

Atlas over danske saltvandsfisk

Helt (og snæbel)

Coregonus maraena (Bloch, 1779)

Af Henrik Carl, Søren Berg & Peter Rask Møller



Helt på 33,5 cm fra Nymindegab den 23. december 2018. © 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., Berg, S. & Møller, P.R. 2019. Helt (og snæbel). 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

Helten tilhører underfamilien Coregoninae (nogle giver den familiestatus som Coregonidae), der omfatter slægterne *Coregonus*, *Prosopium* og *Stenodus*. Antallet af arter i underfamilien og særligt taxonomien af *Coregonus* er et af de helt store diskussionsemner indenfor fiskesystematikken, og artsafgrænsningen er endnu delvist uafklaret. Der er beskrevet mere end 300 arter (over 100 i Europa) i underfamilien gennem tiden, men mere konservative bud på antallet af gyldige arter er 88 (Nelson et al. 2016) og 86 (Fricke et al. 2019). Svårdson (1979) samt Freyhof & Kottelat (2008) anerkender dog 60 arter i Europa, mens Himberg & Lehtonen (1995) kun anerkender tre europæiske arter. Den væsentligste grund til denne store uenighed er, at forskellige populationer udviser en usædvanlig evne til både i udseende og levevis at tilpasse sig omgivelserne. Den karakter, der oftest er anvendt til at opdele populationerne i arter, er antallet af gællegitterstave og den medfølgende forskel i fødebiologi (se uddybende gennemgang i *Atlas over danske ferskvandsfisk*). Genetiske analyser modsiger dog i de fleste tilfælde disse forskelle, hvilket også gælder de danske bestande (Hansen et al. 2008). Mange af arterne/økotyperne er heller ikke reproduktivt adskilte, hvilket man ellers som hovedregel vil kræve af selvstændige arter, og ofte er afkommet af krydsningerne også forplantningsdygtigt (Dill 1990; Himberg & Lehtonen 1995; Kirtiklis & Jankun 2006). Selv med den fjernere beslægtede heltling (*Coregonus albula*) kan helten danne hybrider i naturen. Hybriderne er ikke kendt fra Danmark, men i den finske sø Pyhäjärvi er op til 5 % af ynglen hybrider mellem de to arter (Vuorinen 1988). Hybriderne kendes også fra Norge (Pethon 1974).

Traditionelt har man herhjemme brugt navnet *Coregonus lavaretus* (Linnaeus, 1758) om helten, og dette navn blev således også brugt om helt (og snæbel) i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. En del taxonomer er dog af den opfattelse, at navnet *Coregonus lavaretus* bør forbeholdes heltbestandene fra søerne Bourget i Frankrig og Geneve på grænsen mellem Frankrig og Schweiz. De fleste bestande i Østersøregionen – herunder de anadrome bestande af både helt og snæbler i Danmark – tilhører formentlig arten *Coregonus maraena* (Bloch, 1779), og det har vi valgt at følge her. Det skal dog understreges, at der stadig ikke er fuld enighed om denne opdeling, og der findes stadig forskere (og især forvaltere), der vælger at opfatte *Coregonus lavaretus* som en ”super-art”, der er opdelt i talrige meget nært beslægtede racer eller økotyper (Stott & Todd 2007). Usikkerheden omkring systematikken afspejler sig også i oplysninger om udbredelse, biologi, forvaltning og udnyttelse, og i de følgende afsnit er der brugt oplysninger fra områder i Europa, hvor *Coregonus maraena* ikke findes. Der er dog så vidt muligt lagt vægt på oplysninger om bestandene i Østersøregionen, der formodes at være nogenlunde identiske med de danske.

Snæblens systematiske placering har været og er stadig kontroversiel. Hvad der af nogle blot opfattes som en økotype, opfattes af andre som en underart (*Coregonus lavaretus oxyrinchus*) af helten, og af andre igen som en selvstændig art (*Coregonus oxyrinchus* Linnaeus, 1758). Genetiske undersøgelser af slægtskabet mellem helt og snæbel i Danmark har dog vist, at de er så nært beslægtede, at de kun bør betragtes som to økotyper af samme art frem for selvstændige underarter/arter (Hansen et al. 2008; Jacobsen 2011). Af den grund er snæblen ikke behandlet som en selvstændig art i forbindelse med Fiskeatlasset, men af praktiske og historiske grunde vil den fortsat blive omtalt som snæbel, selvom den systematisk betragtes som ”vadehavsbestandene af helten”. Freyhof & Schöter (2005) mener, at betegnelsen *Coregonus oxyrinchus* er forbeholdt de bestande af snæbler, som levede i floderne Schelde, Meuse og Rhinen samt i brakvandsområderne ved mundingerne (de uddøde omkring 1940), og at de ikke er samme art som snæblerne fra de nordligere bestande. Begrundelsen er, at de havde et højere antal gællegitterstave (35-44) end hos de snæbler (26-35), som lever eller levede i floderne Ems, Elben og Ejderen samt i de danske vandløb med udløb i Vadehavet. Det har indtil videre ikke været muligt at konkludere noget sikkert på baggrund af DNA-undersøgelser på de gamle museumseksemplarer af de uddøde snæbler fra Schelde, Meuse og Rhinen (Mehner et al. 2018), men forhåbentlig vil fremtidige mere avancerede undersøgelser kunne afgøre slægtskabet. Mange myndigheder holder af politiske og forvaltningsmæssige hensyn fast i brugen af navnet *Coregonus oxyrinchus* for alle nulevende

snæbler. Skulle det vise sig, at de oprindelige ”Rhin-snæbler” ikke er tilstrækkeligt genetisk forskellige fra de nutidige snæbler (og dermed heltbestandene herhjemme), bør navnet *Coregonus oxyrinchus* bruges om dem alle, da dette navn er ældst.

Det officielle navn er almindelig helt, men i daglig tale kaldes den oftest blot helt (Carl et al. 2004) – og navnet bruges uanset, om man kalder den *Coregonus lavaretus* eller *Coregonus maraena*. Oprindelsen til navnet er uvis, men det går mange hundrede år tilbage. I ældre litteratur ses det ofte stavet hælt (Krøyer 1846-1853; Feddersen 1880). Betegnelser som svævhelt og bundhelt er brugt som artsbetegnelser for det, man i dag blot opfatter som forskellige økotyper (se *Fødevalg*). Navnet snæbel, der efter alt at dømme hentyder til den lange snude, er også brugt langt tilbage i tiden (også set i formerne snebel, snibbel, snevl, snævl, snøffel og snøvl). For at markere adskillelsen af de ”ægte” danske snæbler fra andre langsnuvede helt ses navnet ”Nordsø-snæbel” undertiden også anvendt. Slægtsnavnet *Coregonus* betyder ”pupil med vinkel”, og det hentyder til, at pupillen er dråbeformet med den spidse vinkel fortil. Artsnavnet *maraena* er en latinisering af det tyske navn Maräne (Kullander & Delling 2012).

