

Atlas over danske saltvandsfisk

Laks

Salmo salar Linnaeus, 1758

Af Gorm Heilskov Rasmussen & Henrik Carl



Laks på 7,5 kg og 87 cm fanget nord for Bornholm den 28. april 2019. © 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: Rasmussen, G.H. & Carl, H. 2019. Laks. 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

Laksen tilhører underfamilien Salmoninae, der omfatter syv slægter. Af dem findes slægten *Salmo* naturligt i Danmark, mens slægterne *Salvelinus* og *Oncorhynchus* er repræsenteret af en række indførte arter, bl.a. fjeldørred, kildeørred, regnbueørred, pukkellaks og sølv laks. Antallet af arter i slægten *Salmo* (og i flere andre af underfamiliens slægter) er et omdiskuteret emne. I Europa har man traditionelt regnet med to arter, laks og ørred, men der findes muligvis mange flere. Præcis hvor mange afhænger af, i hvor høj grad de enkelte forskere vælger at ophøje de morfologisk og genetisk forskellige populationer til arter. Kottelat & Freyhof (2007) opererer således med 27 *Salmo*-arter (plus en række ubeskrevne arter) alene i Europa. De atlantiske laks i Nordamerika og Europa blev adskilt fra hinanden for mere end 500.000 år siden, og flere eksperter opfatter dem som så forskellige, at de regnes som to forskellige underarter: *Salmo salar sebago* og *Salmo salar salar* (King et al. 2007). Det er dog langt fra alle, der deler denne opfattelse. Morfologisk er de nemlig ikke til at adskille fra hinanden. Der er dog genetisk forskel. Fx har laks fra Nordamerika 27 kromosompar, mens laksene i Europa har 29 kromosompar. På trods af utallige studier af genetikken hos laks og ørreder er det heller ikke lykkedes at producere et helt sikkert stamtræ for slægten *Salmo*. Flere studier peger i retning af, at laksen udgør en egen udviklingsgren (Crespi & Fulton 2004; King et al. 2007), mens ørreden indgår i et større kompleks af arter (Bernatchez 2001).

Laksen danner naturligt hybrider med ørreden. Det sker især i vandløb, hvor arterne gyder i nærheden af hinanden og på samme tid. Normalt foretrækker ørreder nemlig at gyde i de smallere vandløb, mens laks gyder på bredere og dybere strækninger. Undersøgelser viser, at undslupne opdrætslaks hellere hybridiserer med ørreder, end de yngler med vandløbets vilde laks (Ferguson 2006). Mængden af hybrider er normalt kun 0,3-0,9 % (Dickins 1977), men i vandløb, hvor antallet af laks er lavt i forhold til antallet af ørreder, kan frekvensen være større. I nogle nordspanske vandløb er andelen af hybrider således fundet til 2-3 % (Leaniz & Verspoor 1988). Hybriderne overlever ikke så godt som forældrearterne, og der er også ringe overlevelse af tilbagekryds mellem hybrider og forældrearterne (Ferguson 2006). I dambrug har krydsninger mellem hunlaks og hanhavørreder været afprøvet, men forventningerne til deres egenskaber som opdrætsfisk blev ikke indfriet (Larsen 1978).

Det officielle danske navn er atlantisk laks (Carl et al. 2004), men i daglig tale bruges blot navnet laks. Det er et navn, der kan spores meget langt tilbage i tiden, ofte med den oldnordiske stavemåde lax. Der er også betegnelser for de forskellige stadier i laksens livscyklus, fx nedfaldslaks, blanklaks eller krog laks.

Udseende og kendetegn

Kroppen er slank og lidt sammentrykt, og haleroden er slank. Hovedet er relativt kort – længst hos kønsmodne hanner, der udvikler en stærkt kroget underkæbe i yngletiden. Munden er forholdsvis lille, og overkæbebenet når som regel ikke tilbage til en lodret linje fra pupillens bagkant. Der er tænder i kæberne samt på plovskærbenet (vomer) i ganen. Plovskærbenet er langt, og hos yngre laks er der normalt tænder i hele dets længde. De mistes efterhånden som fisken vokser, og større laks har normalt kun få tænder helt fortil. Der er 17-24 gællegitterstave på første gællebue, og de er som regel alle stavformede. Kroppen er dækket af tynde, langstrakte glatskæl. Sidelinjen er fuldstændig med ca. 120-130 skæl. Der er 10-13 skæl mellem fedtfinne og sidelinje. Svømmeblære er til stede.

Alle finnestråler er blødstråler. Rygfinnen, der sidder omtrent midt mellem snudespids og halespids, består af 12-16 finnestråler. Mellem rygfinnen og halefinnen findes en stråleløs fedtfinne. Gatfinnen, hvis bageste del sidder under fedtfinnen, består af 10-15 finnestråler. Brystfinnerne har 11-16 finnestråler. De er forholdsvis lange, og stryges de ned langs siden, vil deres spids hos ungfisk som regel nå eller passere en lodret linje ved rygfinnens forkant. Hos de voksne laks når brystfinnen som regel ikke så langt tilbage. Bugfinnerne sidder under den bageste del af rygfinnen, og de består af 8-10 finnestråler. Halefinnen er svagt kløftet med spidse hjørner.

