samles de i store stimer. Tilsyneladende er der dog grænser for, hvor store stimerne bliver, og i områder med rigtig mange havtobiser deler de sig op i mange mindre stimer. Hver stime svømmer indenfor en afstand af få kilometer fra det oprindelige nedgravningssted (van der Kooij et al. 2008), og sidst på dagen er stimen tilbage og svømmer tæt ved havbunden. Herefter forlader de enkelte fisk stimen og graver sig ned for natten.

Havtobisen er en forholdsvis stationær art. Den gyder tæt ved sit almindelige levested, og de udklækkede larver driver sandsynligvis ikke langt væk fra gydeområdet (Christensen et al. 2008). Ved en længde på ca. 6 cm begynder tobiserne at søge mod bunden og grave sig ned i sedimentet. Denne levevis medfører, at hver population gennemfører livscyklus indenfor et relativt begrænset område, og at der er en relativ lille udveksling mellem populationerne (Jensen et al. 2010).

Havtobiser er udpræget marine, hvilket formentlig er forklaringen på, at de ikke er ret almindelige i vore indre farvande. Andriashev (1954) nævner også, at havtobiserne undgår de mest brakke dele af Hvidehavet.

### **Fødevalg**

De helt nyklækkede larver æder fortrinsvis vandlopper i de yngste stadier (nauplier), men jo ældre larverne bliver, jo mere æder de også ældre vandloppe-stadier (copepoditter). Der sker også et skift i føden fra relativt små vandlopperarter fra slægter af fx *Temora* og *Pseudocalanus* til de relativt store *Calanus*-arter. Vandlopper fortsætter med at være det vigtigste fødeemne gennem hele det voksne liv, hvor hovedføden især er arter af *Calanus*. Voksne havtobis kan dog også æde lyskrebs og fiskelarver, og i visse områder finder man store mængder af netop lyskrebs i maven på havtobiserne. Da lyskrebs er meget større end vandlopper, kan de have stor betydning for havtobisens samlede fødeindtag.

I larvestadiet æder tobiserne om dagen i de øverste vandlag, hvor der er stor forekomst af deres føde, og de bliver hovedsagligt i disse vandlag også om natten (Jensen et al. 2003). I senere stadier graver tobiserne sig ned om natten og er kun aktive om dagen. Ved forsøg har man set, at den tidsperiode, tobiserne er oppe i vandsøjlen, er meget afhængig af, hvor meget føde de får eller har fået. De forlader normalt sedimentet om morgenen, og hvis de har succes med at finde føde, vil de svømme op i vandet, blive mere aktive og starte stimedannelse (Winslade 1974). Hvis der er for lidt føde, vil de gå ned i sedimentet igen og blive der resten af dagen. Flere dages mangel på fødeindtag kan få dem til at være ganske inaktive og blive i sedimentet det meste af tiden (van Deurs et al. 2011).

### **Reproduktion og livscyklus**

Ca. 5 % af havtobiserne bliver kønsmodne som etårige, hvor de er cirka 12 cm lange, mens 80 % af dem er kønsmodne som toårige (ved en længde på ca. 15-22 cm), og alle er kønsmodne fra firårsalderen. Alderen ved kønsmodning stiger, jo længere man kommer mod nord.

Gydningen foregår fortrinsvis i december-januar, og hver hun gyder mellem 5.000 og 25.000 æg – færrest hos de yngste (Bergstad et al. 2001; Munk og Nielsen 2005). Æggene er ellipsoformede og måler 0,8-1,2 mm. De er tungere end havvandet og falder til bunds, hvor de klæber til sten og grus. Det klækker efter cirka en måned. Larverne måler ca. 4-5,5 mm ved klækningen. Larvestadiet varer fra 2-3 måneder alt efter fødeudbuddet, og sidst i maj måned, når de er 4-6 cm lange, begynder metamorfosen, hvor de bliver sølvglinsende og får de voksnes udseende (Wright & Bailey 1996).

Maksimalalderen angives til 9 år i Nordsøen (Macer 1966; Bergstad et al. 2001), og flere andre forfattere nævner en maksimalalder på 10 år. Kun en meget lille del af fiskene bliver dog mere end et par år. Fx udgjorde de 4-årige mindre end 1 % af bestanden i Nordsøen i 2018 (data fra tobis-rådgivningsarbejde, ICES 2019)

### ***Vækst og økologi***

Havtobisen er en relativt hurtigvoksende fisk. Efter et år er længden som nævnt typisk ca. 12 cm, og i engelske farvande måler havtobiserne 15-22 cm efter to år (Macer 1966). Havtobiser bliver generelt ikke længere end 25 cm (Bergstad et al. 2002), så væksten er noget langsommere hos de ældste årgange.