Udseende og kendetegn

Kroppen er slank, torpedoformet og noget sammentrykt, og haleroden er ligeledes slank. Hovedet er forholdsvis kort og spidst, men snudens længde og form er meget varierende. Snæblens snude er som regel (men ikke altid) lang og spids, mens helten oftest har en kortere og mere skråt afskåret snudespids. Også blandt heltene kan der dog være eksemplarer med ”snæbelsnude” (Jacobsen 2011). Munden er lille med overbid, og overkæbens bagkant ender under forreste del af øjet. Der er nogle få, bittesmå tænder i overkæben (på mellemkæbebenene) og sommetider også i underkæben (Krøyer 1846-1853). Øjets diameter er mindre end snudelængden. Antallet og længden af gællegitterstave er meget varierende, og i artens bredeste betydning varierer antallet af gællegitterstave på forreste gællebue i de europæiske bestande fra 13 til 69 (Kottelat & Freyhof 2007). I forbindelse med Fiskeatlassets undersøgelser af danske helt i samlingen på Zoologisk Museum blev følgende antal observeret: bundheltypen havde 26-35 gællegitterstave (24 undersøgte fisk), svævheltypen havde 36-49 gællegitterstave (10 undersøgte fisk), og snæblen havde 27-35 gællegitterstave (15 undersøgte fisk) (Jacobsen 2011). Helten har forholdsvis store, kraftige skæl, der sidder i meget regelmæssige rækker. Der er 75-100 skæl langs sidelinjen, som er fuldstændig. I gydetiden får hannerne længdegående rækker af legevorter på siderne af kroppen. Nogle forfattere skriver, at også hunnerne får disse legevorter, men i mindre omfang (Kronborg et al. 1984). Dette er dog ikke set hos de hunner, som er undersøgt i forbindelse med Fiskeatlasset

Alle finnestråler er blødståler. Rygfinnen, der er placeret omtrent midtvejs mellem snuden og halekløften, er forholdsvis kort og med 12-17 stråler. Mellem rygfinnen og halefinnen (over den bageste del af gatfinnen) sidder en veludviklet stråleløs fedtfinne. Gatfinnen har 13-17 finnestråler. Brystfinnerne er små og fæstner langt nede under gællelågets bagkant. De har 13-18 finnestråler. Bugfinnerne er med 10-13 finnestråler, og deres forkant sidder længere tilbage end rygfinnens forkant. Halen er kløftet og med spidse øvre og nedre flige.

Ryggen er mørk med et grønligt eller blågrønt skær. Siderne er sølvblanke, og bugen er hvidlig. Finnerne er normalt grå med en mørkere rand, som er mest tydelig på rygfinne, gatfinne og halefinne. Øjets iris er hvidlig eller gullig. Hos snæblen er snudespidsen ofte mørk.

På grund af problemer med at afgrænse arterne, er det svært at angive en sikker maksimalstørrelse. Machacek (2019) omtaler en helt (*Coregonus maraena*) på 12 kg fra Østersøen ved Finland i 1986, og det er den største, der er fundet omtalt fra Østersøregionen. Herhjemme bliver fiskene ikke nær så store, men Otterstrøm (1914) nævner dog rygter om en helt på 4 kg fra Stubbergård Sø og en på 8 kg fra Glenstrup Sø. I Dansk Fiskeritidende nr. 15, 1923 nævnes en helt på 6 kg fra Nissum Fjord i 1923. Den længste dokumenterede helt, der er registreret i Atlasdatabasen, er et eksemplar på 61,5

cm (og kun 2,01 kg), der blev fanget af en lystfisker i Randers Fjord den 16. februar 2008. I Fisk & Fri nr. 1, 1987 vises et foto af en helt på 3,4 kg fanget den 9. oktober 1986 i Grund Fjord (en sidegren til Randers Fjord). Den officielle danske lystfiskerrekord på 2,77 kg og 59 cm fra den 30. oktober 2009, blev fanget i Randers Havn (se foto i *Atlas over danske ferskvandsfisk*). Snæblen opnår ca. samme størrelse som helten herhjemme. De tre længste registrerede eksemplarer fra Danmark, som alle målte 62 cm, er fanget i henholdsvis Varde Å i 1993, Hjortvad Å i november 2003 og i Sønderå i december 2018. Maksimalvægten angives normalt at være mellem 2,5 og 3 kg. Der er ingen officiel lystfiskerrekord for snæblen, da den er totalfredet og desuden blot vil blive betragtet som en form af helten.

Forvekslingsmuligheder

Helt (og snæbel) minder herhjemme mest om heltlingen (der kun kendes fra ferskvand). De to arter kan kendes fra hinanden på munden, idet helten har overbid og heltlingen underbid. I ferskvand kan små helt også minde om små stallinger ved første øjekast, men stallingsens lange, høje rygfinne er et godt kendetegn til adskillelse. Helt kan også umiddelbart forveksles med en række karpefisk – især skalle, strømskalle og rimte. Tilstedeværelsen af en fedtfinne er dog tilstrækkeligt til let at kende den fra karpefiskene. Også smelten, der lever i både fersk- og saltvand, kan forveksles med helten. Smelten kan dog kendes på en meget større mund, hvis bagkant når tilbage under den bageste del af øjet, og så har den en ufuldstændig sidelinje, hvor heltens er fuldstændig. Endvidere mangler smelten den hudlap ved bugfinnerne, som findes hos helten (og vore andre laksefisk).

Fra andre sølvskinnende saltvandsfisk med fedtfinne som guldlaks og strømsild kendes helten på de mindre øjne (mindre end snudelængden), mens de er omtrent som snudelængden hos strømsilden og større end snudelængden hos guldlaksen. Desuden har helten også en meget større mund. Hos helten når bagkanten af overkæben hen under den forreste af øjet, mens den ikke når tilbage til øjets forkant hos de andre. Endvidere har helten mindre skæl end guldlaks og strømsild. Helten har 75-100 skæl langs sidelinjen, mens guldlaksen har 64-70 skæl langs sidelinjen og strømsilden kun 50-54. Endelig er heltens skæl glatte, mens de er piggede og ru hos de andre. Fra små sildefisk, som heltynglen kan minde meget om, kan den lettest kendes på tilstedeværelsen af fedtfinnen.

Udbredelse

Generel udbredelse

Da der som nævnt stadig er usikkerhed omkring helt-gruppens systematik, påvirker den valgte afgrænsning af de enkelte arter/former naturligvis også oplysninger om udbredelse, biologi osv. Helt-gruppen har samlet set en cirkumpolar udbredelse på den nordlige halvkugle. I Europa findes der helt på De Britiske Øer og på det europæiske fastland fra Nordskandinavien til Alperne samt i floderne Donau og Dnestr, der løber til Sortehavet (Slastenenko 1959). Udbredelsen af *Coregonus maraena* angives af Kottelat & Freyhof (2007) at dække Østersøregionen og herunder hele Danmark (medregnet de danske snæbelbestande). I forbindelse med opdræt har man flyttet helt til bl.a. Grækenland, Italien, Tyrkiet, Iran, Kina og Japan, hvor der er etableret selvreproducerende bestande (Dill 1990; Froese & Pauly 2019).

For snæblens vedkommende angives det oprindelige udbredelsesområde af de fleste forfattere til at være kystfarvandene samt vandløb og floder med udløb i Nordsøen fra Varde Å i nord til Rhinen i syd. Krøyer (1846-1853) skriver imidlertid, at den findes fra Thorsminde i nord (indløbet til Nissum Fjord) til Belgien i syd, så noget kunne tyde på en større historisk udbredelse. Følger man i stedet Freyhof & Schöter (2005), der mener, at snæblerne i floderne Schelde, Meuse og Rhinen er en selvstændig art, er den sydlige grænse for snæbler af den ”danske type” floden Ems. Fra Sydengland kendes enkelte strejfer, men der har så vidt vides aldrig været observeret gydning i engelske floder (Maitland 1972). Op gennem 1900-tallet uddøde snæblen i de fleste floder, og omkring 1970 var de sidste to gydevandløb for snæblen Vidåen og Ribe Å i Sønderjylland (Jensen et al. 1999). Yngel af moderfisk fra Vidåen blev i 1995 udsat i floden Treene (et tilløb til Eidern) i

Nordtyskland, og efter at der er etableret en bestand, er udsætningerne baseret på lokale moderfisk. Det er uvist, om den naturlige gydning i floden er succesfuld. Senere er yngel fra Treene udsat i Elben og Rhinen (Freyhof & Schöter 2005). I Rhinen er der i dag en selvreproducerende bestand af snæbler, hvorfor udsætningerne blev indstillet i 2005 (Borcherding et al. 2010), og også i Elben har man fundet en gydebestand (Thiel & Magath 2012).