Farven er meget varierende efter livsstadie og opholdssted. Når yngel og ungfisk opholder sig i vandløbene, er de brogede. Grundfarven er gulgrøn, og der er mørke "fingermærker" og svagt røde pletter langs sidelinjen. I havet har laksen blågrøn ryg og sølvblanke sider med sorte pletter. Pletterne er oftest formet som et "x", og der er generelt få af dem under sidelinjen og på gællelåget. Fedtfinnen er grålig. I gydeperioden udvikler hannen en gullig eller gråbrun grundfarve med røde og hvide pletter og marmoreringer. De røde pletter/mønstre går ofte ud på finnerne. Hunnerne ændrer ikke i samme grad farve i yngletiden.

Laksen er en af verdens største laksefisk, og maksimal længden angives normalt til ca. 150 cm. Rekordvægten er ifølge Daymond (1963) 46,8 kg. Fra Storbritannien findes oplysninger om en laks på 49,44 kg (Machacek 2019), og samme kilde nævner en rekordlængde på 184 cm. Den største lystfiskerfangede laks i verden er så vidt vides et eksemplar på 35,9 kg fanget i Tanaelven i Norge i 1928. Fra Danmark kendes oplysninger om en håndfuld laks over 30 kg. Johansen & Løfting (1919) skriver bl.a., at der i Gudenå før 1830 blev fanget en laks på 32 kg med en længde på 148 cm i fælde. I 1994 blev en laks på 32,5 kg fanget af en erhvervsfisker ved Bornholm. Laks over 20 kg er dog forholdsvis sjældne i Danmark, men Atlasdatabasen rummer dog en længere række fangster af laks over 20 kg fra både gammel og ny tid. Den største lystfiskerfangede laks fra Danmark og den gældende lystfiskerrekord på 26,5 kg og 136 cm blev fanget af D.C. Dinesen den 15. april 1954 i Skjern Å. Den danske lystfiskerrekord fra saltvand er taget under trollingfiskeri nær Gudhjem den 30. marts 1999. Laksen, der var 22,56 kg og 124 cm, findes i samlingen på Zoologisk Museum.

Forvekslingsmuligheder

Laksen kan let forveksles med flere andre af vore laksefisk. Især forveksling med ørreden er et problem, og det gælder både i yngel- og voksenstadiet. En af de mest benyttede karakterer til adskillelse er gællegitterstavene på første gællebue. Hos laksen er de alle stavformede, mens de yderste i hver ende er knudeformede hos ørreden. Der er dog en vis variation, og karakteren bør kun benyttes i kombination med andre karakterer. Laksen er generelt slankere og mere ten- eller torpedoformet end ørreden, og den slanke halerod bevirker, at selv en stor laks lettere kan holdes i haleroden end en havørred i samme størrelse. Laksens halefinne er endvidere dybere kløftet end havørredens. Overkæbebenet når som regel ikke hen til en lodret linje fra pupillens bagkant hos laksen, mens det går længere tilbage hos ørreden. Plovskærbenet (i ganen) har tænder i hele dets længde hos de yngre laks, men de mistes efterhånden, og større laks har normalt kun få tænder helt fortil, mens de mistes i mindre grad hos ørreden, hvor det er almindeligt at finde tænder i hele plovskærbenets længde selv hos store ørreder. Voksne laks har som regel færre sorte pletter under sidelinjen og på gællelåget end havørreden, og laksens pletter er oftest x-formede, mens de er runde hos ørreden. Lakseyngel i ferskvandsstadiet har længere brystfinner end ørredyngel, og stryges brystfinnerne hos lakseyngel ned langs siderne, vil deres spids som regel nå eller passere en lodret linje gennem rygfinnens forkant, mens de ikke når så langt tilbage hos ørredyngel (og voksne laks). Endvidere er de røde pletter på siden hos lakseyngel i vandløb er knapt så farvede som ørredynglens pletter, der desuden er omgivet af en lys ring.

Fra pukkellaksen, som undertiden træffes som strejfer herhjemme, kendes laksen på flere karakterer. For det første er laksens mundhule lys, mens den er delvist sort hos pukkellaksen. Et andet godt kendetegn er, at laksen ikke har de aflange sorte pletter på halefinnen, som findes hos pukkellaksen. Endvidere er laksens skæl større og færre end pukkellaksens (ca. 120-130 vs. 143-240 langs sidelinjen). Endelig har laksen 57-61 ryghvirvler, mens pukkellaksen har 63-72.

Laksen kan også forveksles med søvlaksen, der er fundet herhjemme i 2017 og 2018. Søvlaksen kan dog kendes på den delvist sorte mundhule. Laksen er heller ikke så kraftigt bygget som søvlaksen, og specielt er dens halerod ikke nær så kraftig. Pletterne på laksens krop er desuden oftest x-formede, mens pletterne er runde eller ovale hos søvlaksen. Hvor søvlaksen har pletter på

den øverste del af halefinnen (sjældnere på den nederste), er laksens halefinne uplettet (pletter og mønstre kan ses hos hanner i yngledragt). Endelig har laksen færre ryghvirvler end søvlaksen (57-61 vs. 61-72).

Udbredelse

Generel udbredelse

Laksens oprindelige udbredelsesområde strækker sig gennem hele Vesteuropa fra Nordportugal til Nordnorge samt i den nordvestlige del af Rusland i floder med udløb i Hvidehavet. I Østersø-regionen er der bestande i adskillige flodsystemer, særligt i Sverige, Finland og De Baltiske Lande (Karlsson & Karlstrøm 1994). Desuden er laksen udbredt på Island og Grønland (en enkelt bestand) samt i Nordamerika, hvor der er bestande i området omkring Hudsonfloden, Newfoundland og Labrador, den østlige side af Hudsonbugten og det nordøstlige Canada (Scott & Crossman 1973; MacCrimmon & Gots 1979). Nordgrænsen ser ud til at falde sammen med en havtemperatur på 4 °C om sommeren, og sydgrænsen tilsvarende med en sommertemperatur på 16-18 °C (Friedland 1998; King et al. 2007).