I kraft af sin talrigdom er havtobisen et vigtigt byttedyr for mange større fisk samt fugle og sæler, og udgør dermed et vigtigt led i kæden mellem plankton (vandlopperne) og dyrene højere op i fødekæden. Havtobisen har meget svingende bestandsstørrelser, og dens store betydning i økosystemet ses fx ved, at år med få tobiser giver dårligere ynglesucces for fugle som lomvier og rider (Rindorf et al. 2000) og kan give dårligere vækst hos torsk (Rindorf et al. 2008). Det er ikke kun den absolutte forekomst af havtobiser, der kan have betydning for fuglene. Også tidspunktet, hvor de juvenile tobiser er tilgængelige på bankerne, kan være afgørende for, om der vil være tilstrækkeligt med føde i fuglenes yngleperiode.

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

Havtobisen regnes ikke som truet i den internationale rødliste fra IUCN – kategorien Livskraftig (LC) (Fernandes et al. 2015). Bestandene af havtobis har historisk svinget meget i størrelse. Mængden af nye rekrutter til bestandene kan tidobles fra et år til det næste og igen falde det følgende år. Disse særligt store svingninger i rekrutteringen vanskeliggør forvaltningen af bestandene, da store årgange betyder meget for bestandstørrelse og fiskeri, men ikke kan forudsiges. Den samlede bestand var i perioden 1983-2001 på gennemsnitligt 900 mia. havtobis, mens den i perioden herefter har været på ca. 500 mia. (ICES 2014). Bag dette tal ligger især store mængder af rekrutter (0-årige), men selv havtobis på 1 år og derover, der indgår i fiskeriet, findes i store tal – omkring 280 mia. for perioden før 2001 og 160 mia. de senere år. De seneste to store årgange af rekrutter blev klækket i 2016 og 2018.

Som nævnt findes havtobiser i afgrænsede områder, hvor havbunden har den rette beskaffenhed. Det vurderes, at der kun er en lille udveksling af tobiser mellem områderne (Jensen et al. 2002). Man har derfor været optaget af, hvorvidt lokalt fiskeri kunne belaste en enkelt bestand så meget, at den helt forsvandt. Dette spørgsmål blev fx debatteret i forbindelse med et dramatisk fald i ynglesuccesen hos en række skotske havfugle i 1990'erne (Wright 1996). Man fandt, at dette fald havde baggrund i meget lave forekomster af tobiser i fuglenes nærområde, og det førte til, at man oprettede beskyttede områder ud for den skotske østkyst. I et bestemt område (bankerne ved Firth of Forth) har man helt forbudt tobisfiskeri. Man har i en årrække forvaltet havtobisen i syv underområder netop for at sikre, at de enkelte områder ikke bliver overfisket. Kvoterne fastlægges

på baggrund af fangsterne på et togt i november med en ombygget muslingeskraber (Jensen et al. 2002), og resultatet giver ofte anledning til store diskussioner mellem biologer og fiskere. Fx var fangstkvoten for danske tobisfiskere på 429.000 ton i 2017, men blev så sænket til 217.000 ton i 2018 (Fiskeristyrelsens Statistik). Havtobisen er ikke beskyttet af mindstemål og fredningstid.

I de mere kystnære områder forekommer sandpumpning til forskellige formål, og der kan være risiko for, at denne aktivitet kan gå ud over tobisens foretrukne grusbanks (De Groot 1979). Der kan være tale om, at man forstyrrer tobisernes nedgravning eller gydning, og der kan endvidere være risiko for, at man fjerner den type sediment, som den lokale bestand er afhængig af.

### **Menneskets udnyttelse**

Frem til 1950'erne blev tobiser opfattet som nærmest værdiløse, men så begyndte et omfattende industrifiskeri. Havtobisen har siden været en meget vigtig ressource for industrifiskeriet i Nordsøen, hvoraf Danmark står for en dominerende del på ca. 80 % af de totale landinger. Landingerne består hovedsagligt af etårige fisk. Udbyttet af tobiser (alle arter samlet) steg kraftigt gennem 1970'erne, mens et fald i bestanden og efterfølgende regulering betød et markant fald i udbyttet fra 2003. Herefter har fiskeriet ikke kunnet komme op på tidligere niveau. I den gode periode fra 1977 til 2002 kunne danske fiskere lande mellem 600.000 og 800.000 ton årligt. De største landinger kommer fra to områder i Nordsøen: fra området i den nordøstlige del af Nordsøen (fra forskellige banks samt skrænten ned mod Norskerenden) samt fra den vestlige del af Doggerbanken og området syd herfor kaldet "Silver Pit". Historisk har områderne givet nogenlunde samme udbytte, men siden 2002 har der været relativt større udbytte fra området ved Doggerbanken. Man forvalter områderne separat, og mens man i begge områder stiler mod at vedligeholde gydebestanden på cirka 200.000 ton, kan der de enkelte år fastsættes forskellige fangstkvoter for hvert område.