Udbredelse i Danmark

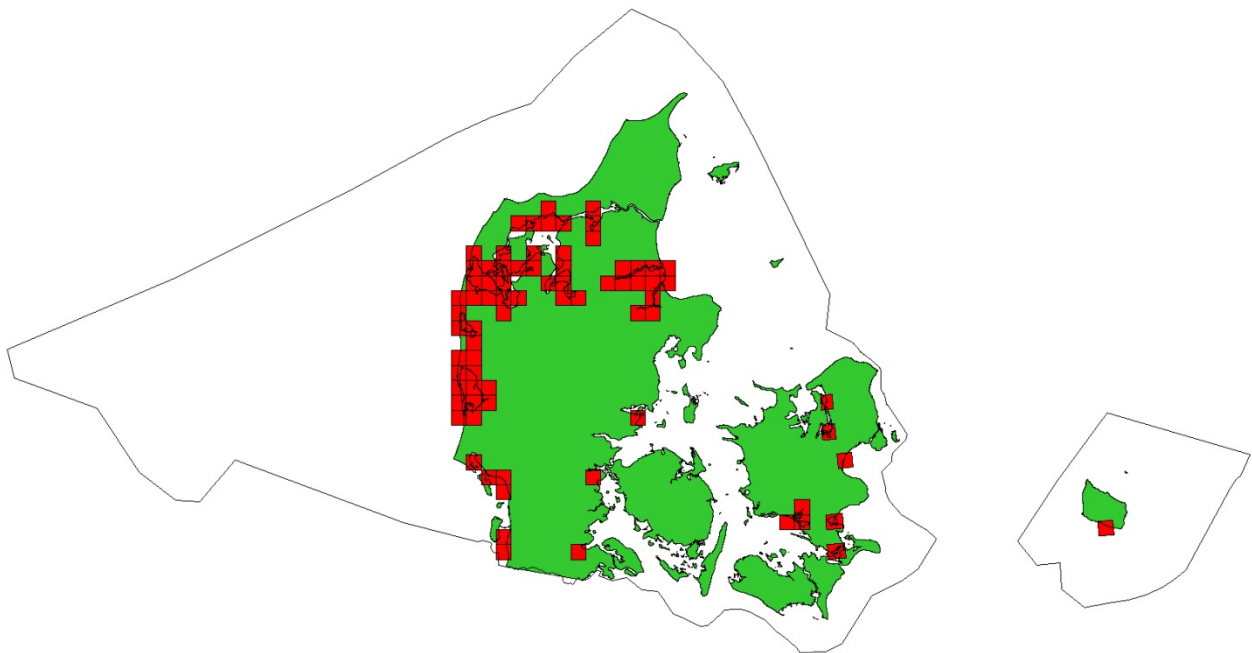
Den følgende gennemgang omhandler primært udbredelsen i havet, da udbredelsen i ferskvand er gennemgået i detaljer i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. Udbredelsen de to steder hænger dog uløseligt sammen, for helt (og snæbler) vandrer ikke ret langt væk fra de steder i ferskvand, hvor de yngler.

Fra naturens side er helten udbredt i Vestjylland fra Limfjorden i nord til Varde Å i syd og i de tilstødende fjordsystemer. Desuden er den naturlig i Gudenåsystemet, som i perioden efter sidste istid havde udløb via Skals Å til Limfjorden. Udbredelsen i havet er koncentreret omkring Ringkøbing Fjord, Nissum Fjord, Limfjorden og Randers Fjord, og bestandene her er delvist båret oppe af massive udsætninger. Fx sættes der årligt 3-4 mio. helt ud i Ringkøbing Fjord og Nissum Fjord – flest i Ringkøbing Fjord, hvor det største fiskeri også finder sted. I Limfjorden stammer de fleste registreringer i nyere tid fra Hjarbæk Fjord, men arten er gennem tiden registreret mange forskellige steder – typisk i de mere beskyttede områder, hvor saltholdigheden ikke er for høj. Før havets gennembrud af Agger Tange i 1825 var saltholdigheden meget lavere og helten mere almindelig. Flere gange er der også registreret helt i Mariager Fjord, men formentlig drejer det sig om fisk, der er kommet fra bestanden i Gudenåen/Randers Fjord (Otterstrøm 1922). Den ældste registrering fra Mariager Fjord i Atlasdatabasen stammer fra Dansk Fiskeritidende nr. 38, 1904, hvor det oplyses, at der er fanget en del helt i fjorden, efter at man har købt et ”patent-bundgarn”. Den seneste registrering fra fjorden er fra 1997, hvor der efter et stort iltsvind blev fundet mange døde helt især på stykket fra Hobro til Hadsund. Foruden strejferne i Mariager Fjord er der ikke tegn på, at heltene i større stil søger ud af Randers Fjord. I 1961 blev en helt på 1,5 kg fanget i Kolding Fjord, og i den forbindelse oplyste Jydske Tidende den 11. april 1961, at den ikke var set i fjorden siden århundredeskiftet. I efteråret 2010 blev en helt fundet død i As Vig lige syd for Horsens Fjord, og dette er formentlig også en strejfer fra Randers Fjord.

På Sjælland er helten ikke en naturlig ynglefisk, men der har været flere udsætninger gennem tiden. I Tuel Sø ved Sorø blev 5.000 stk. yngel fra Ringkøbing Fjord udsat i 1909, og det har givet ophav til en blivende bestand, der har bredt sig ned gennem Suså-systemet og videre ud i Karrebæk Fjord. Der er også udsat helt direkte i Karrebæk Fjord – første gang i 1928. I Fisk & Fri nr. 6, 1988 oplyses det, at der 15 år tidligere havet været en stor bestand i den nedre del af Susåen og i Karrebæk Fjord. I 1988 blev et større antal helt fra Limfjordscentret på Mors udsat i Karrebæk Fjord, og op gennem 1990’erne opstod der en stor ynglebestand og et populært fiskeri i både fjorden og den nedre del af Susåen i Næstved. Frem til omkring 2005 kunne man hver vinter se stimer af gydemodne helt på ynglepladserne, men herefter er bestanden langsom svundet ind og nu nærmest forsvundet. Formentlig skyldes det et omfattende redskabsfiskeri i fjorden kombineret med lystfiskernes fangster i åen og skarverne prædation. Ifølge Ferskvandsfiskeribladet nr. 6, 1928 blev 210.000 helt udsat forskellige steder i Roskilde Fjord i 1927, men Atlasdatabasen rummer ikke oplysninger om senere fangster fra stedet. Enkelte helt er fanget i bundgarn i Køge Bugt i perioden fra 1935 til 1948, men hvor de stammede fra er uvist. I maj 2002 blev en helt fanget i et sildegarn ved Kalvehave – sandsynligvis en strejfer fra Karrebæk Fjord, men ellers har der ifølge de lokale fiskere ikke været tegn på, at fiskene har opholdt sig uden for fjorden. Endelig kan det nævnes, at en helt blev fanget i havet ud for Vester Sømarken på Bornholm i september 2007.