Antallet af oprindelige laksebestande har på verdensplan skønsomt været ca. 2.260 før menneskelig aktivitet reducerede antallet. I dag findes ca. 1.880 bestande, og langt hovedparten er meget små og stærkt truede (Klements et al. 2003). De største laksebestande findes i dag i Norge, Nordfinland og Nordvestrusland, Skotland, Irland, Island og Canada samt i enkelte floder med udløb i Østersøen. I Europa er laksen forsvundet fra bl.a. Rhinen og flere vandløb i det nordlige Portugal samt i Spanien og Frankrig. I Østersøen var der ca. 100 vandløb med laks omkring år 1900, og nu er der under 30 bestande, hvoraf flere er meget små og truede (Karlsson & Karlstrøm 1994).

Laksen er forsøgt udsat i blandt andet Argentina, Australien, Chile, Columbia og Ecuador samt på Falklandsøerne, Færøerne og New Zealand (MacCrimmon & Gots 1979; Welcomme 1988). Det har resulteret i vildtlevende bestande i Argentina, New Zealand og på Færøerne. Laksen forekommer også enkelte steder i British Columbia i Canada, hvor den opdrættes, og undslupne laks har visse steder dannet gydebestande. Overordnet har man dog ikke haft megen succes med at skabe laksebestande i områder, hvor arten ikke er naturligt hjemmehørende.

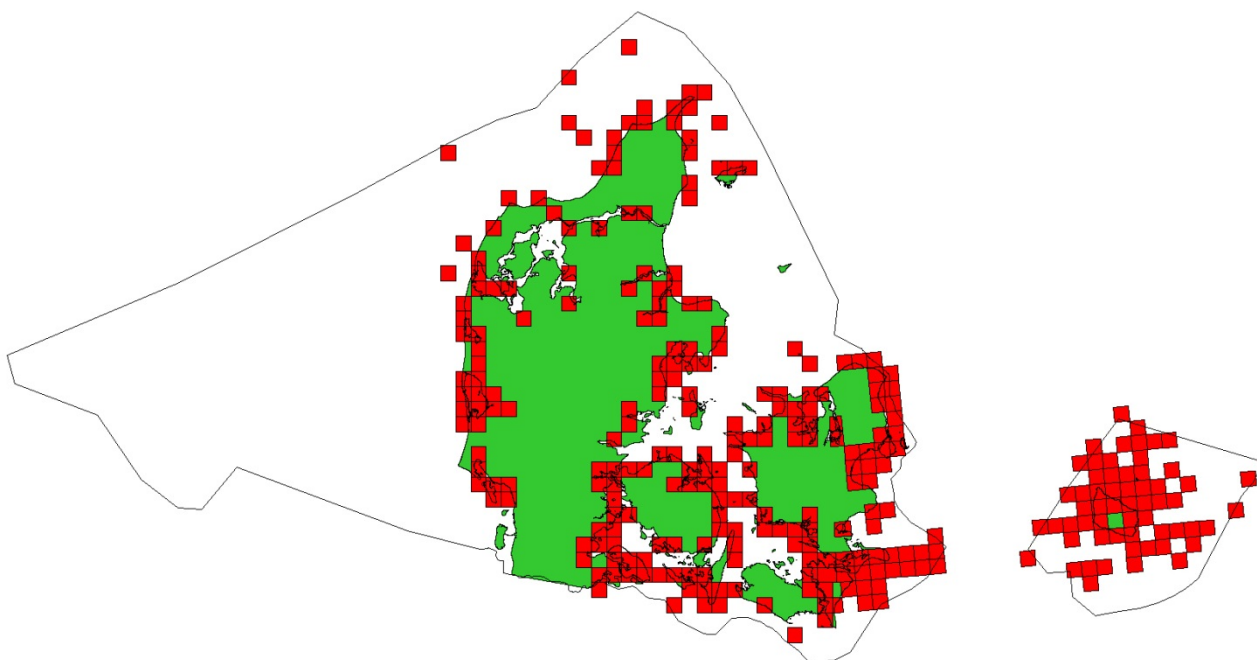
Udbredelse i Danmark

Den følgende gennemgang omhandler primært udbredelsen i havet, da udbredelsen i ferskvand er grundigt gennemgået i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. Det kan dog nævnes, at laksen så vidt vides historisk har haft ynglebestande i ni åer: Gudenåen, Storåen, Skjern Å, Varde Å, Sneum Å, Kongeåen, Ribe Å, Brede Å og Vidåen. Nu findes kun oprindelige ynglebestande i Skjern Å, Varde Å og Ribe Å og måske Storåen, og disse bestande opretholdes helt eller delvist gennem udsætning (Koed et al. 2017). Der er også sporadiske fund af yngel i andre åer, hvor udsatte og strejfende laks har ynglet. De laks, der fanges i havet omkring Danmark, er en blanding af laks fra danske og udenlandske bestande – i den sydøstlige del af landet, hvor de fleste fangster gøres, er det primært laks fra udenlandske bestande.