Landingerne af tobiser fra Kattegat og Østersøen er minimale i forhold til landingerne fra Nordsøen, og formentlig udgør havtobiser også kun en lille andel (se *Kysttobis*). Landingerne fra disse områder har været oppe på 4.000 ton, men i de seneste år været de ligget på kun 100-200 ton.

Havtobiser kan fanges som bifangst i andet fiskeri, men de har ingen værdi som konsumfisk. Ved industrifiskeriet forarbejdes tobisen til fiskemel og olie, og mens produkterne i 1980'erne og 1990'erne hovedsagligt blev brugt til dyrefoder i landbruget, har andre aftagere fået større betydning. Det gælder blandt andet for fiskeopdræt i akvakultur samt for helsekost og kosttilskud. Havtobiser bruges også som agn under lystfiskeri efter fx pighvarrer og slethvarrer samt makreller og andre rovfisk.

### **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.

Behrens, J.W., Stahl, J.H., Steffensen, J.F. & Glud, R.N. 2007. Oxygen dynamics around buried lesser sandeels *Ammodytes tobianus* (Linnaeus 1785): Mode of ventilation and oxygen requirements. *Journal of Experimental Biology* 210(6): 1006-1014.

Bergstad, O.A., Høines, A.S. & Krüger-Johnsen E.M. 2001. Spawning time, age and size at maturity, and fecundity of sandeel *Ammodytes marinus*, in the north-eastern North Sea and in unfished coastal waters off Norway. *Aquatic Living Resources* 14: 293-301.



- Bergstad, O.A., Bergstad, Høines Å & Jørgensen, T. 2002. Growth of sandeel, *Ammodytes marinus*, in the northern North Sea and Norwegian coastal waters. *Fisheries Research* 56(1): 9-23.
- Bruun, F & Pfaff, J.R. 1950. Fishes. Pp. 19-60 in: List of Danish Vertebrates. Dansk Videnskabs Forlag A/S.
- Christensen, A., Jensen, H., Mosegaard, H., St. John, M. & Schrum, C. 2008. Sandeel (*Ammodytes marinus*) larval transport patterns in the North Sea from an individual-based hydrodynamic egg and larval model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65(7): 1498-1511.
- De Groot, S.J. 1979. An assessment of the potential environmental impact of large-scale sand dredging for the building of artificial islands in the North Sea. *Ocean Management* 5: 211-232.
- Duncker, G. & Ladiges, W. 1960. Die Fische der Nordmark. Kommissionsverlag Cram, de Gruyter u. Co. Hamburg.
- Fernandes, P., Collette, B. & Heessen, H. 2015. *Ammodytes marinus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T18155957A44738265.
- Fietz, E., Hintze, C.O.R., Skovrind, M., Møller, P.R. & Gilbert, M.T. 2018. Mind the gut: Genomic insights to population divergence and gut microbial composition of two marine keystone species. *Microbiome* 6: 1-16.
- Hintze, C. 2016. Phylogeny of Ammodytidae and population genetics of *Ammodytes tobianus* and *Hyperoplus lanceolatus*. Master's Thesis. Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen.
- Holland, G.J., Greenstreet, S.P.R., Gibb, I., M., Fraser, H.M. & Robertson, M.R. 2005. Identifying sandeel *Ammodytes marinus* sediment habitat preferences in the marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 303: 269-282.
- ICES. 2019. Herring Assessment Working Group for the Area South of 62° N (HAWG). ICES Scientific Reports. 1:2.
- Jensen, A.S. 1941. On subspecies and races of the lesser sandeel (*Ammodytes lancea* s. Lat.). *Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Meddelelser*. XVI. 9. København.
- Jensen, H., Mosegaard, H., Rindorf, A., Dalskov, J. & Brogaard, P. 2002. Indsamling af detaljerede oplysninger om tobisfiskeriet i Nordsøen. DFU-rapport nr. 97-02.
- Kändler, R. 1941. Untersuchungen über Fortpflanzung, Wachstum und Variabilität der Arten des Sandaals in Ost- und Nordsee, mit besonderer Berücksichtigung von *Ammodytes tobianus* L. *Kieler Meeresforschungen* 5(1): 45-139.
- Kullander, S.O. & Delling, B. 2012. Ryggsträngsdjur: Strålfeniga fiskar, Chordata: Actinopterygii. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet.