Snæblens udbredelse omtales første gang i detaljer af Krøyer (1846-1853), som oplyser, at den i vore farvande med sikkerhed opholder sig i Vesterhavet, hvorfra den til bestemte tider går op i

fjorde og strømme fra Thorsminde i nord til Elben i syd. Det er imidlertid meget småt med konkrete oplysninger om fangster fra havet, og de fleste er fra 1800-tallet og begyndelsen af 1900-tallet. Otterstrøm (1922) nævner, at der var store mængder af snæbler i Nymindestrømmen (det gamle indløb til Ringkøbing Fjord) i 1880'erne, og Feddersen (1889) skriver, at der var både helt og snæbel i Ringkøbing Fjord. Johansen (1914) tilføjer, at snæblen var sjælden i Ringkøbing Fjord (og Stadil Fjord) i brakvandsperioden fra ca. 1845 til 1910. I den efterfølgende saltvandsperiode (Hvide Sande-kanalen åbnede i 1910) blev snæblen mere talrig i fjorden og heltens mere sjælden, men efter at slusen i Hvide Sande blev etableret, vendte udviklingen igen. Otterstrøm (1922) skriver også, at der er fanget snæbler i havet ud for Kongeåen, i havet ud for Sneum Å og i Ho Bugt. Endvidere omtaler han en speciel "Hjarbæk-snæbel", og det er formentlig samme langsudede variant, som Feddersen (1889) omtaler fra Struer. Endelig kan det nævnes, at Otterstrøm (1922) omtaler fangsten af en snæbel i Præstø Fjord i 1866 og tre eksemplarer fra Aabenraa i 1873. De sidstnævnte drejer sig dog formentlig om langsudede former af helt, og ikke om "ægte" snæbler, da snæbel-lignende helt forekommer flere steder i heltens udbredelsesområde.



Figur 1. Udbredelse af helt (og snæbel) i havet ved Danmark.

Herefter følger en meget lang periode uden oplysninger, men Fiskeatlasset har interviewet en ældre fisker, der kunne berette, at der frem til mindst 1960'erne foregik et målrettet snæbelfiskeri i det område ud for Vidåen (op til et par km fra land), der nu ligger bag det fremskudte dige. Manglen på fangster længere ude i Nordsøen kunne tyde på, at snæblerne ikke fjerner sig ret langt fra åerne, og selv efter de massive udsætninger, som blev påbegyndt i 1980'erne, er der ikke ret mange oplysninger fra selve havet, selvom snæblerne ofte er registreret meget talrigt ved åmundingerne i Vadehavsområdet. Snæblerne træffes dog fra tid til anden længere fra åerne. Bl.a. blev en snæbel i 2008 fanget i kølevandsindtaget til elværket i Esbjerg, og snæbler er også fanget af og til på vestsiden af Rømø. I forbindelse med mærkningsforsøg er der også flere gange fanget snæbler i én å, som var mærket i en anden. Fx er en snæbel mærket i Sneum Å i år 2000 genfanget i Ribe Å i 2002, 2003 og 2006. I Ribe Å har man fanget fire snæbler, som var mærket i Varde Å i 2001 og 2005, og desuden er en snæbel mærket i Ribe Å i 2007 senere samme år genfanget i Vidå-systemet (pers. komm. Michael Deacon). En snæbel mærket i Vidåen blev også registreret ved sydspidsen af Rømø i december 2014 (pers. komm. J.C. Svendsen).

Kortlægning

Oplysningerne om heltens udbredelse i havet stammer fra mange forskellige kilder: litteratur, fiskeundersøgelser, fangststatistikker, interviews med fiskere (erhvervsfiskere, fritidsfiskere og lystfiskere) samt fra DTU Aquas såkaldte Nøglefiskerprojekt, hvor udvalgte fritidsfiskere registrerer alle deres fangster. Oplysninger om snæblens udbredelse i havet stammer primært fra ældre litteratkilder, og der er en udpræget mangel på viden om dens nuværende udbredelse i havet. Det hænger formentlig sammen med, at der er forbud mod fiskeri med gællegarn i Vadehavet, hvor den formentlig tilbringer det meste af sin opvækst.

Biologi

Levesteder og levevis

Overordnet set foretrækker helt større, klarvandede, kølige søer samt brakvandsområder og de tilknyttede vandløb. Som følge af den store variation og tilpasningsevne er det dog vanskeligt at angive, hvilke specifikke levesteder helt fortrækker, idet habitatvalget afhænger af, hvilken gruppe eller økotype man betragter. Der kan være stationære og vandrende typer, der kan være pelagiske eller bundlevende typer, og der kan være typer, der er tilknyttet bredzonen samt kombinationer mellem disse. Endvidere findes der typer med forskelligt gydetidspunkt og valg af gydehabitat. Der findes søer, hvor helt op til 11 forskellige typer af helt lever sammen og optager hver sin økologiske niche (Kottelat & Freyhof 2007). Ofte er det dog sådan, at de forskellige typer ikke er fuldstændig reproduktivt adskilte, hvilket betyder, at der sker en vis udveksling af gener (Østbye et al. 2005).

Mange forfattere skriver, at helten er en koldt vandfisk, men der er ikke lavet mange undersøgelser af de præcise temperaturgrænser. Moeslund & Leonhard (1989) nævner (uden kildehenvisning), at helt ikke trives ved temperaturer over 20 °C. I de dele af udbredelsesområdet, der har det varmeste klima, findes de som regel kun i dybe søer, hvor de kan opsøge køligt vand på større dybder om sommeren. De kræver som udgangspunkt iltrigt vand. Helt er ferskvandsfisk, men de kan tåle vand med et forholdsvis højt saltindhold. Fisk fra et nordjysk opdræt kunne fx tåle direkte overførsel fra ferskvand til 25 ‰ saltvand, men de døde ved overførsel til 32 ‰ (Madsen et al. 1996). Ifølge Albert et al. (2004) kan normal klækning og larveudvikling ske ved højst 4,8 ‰, så i områder med højere saltholdighed er de tvunget til at foretage vandringer til egnede gydeområder (typisk oppe i åerne). Snæblerne i Vadehavet adskiller sig fra de øvrige danske heltbestande, idet den kan leve i omgivelser med en saltholdighed på op til 32 ‰ (Jensen et al. 2003; Hansen et al. 2008). Den høje salttolerance er ofte blevet brugt som et argument for at betragte snæblerne som en særskilt art, men der er ikke noget overraskende i, at populationer fra områder med et højt saltindhold udvikler en højere salttolerance end populationer fra områder med mindre salt. Det samme vil man formentlig kunne se hos en lang række fiskearter, der findes i fx både Nordsøen og den indre del af Østersøen. De meget få registreringer fra Vadehavet og selve Nordsøen tyder for øvrigt på, at snæblerne mest opholder sig i det brakke vand lige ud for åmundingerne i Vadehavet.

Mange heltbestande er vandrebstande, der primært vandrer mellem gyde- og opvækstområder. Herudover foretager helt, som lever pelagisk, ofte døgnbestemte vandringer op og ned i vandsøjlen ligesom man kender det fra mange andre fisk. De følger byttedyrene op i vandsøjlen om natten og ned på større dybder om dagen, hvor risikoen for at blive ædt er mindre. Skiftet i dybde kan være på 15-20 m (Kahilainen et al. 2004). Lidt overraskende kan man også finde vertikale vandringer om vinteren i søer med tykt isdække, hvor kun ganske lidt lys trænger ned (Jurvelius & Marjomäki 2008). Helt, der lever i søernes bredzone, trækker typisk ud på dybere vand om vinteren.