Krøyer (1843-45) skriver, at laksen træffes overalt i Vesterhavet, Kattegat og Østersøen, og at der næppe findes en kyststrækning, bugt eller fjord, hvor den ikke fanges nu og da. Winther (1879) skriver, at laksen er almindeligt udbredt i alle vore farvande, og langs den jyske østkyst samt ved Bornholm er den talrigere end nogle andre steder i vore farvande. Laks kan således i princippet træffes overalt i vore havområder, men Fiskeatlassets kortlægning viser, at fangsterne er meget ujævnt fordelt. I de vestjyske fjorde er laks som ventet registreret utallige gange, men i selve Nordsøen registreres laks næsten aldrig, selvom de naturligvis må passere på vej til og fra opvækstområderne længere mod nord (se *Levesteder og levevis*). I Skagerrak er der heller ikke ret mange registreringer, men laksene passerer naturligvis gennem havområdet, hvilket utallige

fangster i bundgarnene ved Skagen gennem tiden tydeligt viser. I det meste af Kattegat registreres laks også kun sjældent, men der er naturligvis rigtig mange registreringer fra Randers Fjord, hvor laks fra Gudenåen passerer på vej til og fra opvækstområder. Der er også en del andre sporadiske fangster fra andre især kystnære områder, og det må skyldes, at der fiskes med egnede redskaber her, for man må formode, at de fleste laks lever på dybere vand længere fra kysten. Det samme gør sig gældende for de fleste andre fangster fra vore indre farvande.

Anderledes forholder det sig i Østersøen, hvor laks fra ynglebestandene i de andre Østersølande har deres opvækstområde, og hvor det meste af det danske laksefiskeri foregår. I Østersøen ud for Møn er der således en relativt tæt forekomst af laks på dybder fra ca. 15-20 meter og derover. Det samme gælder farvandet omkring Bornholm, som må regnes som det mest laksefyldte område i dansk farvand.



Figur 1. Udbredelse af laks i havet omkring Danmark.

Kortlægning

Da laksen er en meget populær sportsfisk, stammer en stor del af registreringerne i Atlasdatabasen fra lystfiskeres fangstrapporter i fiskeblade som Sportsfiskeren, Fisk & Fri og Fiskeavisen samt fra de seneste årtier også fra rapporter på internettet. Også erhvervsfiskeri med bundgarn og gællegarn har bidraget med vigtig viden, og det samme gælder i mindre grad for fritidsfiskernes redskaber. Kortlægningen er lidt skævvredet, da mange af laksene i havet tages i nærheden af de åer, hvor de går op for at gyde, selvom laksene i virkeligheden har brugt det meste af opvæksttiden længere til havs.

Biologi

Levesteder og levevis

Laksen er som hovedregel en anadrom vandrefisk, hvilket betyder, at den gyder i ferskvand, men gennemlever en stor del af sin livscyklus i havet. I ferskvand er laksen hovedsagelig en vandløbsfisk, men den kan godt både gyde og vokse op i meget rene søer. Laksen stiller store krav til vandmiljøet. Det er en koldt vandfisk, der foretrækker vandtemperaturer på ca. 4-20 °C. Den nedre og øvre temperatur for fødeoptagelse og vækst ligger på henholdsvis ca. 1-8 °C og ca. 23-27 °C med optimum på ca. 16-20 °C, men der er relativt store forskelle mellem bestandene (Jonsson et al. 2001; Elliott & Hurley 2003; Elliott & Elliott 2010). I havet dør laksene ved temperaturer under -0,7 °C samt ved temperaturer over 27,8 °C (Garside 1973). Gode laksevandløb har normalt 100 %

iltmætning med kun lille døgnvariation og et gennemsnitligt fald fra 0,2-1,2 % med et bundsubstrat bestående af grus samt mindre og større sten og med hurtigt strømmende vand, der danner stryg og pools (Elliott et al. 1998; Armstrong et al. 2003).

I vandløbene er ungfisken territoriehævdende. Efter fremkomsten fra gydebanken etablerer de straks et lille territorium, som forsvares mod anden yngel, og antallet af yngel reduceres meget kraftigt de første 3-4 uger, indtil vandløbets bærekapacitet er nået. Territoriets størrelse afhænger af fødemængden, laksens størrelse, udformningen af vandløbsbunden, muligheder for skjul og laksens visuelle kontakt til især andre laks. Hvis der er mange sten og andre skjul, kan der stå flere ungfisk, end hvis vandløbsbunden er mere ensformig (Kalleberg 1958). Om sommeren vælger unglaks typisk steder med en dybde på 5-90 cm og en hurtig strøm på 10-80 cm pr. sek. Årets yngel står som regel nærmere bredderne end de ældre ungfisk, der søger dybere områder med hurtigere strøm. På den måde undgår de forskellige årgange en for stor konkurrence om standpladser og føde. Når vandtemperaturen kommer under ca. 9 °C og fødeindtagelsen reduceres eller helt ophører, vælges de dybere høller eller hulrum mellem stenene, hvor der skal bruges mindre energi, og hvor fiskene er udsat for mindre prædation fra fugle og pattedyr (Huntingford et al. 1988; Gibson 1993; Jonsson & Jonsson 2009).