- Leonhard, S.B., Stenberg, C., Støttrup, J., Deurs, M.V., Christensen, A. & Pedersen, J. 2013. Fish benefits from offshore wind farm development. P. 31-45 in: Danish offshore wind - key environmental issues – a follow-up. Copenhagen: Danish Energy Agency.
- Jensen, A.S. 1941. On subspecies and races of the lesser sandeel (*Ammodytes lancea* s. Lat.). Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Meddelelser. XVI. 9. København.
- Jensen, H., Mosegaard, H., Rindorf, A., Dalskov, J. & Brogaard, P. 2002. Indsamling af detaljerede oplysninger om tobisfiskeriet i Nordsøen. DFU-rapport nr. 97-02.
- Jensen, H., Wright, P.J. & Munk, P. 2003. Vertical distribution of pre-settled sandeel (*Ammodytes marinus*) in the North Sea in relation to size and environmental variables. ICES Journal of Marine Science 60(6): 1342-1351.
- Macer, C.T. 1966. Sandeels (Ammodytidae) in the south-western North Sea; their biology and fishery. Fishery Investigations, London, series 2, 24(6): 1-55.
- Mecklenburg, C.W., Lynghammar, A., Johannesen, E., Byrkjedal, I., Christiansen, J.S., Dolgov, A.V., Karamushko, O.V., Mecklenburg, T.A., Møller, P.R., Steinke, D. & Wienerroither, R.M. 2018. Marine Fishes of the Arctic Region. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri, Iceland.
- Munk, P. & Nielsen, J.G. 2005. Eggs and larvae of North Sea fishes. Biofolia.
- Muus, B.J. 1970. Fisk I+II. I: Hvass, H. (red.). Danmarks Dyreverden Bind 4+5. Rosenkilde og Bagger.
- Muus, B.J. & Dahlstrøm, P. 1964. Havfisk og fiskeri. GEC Gads Forlag.
- 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.
- Raitt, D.S. 1934. A preliminary account of the sandeels of Scottish waters. ICES Journal of Marine Science 9(3): 365-372.
- Reay, P.J. 1986. Ammodytidae. P. 945-950 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.
- Rindorf, A., Wanless, S. & Harris, M.P. 2000. Effects of changes in sandeel availability on the reproductive output of seabirds. Marine Ecology Progress Series 202: 241-252.
- Rindorf, A. & Andersen, B.S. 2008. Do North Sea cod (*Gadus morhua*) fisheries maintain high catch rates at low stock size? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65(9): 1800-1813.

Soleim, P.A. 1945. A contribution to the knowledge of the Lesser Sandeel (*Ammodytes lancea*) in the North European waters. Report on Norwegian Fishery and Marine Investments. Vol. VIII, No. 1.

Sparholt, H. 2015. Sandeels (Ammodytidae). P. 377-381 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.

Thiel, R. & Knebelsberger, T. 2016. How reliably can northeast Atlantic sand lances of the genera *Ammodytes* and *Hyperoplus* be distinguished? A comparative application of morphological and molecular methods. *ZooKeys* 617: 139-164.

van der Kooij, J., Scott, B.E., & Mackinson, S. 2008. The effects of environmental factors on daytime sandeel distribution and abundance on the Dogger Bank. *Journal of Sea Research* 60(3): 201-209.

van Deurs, M., Behrens, J.W., Warnar, T. & Steffensen, J.F. 2011. Primary versus secondary drivers of foraging activity in sandeel schools (*Ammodytes tobianus*). *Marine biology* 158(8): 1781-1789.

Warnar, T. 2011. En undersøgelse af fire sameksisterende tobisarter ved Horns rev i Nordsøen. Master's Thesis. Natural History Museum of Denmark, University of Copenhagen & DTU aqua.

Wienerroither, R.M., Nedreaas, K., Uiblein, F., Christiansen, J.S., Byrkjedal, I. & Karamushko, O. 2011. The marine fishes of Jan Mayen Island, Northeast Atlantic – past and present. *Marine Biodiversity* 41: 395-411.

Wheeler, A.C. 1973. Ammodytidae. In: Hureau, J.-C. & Monod, T. (eds.). Check-list of the Fishes of the North-eastern Atlantic and of the Mediterranean. CLOFNAM. Unesco, Paris. v. 1.

Winslade, P. 1974. Behavioural studies on lesser sandeel *Ammodytes marinus* (Raitt). II. The effect of light intensity on activity. *Journal of Fish Biology* 6: 577-586.

Wright, P.J., Jensen, H. & Tuck, I. 2000. The influence of sediment type on the distribution of lesser sandeel, *Ammodytes marinus*. *Journal of Sea Research* 44: 243-256.

Wright, P.J. 1996. Is there a conflict between sandeel fisheries and seabirds? A case study at Shetland. In: Greenstreet S.P.R. & Tasker M. (eds.). Aquatic predators and their prey, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Wright P.J. & Bailey, M.C. 1996. Timing of hatching in *Ammodytes marinus* from Shetland waters and its significance to early growth and survivorship. *Marine Biology* 126(1): 143-152.