Fødevalg

Hvirvelløse dyr udgør hovedparten af føden hos de fleste bestande, men fisk kan udgøre en større eller mindre del af føden, og kannibalisme forekommer også (Jacobsen 1982; Skurdal et al. 1985). Fødevalget hos den enkelte bestand er i høj grad bestemt af tilpasning til en bestemt økologisk niche (Østbye et al. 2006). Som nævnt er der sammenhæng mellem fødevalget/habitatvalget og antallet af

gællegitterstave. Helt med mange gællegitterstave lever overvejende af fritsvømmende planktondyr (fx dafnier) og har en pelagisk levevis, mens helt med færre gællegitterstave hovedsagelig lever af større hvirvelløse dyr (fx insektlarver eller små krebsdyr) på eller nær bunden (Kahilainen et al. 2005). I Danmark er disse to typer traditionelt blevet kaldt henholdsvis svævhelt og bundhelt (Otterstrøm 1922). Der findes dog overgangsformer, der er mindre specialiserede.

Larverne æder små planktondyr (fx hjuldyr), og senere er især vandlopper det helt dominerende bytte. Hos de ældre fisk er det foretrukne bytte større dyreplanktonarter, men på visse årstider (især vinter) ædes der flere bunddyr (Jacobsen 1982). I Ring Sø ved Brædstrup blev udsatte helts fødevalg undersøgt i 1989-91, og undersøgelsen viste, at dafnier var det vigtigste fødeemne. Kun i vinterhalvåret skiftede heltene til at æde bunddyr som fx vandbænkebidere (Berg et al. 1994). I Tange Sø viste en undersøgelse, at føden overvejende bestod af bunddyr (især pupper og larver af dansemyg), mens dyreplankton blev kun ædt i mindre grad (Kronborg et al. 1984). I Nissum Fjord er heltene i endnu højere grad bunddyrsædere, og her er de vigtigste byttedyr en børsteorm (*Hediste diversicolor*), en slikkrebs (*Corophium volutater*) og dyndsnegle (*Hydrobia* sp.). Desuden havde en pungere (*Neomysis integer*) og lerkutling en vis betydning (Rasmussen 1979).

Snæbelynglen lever i hovedtræk af de samme fødeemner som heltynglen, indtil de vandrer ud i havet. Der er ikke lavet undersøgelser af føden i havet, men man antager, at de lever af de samme typer byttedyr som de helt, der lever i brakvand.

Reproduktion og livscyklus

Alderen ved kønsmodning varierer meget fra bestand til bestand. I Danmark er hannerne typisk 1-2 år, når de bliver kønsmodne, mens hunnerne er 2-3 år (Rasmussen et al. 1979; Kronborg et al. 1984). I koldere egne og i næringsfattige søer, hvor væksten er langsommere er fiskene 5-7 år, når de bliver kønsmodne (Sandlund et al. 2007). I Europa findes der bestande, der gyder henholdsvis om efteråret, vinteren og om foråret, og nogle steder (ikke i Danmark) kan man finde flere forskellige typer i samme sø (Kottelat & Freyhof 2007). I Danmark sker gydningen normalt i november-december, men den kan vare til ind i januar. I Ringkøbing Fjord og Nissum Fjord begynder gydevandringen hos heltene som oftest i oktober (Berg 1988), og det samme gælder for snæblerne i Vidåen (Hvidt & Christensen 1990). Hannerne opholder sig som regel længere på gydepladserne end hunnerne, men der er store lokale forskelle. Der er også lokale forskelle på, hvor lange gydevandringer, der foretages, og hvor længe fiskene bliver på gydepladserne.

Gydning kan foregå i både vandløb og i søernes bredzone. I vandløb er det områder med frisk strøm og et fast bundsubstrat (sten eller grus) og eventuel vegetation, der er heltens fortrukne gydehabitat (Rasmussen et al. 1979; Hvidt & Christensen 1990). I danske søer er det normalt områder med vandplanter, der opsøges (Rasmussen et al. 1979), men i bjergsøer vælges især områder på 2-3 meters dybde med sten eller grus og svag hældning (Bégout Anras et al. 1999). Antallet af æg varierer fra bestand til bestand, efter hunnernes størrelse og efter hvor næringsrige omgivelserne er. En undersøgelse fra Tange Sø viste, at hunnerne rummede 35.000-40.000 æg pr. kg kropsvægt (Kronborg et al. 1984), og umiddelbart inden gydningen udgjorde æggene i dén bestand 20-25 % af hunnens vægt.

Æggene, der er gule eller ravfarvede, gydes frit i vandet. Ved gydningen måler de ca. 2,7 mm i diameter (store hunner lægger større æg end små hunner), men efter befrugtningen svulmer de til 3,2-5,2 mm (Hasselman et al. 2007) og synker til bunden, hvor de klæber til sten eller vandplanter. Succesfuld reproduktion kræver normalt temperaturer mellem 0,5 og 10 °C, men allerede fra ca. 5 °C falder klækningssuccesen med stigende temperatur. Ved 7,6 °C er det kun 50 % af æggene, der udvikler sig normalt (Cingi et al. 2010). Inkubationstiden afhænger af temperaturen. Ved 2 °C sker klækningen i gennemsnit efter 136 dage (275 graddage), og ved 4 °C gennemsnitligt efter 98 dage (395 graddage) (Hvidt & Christensen 1990). Undersøgelser har også vist, at larverne er større og

mere udviklede ved klækning, når temperaturen er lav (Hvidt & Christensen 1990). Larverne måler ca. 10 mm ved klækningen.

Maksimalalderen angives normalt til 20-25 år, men også her spiller artsafgrænsningen ind. Machacek (2019) angiver, at *C. maraena* kan blive 33 år. Der er ikke lavet undersøgelser af heltens maksimalalder i Danmark, men i bestande, der befiskes kraftigt, er det kun ganske få fisk, der bliver mere end 5-6 år gamle (Berg 1988). I Danmark har man fundet snæbler op til 11 år, men den kan formentlig blive noget ældre (pers. komm. Michael Deacon).

Vækst og økologi

Væksten varierer meget fra bestand til bestand, og der kan være stor forskel på væksten på bestande med forskellig livsstrategier indenfor den samme sø. I søer med fødemangel kan der udvikles dværgformer med en maksimal længde på under 20 cm (Landry et al. 2007), men samme sø kan rumme populationer med andre habitatvalg og hurtigere vækst. I en finsk sø har man fx set en langsomt voksende population af bundhelt, der altid opholder sig på over 10 meters dybde, mens en hurtigere voksende population af bundhelt opholder sig i bredzonen. Maksimal længden er henholdsvis ca. 25 og 35 cm efter 15 år. I samme sø findes også en population af svævhelt, der lever af pelagisk dyreplankton (Kahilainen et al. 2005). Hos brakvandsbestandene er væksten som hovedregel noget hurtigere end hos søbestandene. Den hurtigste vækst har man fundet hos helt i Pommernbugten ved Polen. Her er længden 40 cm allerede efter 2-3 år og mere end 50 cm efter 5 år (Heese 1988).