Efter 1-8 år, når ungfisken typisk måler 10-20 cm, smoltificerer de. Det vil sige de bliver sølvblanke som følge af indlejring af guanin- og hypoxanthkrystaller i huden, og de bliver fysiologisk i stand til at klare skiftet fra ferskvand til saltvand, når de vandrer ned ad vandløbet og ud i havet (McCormick et al. 1998). I de sydligste laksebestande, hvor væksten er hurtig som følge af den optimale vandtemperatur, vandrer smoltene ud i havet 1 år gamle, men i Nordnorge og Nordrusland kan de ældste smolt være op til 6 år, og i Canada kan de være op til 8 år (Klemetsen et al. 2003). I Danmark vandrer de fleste laksesmolt ud i havet, når de er 2 eller 3 år, men nogle få vandrer ud som henholdsvis etårige og firårige. Nedvandringen sker fortrinsvis i april-juni, når vandtemperaturen er på ca. 8 °C, men antallet af graddage i perioden fra omkring 1. januar kombineret med stigende dagslængde, synes at være den væsentligste regulerende faktor (Zydlewski et al. 2005). Også ændret vandføring synes at igangsætte nedvandringen af smolt (Jonsson & Jonsson 2009). Den finder normalt sted om natten, men der er lokale forskelle. Smoltene vandrer typisk 0,5-3 km pr. dag, men de kan dog vandre betydeligt hurtigere (Mills 1991; Aarestrup et al. 2002).

Når smoltene er kommet ned i overgangsområdet mellem fersk- og saltvand, samler de sig i store stimer, som pludselig søger ud i det egentlige saltvand. I Norge har man set, at store sej står og ”venter” på at æde de udtrækkende smolt, så adfærden med pludselig at forlade ferskvand i stort antal er en tilpasning, der begrænser rovfiskenes mulighed for at æde dem. I en kort periode bliver de i havet nær opvækstvandløbet, men relativt hurtigt søger de frem til de egentlige opvækstområder. Smolt fra bestandene i Vesteuropa vandrer op til Norskehavet mellem Færøerne og Norge (mange dog også op til Østgrønland, hvor de findes til næsten 80° N), mens de amerikanske og canadiske smolt hovedsagelig vandrer op til Vestgrønland (Klemetsen et al. 2003). Østersø laksene vandrer hovedsagelig til den centrale Østersø syd for Gotland, men enkelte østersø laks trækker dog ud gennem Kattegat og videre ud i Atlanten (Pedersen et al. 2007). Om de finder tilbage til Østersøen, vides ikke. Laksene opfører sig ikke som egentlige stimefisk, men forekommer alligevel i større koncentrationer i de havområder, hvor deres byttedyr befinder sig. I havet opholder laksene sig typisk i de øverste 80 meter af vandsøjlen, men mærkningsforsøg med dybdemålere har vist, at laks kan gå helt ned på 756 meters dybde (pers. komm. Kim Aarestrup, DTU Aqua).

Efter 1,5-4 år i havet vender laksene tilbage til ferskvand for at gyde i det samme vandsystem, de stammer fra. Mærkningsforsøg har vist, at laksene ved Vestgrønland og i Norskehavet vandrer tværs over Atlanterhavet til de floder i Europa, hvorfra de nogle år før er udvandret som smolt. Man

ved ikke præcis, hvordan de finder vej, men der er sandsynligvis tale om pejling efter magnetfelter kombineret med nærorientering ved hjælp af duftstoffer fra opvækstvandlebet (Jones 1968; Nordeng 1977; Nordeng 1989).

Ikke alle laks har en anadrom livscyklus. Flere steder findes bestande, hvor smoltene vandrer ud i søer for efterfølgende at vende tilbage som gydefisk til deres oprindelige opvækstvandleb. Disse såkaldte landspærrede bestande findes fx i søen Ladoga i Rusland, Väneren i Sverige, i elven Namsen i Norge og hos en meget lang række bestande i Canada (Klemetsen et al. 2003). Ikke-vandrende laks findes fx opstrøms vandfald, som ikke kan passeres af vandrende gydefisk, men de findes også i vandløb, hvor der også samtidig er en anadrom bestand. Undersøgelser tyder på, at de vandrende og ikkevandrende laks, som gyder og vokser i samme vandsystemer, er reproduktivt (og dermed genetisk) adskilte (Klemetsen et al. 2003; King et al. 2007).

Fødevalg

Lakseynglens føde i danske vandløb er aldrig videnskabeligt undersøgt. Otterstrøm (1914) nævner kort, at de unge laks lever af insekter, krebsdyr og lignende. Manglen på viden skyldes sikkert, at de få eksisterende laksebestande var på randen af udryddelse i den periode, hvor grundlæggende undersøgelser som fødevalg blev foretaget for andre fiskearter herhjemme. Udenlandske undersøgelser viser, at laksene under opvæksten i ferskvand er opportunistiske i deres fødevalg og æder, hvad der er tilgængeligt af passende føde (Mills 1991; Johansen et al. 2011).

De næsten færdigudviklede larver begynder så småt at æde meget små organismer, mens de stadig ligger begravet i gydegruset og primært lever af blommesækkens indhold. Den spæde yngel på selve bunden æder små krebsdyr og dansemyggelarver. Efterhånden som ynglen vokser, går den over til forskellige hvirvelløse dyr som tanglopper, vandbænkebidere, snegle, døgnfluelarver og vårfluelarver samt en lang række tovinger – fx både larver og voksne dansemyg, kvægmyg samt luftbåren føde. I sensommeren ædes særligt vingede stadier af diverse insekter (Carpenter 1940). Laksene står normalt i læ af sten over vandløbsbunden i den kraftige strøm, men når drivende insekter nærmer sig, svømmer de lynhurtigt op og tager byttet, hvorefter de straks søger ned mod bunden og standpladsen igen.