Afhængig af hvilken livsstrategi, der vælges, kan heltene have forskellige betydninger for økosystemet. De kan have en stor effekt på antallet og sammensætningen af de hvirvelløse dyr i en sø (Salo et al. 1989). Da helt foretrækker at æde store planktondyr, kan de reducere antallet af de store arter (fx dafnier) markant, hvorved de små planktondyr (fx vandlopper) får bedre vilkår. Dette kan igen have en negativ effekt på andre arter af fisk, som også foretrækker dafnier (fx aborre yngel), og det kan igen påvirke søens miljøtilstand. De store dafnier er de mest effektive til at æde alger, og når de mangler, kan algemængden øges og søens vand blive uklart. Dette så man fx i Ring Sø ved Brødstrup, da man udsatte helt i 1989 (Berg et al. 1994). Det er normalt i meget næringsfattige søer, som mest findes i bjerggrige og arktiske egne, at heltene kan være den dominerende fiskeart (Amundsen 1988; Dill 1990), og her kan den have en kontrollerende rolle i forhold til dyreplankton og bunddyr (Jacobsen 1982). I Fiskeritidende nr. 26, 2012 nævnes, at Struer Kommune havde bestilt 50.000 helt til udsætning i Kilen for at komme et problem med milliarder af generende dansemøg til livs. I næringsfattige søer kan helt være et vigtigt byttedyr for ørreder og fjeldørreder (Kahilainen et al. 2009).

Forvaltning, trusler og status

Helten er herhjemme omfattet af både fredningstid og mindstemål. Fredningstiden er generelt 1. november-31. januar. I Ringkøbing og Stadil Fjorde er fredningstiden dog forlænget til 28. (eller 29.) februar og i Nissum Fjord til 31. marts. Det generelle mindstemål er 36 cm, men i Ringkøbing Fjord og Stadil Fjord er det 34 cm. Snæblen er totalfredet og har været det siden 1983.

Helten (*Coregonus maraena*) er regnes som Sårbar (VU) den internationale rødliste fra IUCN (Freyhof 2011), men i den danske rødliste fra 2010 opfattes heltene ikke som truet (Carl et al. 2010), da massive udsætninger understøtter flere af bestandene. For øvrigt har man udklækket helt på danske klækkerier helt fra 1880'erne, og Atlasdatabasen rummer adskillige oplysninger om udsætninger mange steder i både ferskvand og saltvand – både som forsøg på at lave nye bestande og som bestandsophjælpning af de eksisterende.

Snæblen regnes som uddød på den internationale rødliste fra IUCN (Freyhof & Kottelat 2008), da den følger Freyhof & Schöter (2005) i beslutningen om at betragte "Rhin-snæblen" som forskellig

fra de danske snæbler. Snæblen regnes som Truet (EN) på den danske rødliste. Snæblen er endvidere optaget som såkaldt ”ansvarsart” på Habitatdirektivets bilag IIa og IVa, som er lister over de mest udryddelsestruede dyr og planter i EU-landene. Den er også optaget på Bern-konventionens liste III. Danmark er derfor forpligtiget til aktivt at arbejde for en positiv bestandsudvikling, også selvom den ikke kan betragtes som en selvstændig art. I begyndelsen af 1980’erne blev en redningsaktion sat i værk, og moderfisk blev indfanget i Vidåen. I 1982-1984 blev nogle få tusinde stk. yngel fra opdræt udsat i Vidåen, og fra 1987 til 1992 blev der udsat mere end 2 mio. stk. opdrættet yngel i seks vandløb fra Varde Å i Nord til Vidåen i syd. Dette resulterede i en stor gydebestand i en årrække, men da man indstillede udsætningerne, faldt bestandsstørrelsen igen. I perioden 2007-2011 blev der bl.a. derfor gennemført et meget omfattende restaureringsprojekt – et såkaldt EU Life-projekt – med det formål at genskabe snæblens gydemuligheder og levesteder i ferskvand. I Vidåen, Ribe Å, Sneum Å og Varde Å, der alle løber ud i Vadehavet, blev der fjernet spærringer, genslynget åstrækninger og genskabt gydepladser. I Varde Å blev Karlsgårdeværket nedlagt, og åens oprindelige løb blev genskabt på en 13 km lang strækning. De mange tiltag har dog ikke haft den ønskede effekt, og efter at udsætningerne ophørte, er bestandene svundet voldsomt ind igen. Snæblen er således forsvundet fra Varde Å, Sneum Å, Kongeåen, Rejsby Å, Brøns Å, og Brede Å. I Ribe Å blev gydebestanden beregnet til 1862 stk. i 2009, 329 stk. i 2013 og 790 stk. i 2018. Her vil den sikkert stige en smule i de efterfølgende år, for der blev udsat ca. 20.000 stk. yngel i 2017. I Vidåen blev gydebestanden vurderet til 4.000 stk. i år 2000. I 2006 var tallet 1.000-2.000, i 2014 var tallet 2.680, og i 2018 var det 3.143 stk. (Søgaard et al. 2018; pers komm. Michael Deacon). Samlet set er det en voldsom tilbagegang i forhold til 1990’erne, hvor bestandsophjælpningen betød, at gydebestanden var helt oppe på ca. 75.000 stk. Årsagen til tilbagegangen er ikke kendt i detaljer, men et af de store problemer er, at man ikke kender ret meget til snæblens biologi og dermed de specifikke krav til ynglepladser og opvækstområder. Sandsynligvis spiller også prædation fra især skarver en stor rolle i nedgangen, for indtrækket til åerne falder sammen med, at store mængder af skarver ankommer til overvintringspladser i de nedre dele af åerne. I Vidåen har man fundet, at mindst 30 % af dødeligheden for de voksne i løbet af en 6 måneder lang periode skyldte skarver (Jensen et al. 2017). Ved undersøgelser i 2018 havde 22 % af de voksne snæbler i Vidåen og 20 % af de voksne snæbler i Ribe Å tydelige skader fra prædatorer (de små får ikke skader, men bliver ædt). Måske er det store problem med skarvprædation dog i virkeligheden også et problem med slusepraksis, idet snæblerne koncentrerer omkring sluserne, når de er lukkede, så der dannes et ”skarvspisekammer”.

Heltbestandene er påvirket af de samme ting som mange andre af vore vandrefisk og vandløbsfisk – spærringer, forurening og fiskeri, og i mange lande har man set tilbagegang. Især forurening fra papirfabrikker har mange steder skadet heltenes leveduligheder (Hakkari & Bagge 1992). Bestandene af snæbler i bl.a. Rhinen og Elben uddøde som nævnt også som følge af især forurening, ødelæggelse af gydeområder og etablering af spærringer i floderne (Hansen et al. 2006). Overfiskeri har sikkert også spillet en vis rolle.

Menneskets udnyttelse

Helt er gode spisefisk med stor kommerciel værdi i nogle europæiske lande. Statistikken er dog usikker på grund af den usikre taxonomi. Typisk indberettes der årlige fangster på 3.000-4.000 ton af *Coregonus lavaretus* (betrages her som en super-art), men fangsterne i kategorien *Coregonus* spp. er typisk 4-5 gange så høje (FAO 2014). Af Østersølandene er det Finland, der tegner sig for den største fangst, og her er ca. halvdelen fra ferskvand og halvdelen fra Østersøen. Mange steder opretholdes fiskeriet af omfattende udsætninger. Det gælder fx fiskeriet i Finland, hvor der i 1987 fx blev udsat 29 mio. stk. helt yngel (Dill 1990). Også herhjemme er erhvervsfiskeriet båret oppe af massive udsætninger. I Ringkøbing Fjord og Stadil Fjord udsættes som nævnt årligt 3-4 mio. stk. yngel, og ca. 90 % af de danske landinger kommer fra disse fjorde. Udbyttet har for øvrigt svinget meget gennem årene, og i den senere tid har de officielle landinger typisk ligget på mellem 50 og 100 ton om året. Størstedelen af fangsten omsættes lokalt, mens man sjældent ser arten til salg i

resten af landet. Koldrøget helt er en vestjysk specialitet, der bl.a. spises omkring jul. Foruden erhvervsfiskeriet drives der også en del fritidsfiskeri. Lystfiskernes fangster er så små, at de ikke har betydning.

Nogle steder i Europa opdrættes helt til konsum. Det gælder fx i Finland, hvor opdræt af helt er en voksende branche. Om foråret flyttes 1-årsyngel fra ferskvand til yderligere 1-2 års opdræt i netbure ved Finlands sydvestkyst i Østersøen (Koskela et al. 2004). I Finland har man også gjort succesfulde forsøg med at anvende plantebaseret foder (sojabønner) i stedet for det traditionelle foder baseret på fiskemel. Dette er kombineret med målrettet avlsarbejde for at øge opdrætsfiskenes evne til at omsætte planteproteiner (Quinton et al. 2007).

Nogle steder i udbredelsesområdet er helten en populær sportsfisk, men i Danmark dyrkes et målrettet lystfiskeri kun nogle få steder – bl.a. i Randers Fjord. I en årrække omkring årtusindeskiftet var der et populært fiskeri i Susåen ved Næstved, men bestanden her er nu nærmest uddød, og de seneste år er der kun landet enkelte fisk. Det målrettede fiskeri i åerne foregår som regel om vinteren i perioden lige efter gydningen. I søer og brakvand er fiskeriet bedst om foråret, hvor fiskene er sultne efter legen. Fiskeriet foregår med let grej, for helten er ikke den store fighter. Man skal heller ikke presse fiskene ret hårdt, for man risikerer let at miste krogholdet i de sarte munddele. Fiskeriet foregår med flåd eller bundtackler, og agnen er normalt orm.

Referencer

Albert, A., Vetemaa, M. & Saat, T. 2004. Effects of salinity on the development of Peipsi whitefish, *Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakow, embryos. *Annales Zoologici Fennici* 41: 85-88.

Amundsen, P.-A. 1988. Effects of an intensive fishing programme on age structure, growth and parasite infection of stunted whitefish (*Coregonus lavaretus* L. s.l.) in lake Stuorajavri, northern Norway. *Finnish Fisheries Research* 9: 425-434.

Begout Anras, M.L., Cooley, P.M., Bodaly, R.A., Anras, L. & Fudge, R.J.P. 1999. Movement and habitat use by lake whitefish during spawning in a boreal lake: Integration Acoustic telemetry and geographic information systems. *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 939-952.

Berg, S. 1988. Heltbestanden I Ringkøbing og Stadil fjorde, opgangen nov. dec. 1987. Ringkøbing Fjord Undersøgelser 1986-87. Delrapport nr. 9. Ringkøbing Amtskommune.

Berg, S., Jeppesen, E., Søndergaard, M. & Mortensen, E. 1994. Environmental effects of introducing whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), in Lake Ring. *Hydrobiologia* 275/276: 71-79.

Borcherding, J., Heynen, M., Jager-Kleinicke, T., Winter, H.V. & Eckmann, R. 2010. Re-establishment of the North Sea houting in the River Rhine. *Fisheries Management and Ecology* 17: 291-293.

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. og Nielsen, J.G. 2010. Ferskvandsfisk. I: Wind, P. (red.): Den danske rødliste. - Fagdatacenter for Biodiversitet og Terrestrisk Natur (B-FDC), Danmarks Miljøundersøgelser, Aarhus Universitet.

Cingi, S., Keinänen, M. & Vuorinen, P.J. 2010. Elevated water temperature impairs fertilization and embryonic development of whitefish *Coregonus lavaretus*. *Journal of Fish Biology* 76: 502-521.

- Dill, W.A. 1990. Inland fisheries of Europe. EIFAC Technical Paper 52. FAO Rom.
- FAO 2014. FAO yearbook 2012. Fishery and Aquaculture Statistics. Food and Agriculture Organisation of the United Nations.
- Feddersen, A. 1880. Ferskvandsfiskenes geografiske udbredelse i Danmark. Geografisk Tidsskrift, Bind IV, nr. 5-6: 1-11.
- Feddersen, A. 1889. Fiskene paa Udstillingen 1888. Fiskeritidende nr. 12, 13, 14 og 15 for 1889.
- Freyhof, J. 2011. *Coregonus maraena*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T135672A4176316.
- Freyhof, J. & Kottelat, M. 2008. *Coregonus oxyrinchus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2008: e.T5380A11126034.
- Freyhof, J. & Schöter, C. 2005. The houting *Coregonus oxyrinchus* (L.) (Salmoniformes : Coregonidae), a globally extinct species from the North Sea basin. Journal of Fish Biology 67: 713-729.
- Fricke, R., Eschmeyer, W.N. & Fong, J.D. 2019. Species of Fishes by family/subfamily. On-line version 2019. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>
- Froese, R. & Pauly, D. (ed.) 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
- Hakkari, L. & Bagge, P. 1992. Reproductive success of *Coregonus* species in areas loaded by effluents from paper mills. Hydrobiologia 243/244: 405-412.
- Hansen, M.M., Nielsen, E.E. & Mensberg, K.-L.D. 2006. Underwater but not out of sight: genetic monitoring of effective population size in the endangered North Sea houting (*Coregonus oxyrhynchus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 63:780-787.
- Hansen, M.M., Fraser, D.J., Als, T.D. & Mensberg, K.-L.D. 2008. Reproductive isolation, evolutionary distinctiveness and setting conservation priorities: The case of European lake whitefish and the endangered North Sea houting (*Coregonus* spp.) BMC Evolutionary Biology 8: 137.
- Hasselman, D.J., Whitelaw, J. & Bradford, J.G. 2007. Ontogenetic development of the endangered Atlantic whitefish (*Coregonus huntsmani* Scott, 1987) eggs, embryos, larvae, and juveniles. Canadian Journal of Zoology 85: 1157-1168.
- Heese, T. 1988. Some aspects of the biology of the whitefish, *Coregonus lavaretus* (L.), from the Pomeranian Bay. Finnish Fisheries Research 9: 165-174.
- Himberg, M.K.J. & Lehtonen, H. 1995. Systematics and nomenclature of coregonid fishes, particularly in Northwest Europe. Advances in Limnology 46: 39-47.
- Hvidt, C.B. & Christensen, I.G. 1990. Træk af Nordsøsnæblens (*Coregonus oxyrhynchus* L.) biologi i Vidå-systemet. Specialrapport. Zoologisk Laboratorium, Århus Universitet.
- Jacobsen, O.J. 1982. A review of food and feeding habits in coregonid fishes. Polski Archiwum für Hydrobiologii 29: 179-200.