Lige efter udtrækket til saltvand består laksenes føde i havet hovedsagelig af insekter, der er blæst eller skyllet ud fra land eller vandløb, men hurtigt går de over til forskellige krebsdyr og en lang række fisk som fx sild, brisling, tobiser, makrel, laksesild, prikfisk, lodde, torsk og blåhvilling (Jacobsen & Hansen 2000; Rikardsen & Dempson 2011). Oftest udgør fisk den største andel, men krebsdyr kan i nogle tilfælde være en vigtigere fødekilde. Ligesom i vandløbene afhænger fødesammensætningen dog af årstiden og tilgængeligheden af forskellige fiskearter (Christensen & Larsson 1979; Mills 1991 og 2000a,b; Shearer 1992).

Under ferskvandsopholdet æder de kønsmodne laks normalt ikke, selv om der undtagelsesvis kan findes fødeemner i maverne. Laksene skal derfor under hele gydeopholdet i ferskvand, der kan vare op til et år, leve af deres protein- og fedtreserver. Når laksene alligevel kan fanges af lystfiskere, skyldes det, at de pr. refleks eller i aggression tager agnen i munden, uden at have til hensigt at æde ”byttet”.

Reproduktion og livscyklus

Der er stor forskel på, hvor store og gamle laksene er, når de bliver kønsmodne – afhængig af længden af opholdet i både ferskvand og saltvand, og nogle hanner bliver kønsmodne, før de går ud i havet. Den tidligste tilbagevenden fra havet finder sted efter 1,5 år. Små laksene, der kaldes ”grilse”, er normalt primært hanner. De laks, der gyder første gang efter 2,5 (mellemlaks) og 3,5 (storlaks) år i havet, har typisk en overvægt af hunner. I specielle tilfælde består alle gydefisk af

kønsmodne fisk i ministørrelse. Fx varierede de kønsmodne hunner i en ikke-vandrende bestand på Newfoundland fra 8,4 til 12,3 cm, mens hannerne var 6,4-11,5 cm (Gibson 1993).

De kønsmodne laks trækker fra havet op i vandløbene over hele året i tre-fire nogenlunde adskilte størrelses-/aldersgrupper, og deres evne til at passere vandfald og andre forhindringer er forbløffende. De oprindelige danske laksestammer, der har opholdt sig i havet i tre-fire år og måler 80-110 cm, påbegynder indvandringen i oktober-november året før selve gydningen med maksimal indvandring i marts (Johansen & Løfting 1919). Disse kaldes vinterlaks. Laks, der har opholdt sig ca. to år i havet og måler 65-95 cm, har maksimal indvandring til vandløbene i juni (store forårs-/sommerlaks), mens laks, der har opholdt sig 1,5 år i havet og måler 45-75 cm, kommer ind i ferskvand i størst antal i juli-oktober. I perioden mellem opgang i ferskvand og gydning opholder laksene sig i de dybere partier af vandløbet.

Under opholdet i vandløbene skifter farven fra blank til den farvede gydedragt – mest udpræget hos hanner, der samtidig udvikler den store underkæbekrog, som bruges i kampene mod andre hanner. Selve legen foregår i vandløbene om efteråret og vinteren. I Danmark gyder laksene i perioden fra november til januar, men længere nordpå sker det i september-oktober. Johansen & Løfting (1919) skriver, at de oprindelige laks i Gudenåen gydede i perioden fra slutningen af oktober til januar, og at æggene klækkede i forårsperioden, fortrinsvis i marts. På gydetidspunktet vælger hunlaksen et grus- og stenområde med kornstørrelser fra ca. 5-125 mm, hvor vandstrømmen typisk er 20-80 cm pr. sekund og dybden 20-70 cm, men gydning ved højere strømhastigheder og dybder op til 2 m er observeret (Armstrong et al. 2003; Louhi et al. 2008). Den hurtige vandstrøm sikrer, at de nedgravede æg holdes fri for sand og slam og forsynes med ilt. Der skal være en vandstrøm gennem gydebanken på ikke under 600 cm pr. time og gerne op til 2.000 cm pr. time (Gibson 1993).

Under selve legen laver hunnen afhængig af sin størrelse en ca. 15-50 cm dyb fordybning i gruset med halen. Her gydes æggene, samtidig med at hannen befrugter dem. Hunnen svømmer lidt opstrøms igen, laver en ny gydegrube og sikrer med haleslag, at de forrige æg dækkes til med grus. Når hele gydningen er overstået, fremtræder gydepladsen som en op til flere meter lang forhøjning i vandløbsbunden. Som regel befrugter én stor han æggene, men små kønsmodne hanner, der endnu ikke har været i havet, sniger sig ofte ind mellem de store laks og deltager i befrugtningen. Den dominerende han er aggressiv over for andre hanner, men også hunnerne kan være aggressive over for mindre hanner. Befrugtning fra flere hanner sikrer imidlertid en øget genetisk variation i bestanden.