- Jacobsen, M. 2011. In the search for the North Sea houting (*Coregonus oxyrhincus*) - A study of mitogenomics and morphology in the European lake whitefish (*Coregonus lavaretus*) and the North Sea houting (*Coregonus oxyrhincus*). MSc Thesis. Natural History Museum of Denmark, Centre for Geogenetics, University of Copenhagen.
- Jensen, A.R., Ejbye-Ernst, M., Møller, B. & Grøn, P.N. 1999. Status for snæbelbestandene i Vadehavsområdet 1989-1998. Rapport fra Ribe Amt og Sønderjyllands Amt.
- Jensen, A.R. Nielsen, H.T. & Ejbye-Ernst, M. 2003. National Forvaltningsplan for Snæbel. Miljøministeriet, Skov- og Naturstyrelsen, Ribe Amt & Sønderjyllands Amt.
- Jensen, L.F., Rognon, P., Aarestrup, K., Bøttcher, J.W., Pertoldi, C., Thomsen, S.N., Hertz, M., Winde, J. & Svendsen, J.C. 2017. Evidence of cormorant-induced mortality, disparate migration strategies and repeatable circadian rhythm in the endangered North Sea houting (*Coregonus oxyrinchus*): A telemetry study mapping the postspawning migration. Ecology of Freshwater Fish: 1-14.
- 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.
- Jurvelius, J. & Marjomäki, T.J. 2008. Night, day, sunrise, sunset: do fish under snow and ice recognize the difference? Freshwater Biology 53: 2287-2294.
- Kahilainen, K., Malinen, T., Tuomaala, A. & Lehtonen, H. 2004. Diel and seasonal habitat and food segregation of three sympatric *Coregonus lavaretus* forms in a subarctic lake. Journal of Fish Biology 64: 418-434.
- Kahilainen, K., Alajärvi, E. & Lehtonen, H. 2005. Planktivory and diet-overlap of densely raked whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in a subarctic lake. Ecology of Freshwater Fish 14: 50-58.
- Kahilainen, K.K., Malinen, T. & Lehtonen, H. 2009. Polar light regime and piscivory govern diel vertical migrations of planktivorous fish and zooplankton in a subarctic lake. Ecology of Freshwater Fish 18: 481-490.
- Kirtiklis, L. & Jankun, M. 2006. Chromosome analysis in coregonid individuals in the interspecific hybridization zone. Journal of Applied Ichthyology 22: 401-403.
- Koskela, J., Rahkonen, R., Pastenack, M. & Knuutinen, H. 2004. Effect of immunization with two commercial vaccines on feed intake, growth, and lysozyme activity in European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). Aquaculture 234: 41-50.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland & Freyhof, Berlin, Germany.
- Kronborg, O., Pedersen, H.V. & Støckler, M. 1984. En populationsdynamisk undersøgelse af helt, *Coregonus lavaretus* L., i Tange Sø. Specialrapport, Århus Universitet.
- Landry, L., Vincent, W.F. & Bernatchez, L. 2007. Parallel evolution of lake whitefish dwarf ecotypes in association with limnological features of their adaptive landscape. Journal of Evolutionary Biology 20: 971-984.

Machacek, H. 2019. www.fishing-worldrecords.com.

Madsen, S.S., Larsen, B.K. & Jensen, F.B. 1996. Effects of freshwater to seawater transfer on osmoregulation, acid-base balance and respiration in river migrating whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Journal of Comparative Physiology B* 166: 101-109.

Maitland, P.S. 1972. A key to the freshwater fishes of the British Isles. Freshwater Biological Association. Scientific publications no. 27.

Mehner, T., Pohlmann, K., Bittner, D. & Freyhof, J. 2018. Testing the devil's impact on southern Baltic and North Sea basins whitefish (*Coregonus* spp.) diversity. *BMC Evolutionary Biology* 18:208.

Moeslund, B. & Leonhard, S. 1989. Mulige årsager til blodudtrækninger i huden og forringet kondition hos helt i Ringkøbing Fjord, sommeren 1988. Notat udarbejdet for Ringkøbing Amtskommune.

Nelson, J.S., Grande, T.C. & Wilson, M.V.H. 2016. *Fishes of the World*. Fifth Edition. John Wiley & Sons, Inc.

Otterstrøm, C.V. 1914. Danmarks Fauna bd. 15. Fisk II, Blødfinnefisk. G.E.C. Gads Forlag, København.

Otterstrøm, C.V. 1922. Heltling (*Coregonus albula* L.) og helt (*Coregonus lavaretus* L.) i Danmark. I: Mortensen, F.V. (red): Undersøgelser af de ferske vandes fiskeriforhold, II. Beretning til landbrugsministeriet.

Pethon, P. 1974. Naturally occurring hybrids between whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) and cisco (*Coregonus albula* L.) in Orrevann. *Norwegian Journal of Zoology* 22: 287-293.

Quinton, C.D., Kause, A., Koskela, J. & Ritola, O. 2007. Breeding salmonids for feed efficiency in current fishmeal and future plant-based diet environments. *Genetic Selective Evolution* 39: 431-446.

Rasmussen, K. 1979. Udbredelse og fødevalg hos brakvandshelten, *Coregonus lavaretus* (L.), i Nissum Fjord. Meddelelser fra Ferskvandsfiskerilaboratoriet 1/79. Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser.

Rasmussen, K., Markmann, P. & Heise P.B. 1979. Undersøgelse af heltbestanden i Ringkøbing Fjord-Skjern Å systemet med specielt henblik på mulighederne for ophjælpning og kontrol af bestanden. Rapport til Ringkøbing Amtskommune.

Salo, J., Walls, M., Rajasilta, M., Sarvala, J., Räsänen, M. & Salonen, V.-P. 1989. Fish predation and reduction in bodysize in a cladoceran population: palaeoecological evidence. *Freshwater Biology* 21: 217-221.

Sandlund, O.T., Museth, J., Taugbol, T. & Ostbye, K. 2007. Population characteristics of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in a 30 years old river reservoir: Lopsjoen, SE Norway. *Advances in Limnology* 60: 205-212.

Skurdal, J., Bleken, E. & Stenseth, N.C. 1985. Cannibalism in whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Oecologia* 67: 566-571.

Slastenenko, E.P. 1959. Zoogeographic review of the Black Sea fish fauna. *Hydrobiologia* 14: 177-188.

Stott, W. & Todd, T.N. 2007. Genetic markers and the coregonoid problem. *Advances in Limnology* 60: 3-23.

Svårdson, G. 1979. Speciation of Scandinavian *Coregonus*. Report no 57. Institute of Freshwater Research, Drottningholm.

Søgaard, B., Wind, P., Bladt, J.S., Mikkelsen, P., Wiberg-Larsen, P., Galatius, A. & Teilmann, J. 2015. Arter 2014. NOVANA. Aarhus Universitet, DCE – Nationalt Center for Miljø og Energi. Videnskabelig rapport fra DCE - Nationalt Center for Miljø og Energi nr. 168.

Thiel, R. & Magath, V. 2012. Existenz und Reproduktionspotenzial eines Laicherbestands des Schnäpels in der Eibe. Fachbereich Biologie, Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum, Abteilung Ichthyologie, Universität Hamburg.

Vuorinen, J. 1988. Enzyme genes as interspecific hybridization probes in Coregoninae fishes. *Finnish Fisheries Research* 9: 31-37.

Østbye, K., Næsje, T.F., Bernatchez, L., Sandlund, O.T. & Hindar, K. 2005. Morphological divergence and origin of sympatric populations of European whitefish (*Coregonus lavaretus* L.) in Lake Femund, Norway. *Journal of Evolutionary Biology* 18: 683-702.

Østbye, K., Amundsen, P.-A., Bernatchez, L., Klemetsen, A., Knudsen, R., Kristoffersen, R. & Næsje, T.F. 2006. Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times. *Molecular Ecology* 15: 3983-4001.