Hunlaks rummer mellem 1.300 og 3.100 (gennemsnit ca. 2.000) æg pr. kg kropsvægt (Klemetsen et al. 2003). I den tidligere omtale bestand, hvor alle laks var kønsmodne i ministørrelse, var det gennemsnitlige antal æg kun 33 stk. (Gibson 1993). De nylagte æg er gule eller orangerøde og måler normalt ca. 5-7 mm i diameter, men æg helt ned til 4,1 mm kendes (Gibson 1993). Æggene klækkes efter 100-200 graddage afhængig af temperaturen. De nyklækkede larver ligger begravet i gydebanken, indtil blommesækken er opbrugt efter yderligere 70-150 graddage (Mills 2000a). Udviklingen fra befrugtning af æg til fremkomst fra gydebanken tager således ca. 5,5 måned ved 5 °C. Herefter kommer den spæde yngel på 2-2,5 cm frem fra gydegruset. Afhængig af gydetidspunkt og temperatur sker det som regel i april og begyndelsen af maj.

Efter legen enten dør de voksne laks, eller de forlader vandløbet som ”nedfaldsfisk” og søger mod havet for at genvinde et vægttab på op til 50 % og et energitab op til 70 % (Jonsson et al. 1991; Klemetsen et al. 2003). Særligt hannerne kan være kraftigt angrebet af svampen *Saprolegnia* ovenpå legen. Dette betyder, at overlevelsen efter gydning er en del større hos hunner end hos hanner (Jonsson et al. 1991), men de fleste laks dør efter gydningen. Normalt opnår under 10 % af laksene at gyde to gange, nogle få % gyder en tredje gang, og helt sjældent kan en fjerde gydning forekomme. Fiskeridødelighed spiller naturligvis også en stor rolle. Nogle af de overlevende laks

gyder allerede efterfølgende efterår (særligt nordamerikanske bestande), mens andre bestande springer et år over, inden de gyder igen. Den ældste kendte laks havde en alder på 14 år (Machacek 2019). De fleste danske laks dør, inden de bliver 6 år.

Vækst og økologi

Væksten hos lakseynglen i vandløb er meget variabel (Forseth et al. 2011). Hanlaks, der bliver kønsmodne før smoltificering, vokser meget hurtigere end de umodne hunner og hanner (Martin-Smith & Armstrong 2002). Typisk vokser ynglen til ca. 10 cm det første år, til 15 cm året efter og til omkring 20 cm det tredje år. Smolt er normalt 10-20 cm, men både mindre og større smolt (op til 30 cm) forekommer. I Skjern Å varierede størrelsen i 2005 fx fra 8,5 til 19,5 cm (i middel 13,8 cm) (Koed 2006). Under opvæksten i havet, hvor der er væsentligt mere føde med et højere energiindhold, vokser laksene meget hurtigt. Efter første vækstsæson er længden typisk 50-60 cm, efter anden vækstsæson 70-80 cm og i den tredje vækstsæson kan længder på op til 100-150 cm nås. I Østersøen er væksten afhængig af forekomsten af fødeemner som sild og brisling.

Laksen er en vigtig fisk i de vandløb, hvor den yngler, og konkurrencen med specielt ørreden har været undersøgt i flere studier. Når ørreder og laks forekommer sammen, vil de to arter generelt undgå konkurrence ved at opholde sig på forskellige levesteder (Nislow et al. 2011). Ørreden vælger strækninger med lavere vandhastighed end laksen – typisk langs bredderne, hvor dybden og vandhastigheden er mindre, mens laksen stiller sig på de dybere strækninger i midten af vandløbet. Laksens længere og smallere brystfinner bevirker, at den bedre end ørreden kan stille sig ud i midten af vandløbet, hvor strømmen er kraftigst. Den placerer sig umiddelbart over sten på bunden, så strømmen nærmest presser den ned mod bunden og sikrer, at den ikke skylles væk. Hvor laks lever uden ørreder, forekommer de gerne på alle standpladser (Heggenes et al. 1999). I en undersøgelse af ørreder og laks på samme vandløbsstrækning, åd laks og den yngste årgang af ørreder hovedsagelig hvirvelløse vandløbsdyr, der kom drivende, mens ældre ørreder supplerede med en større mængde insekter, der blæste ned på vandoverfladen. På den måde kunne de to arter sameksistere uden at konkurrere ret meget (Dineen et al. 2007).

I havet er der ikke nævneværdig konkurrence mellem ørreder og laks, da ørrederne fortrinsvis lever kystnært, mens laks opholder sig længere til havs. Laksebestandene er næppe nogle steder så store, at deres prædation i havet har en regulerende betydning på byttedyrerne. Selv er laksene bytte for større rovfisk som fx hajer, sværdfisk og tun samt for forskellige sæler (Scott & Crossman 1973; Scott & Scott 1988). I Østersøen tager gråsælerne mange af de laks, der sidder på langlinerne, mens det er mere uklart, hvor mange laks sælerne selv fanger.

Forvaltning, trusler og status

I den internationale rødliste fra IUCN regnes laksen ikke som truet (World Conservation Monitoring Centre 1996), men i den europæiske rødliste fra IUCN er den kategoriseret som Sårbar (VU) (Freyhof 2014). I den danske rødliste fra 2010 (Carl et al. 2010) blev laksen også regnet som sårbar.

Herhjemme er mindstemålet på laks i saltvand 60 cm. Tidligere var det også 60 cm i ferskvand, men fra 2016 er det sænket til 40 cm. Laksen er også omfattet af fredningstid fra 16. november til 15. januar. I saltvand gælder det dog kun farvede fisk. I ferskvand er laksen beskyttet i henhold til Habitatdirektivet og Bernkonventionen, og i Danmark er habitatområder (Natura 2000) udpeget i Skjern Å (område 61), Varde Å øst for Varde (område 77), Vadehavet med Ribe Å, Tved Å og Varde Å vest for Varde (område 78) og Alslev Ådal (område 239). Med den seneste viden om den selvreproducerende laksebestand i Storå (Koed et al. 2017) vil det også være nødvendigt at udpege habitatområder i Storå. Der er oprettet en national handlingsplan for laksen, som har den målsætning, at der i alle de udpegede vandløb skal være en permanent, stabil bestand på mindst 1.000 vilde gydefisk (Miljøministeriet 2004).

Når det har været nødvendigt med så mange tiltag, skyldes det, at mange laksebestande er udryddede, og flere er truede. Der er mange grunde til den store nedgang. Både fiskeri, forurening, ødelæggelse af levesteder i vandløb og opstemninger til vandkraft/elproduktion spiller en rolle, og i den periode, hvor smoltene vandrer til havet, har også bestanden af blandt andet skarver og sæler betydning for bestandens størrelse. I Ringkøbing Fjord og Nissum Fjord har man således konstateret dødeligheder på 50-60 % for smolt under udvandringen fra åerne til selve Nordsøen – primært forårsaget af skarver fra nærliggende kolonier (Dieperink et al. 2002; Koed 2006; Koed et al. 2006; Baktoft & Koed 2008). I Danmark har kunstige søer vist sig at være et stort problem for laksesmolt i forbindelse med nedvandringen, og ved opstemninger i Gudenåsystemet (herunder Tangeværket), Karlsgårdeværket i Varde Å og Holstebro Kraftværk i Storå har man påvist smoltdødeligheder på 60-90 %, hvilket er hovedårsagen til nedgangen (Jørgensen et al. 1996; Rasmussen et al. 1996; Jepsen et al. 1997a,b; Koed et al. 2005). Foruden problemerne med at passere selve opstemningerne ved de kunstige søer er også passagen gennem søerne forbundet med stor risiko for at blive ædt af rovfisk og fugle. En undersøgelse har vist, at dødeligheden for lakse- og ørredsmolt var ca. 85 % i Tange Sø (Jepsen et al. 1997b). Også i havet er der problemer. Ser man bort fra den fiskerimæssige udnyttelse, er et af de største problemer, at mange laks undslipper fra havbrugene og vandrer op i tilfældige vandsystemer, hvor de både kan hybridisere med de vilde laks og sprede sygdomme (Youngson & Verspoor 1998; McGinnity et al. 2003; Hansen & Windsor 2006; Jonsson & Jonsson 2006; Skaala et al. 2006).

Arbejdet med at genskabe og ophjælpe de danske laksebestande sker i samarbejde mellem lokale sportsfiskere, vandløbsmyndigheder, Naturstyrelsen og DTU Aqua, og udsætning er et af virkemidlerne. Vilde laks fra åer med en oprindelig bestand bliver indsamlet om efteråret under elfiskeri, og de enkelte fisk bliver DNA-bestemt som enten tilhørende åens egen stamme eller som fremmede. Åens egne laks bliver strøget for æg og sæd, og de befrugtede æg bliver indlagt på klækkeri og opdrættet til udsætningsstørrelse. Der udsættes halvårslaks, etårslaks samt etårssmolt. I perioden fra 2000 til 2018 er der årligt i gennemsnit udsat 153.000 halvårs, 190.000 etårs og 23.600 etårs laksesmolt i de vestjyske vandløb. Siden laksen uddøde i Gudenåen er der også gjort forsøg på at genskabe bestanden her, men trods sporadisk optræden af yngel kan en permanent, selvreproducerende laksebestand ikke etableres på grund af spærringen ved Tangeværket. Siden 1990 har man årligt udsat omkring 100.000 etårs laksesmolt nedstrøms Tangeværket af hensyn til det rekreative fiskeri. Tidligere har man i en periode også udsat laks direkte i havet ved Bornholm, men udsætningerne blev stoppet på grund af frygten for genetisk forurening af andre laksestammer (Pedersen et al. 2007).

Arbejdet med at genskabe bestandene i de danske åer har virket (Koed et al. 2019). I begyndelsen af 1980'erne var den beregnede opgang af vilde laks til selve Skjern Å mellem 20 og 50 voksne laks. I 2017 er det vurderet, at der gik ca. 5.520 gydelaks op i Skjern Å (Koed et al. 2019). Opgangen i Ribe Å blev på samme måde undersøgt i 2012 og beregnet til ca. 1.000 laks. I 2018 var opgangen af gydelaks i Storåen ca. 4.100 laks. I 2015 var opgangen i Varde Å ca. 1.710 laks. I alle åerne vurderes potentialet at være noget større, så der er stadig brug for forbedringer. Siden 1992 er det anslået, at 4-6.000 af de udsatte laks årligt vender tilbage til Randers Fjord og Gudenåen (Koed et al. 1996).

Menneskets udnyttelse

Laksen er en vigtig art for både kommercielt og rekreativt fiskeri samt ikke mindst som dambrugsfisk. Opdrættet og det rekreative fiskeri har de seneste årtier fået større og større betydning, mens erhvervsfiskeriet gradvist har mindsket sin rolle. I 1970'erne blev der kommercielt fanget i alt ca. 10.000 ton laks uden for Østersøen, og i 2018 var fangsterne faldet til ca. 1.404 ton med de største fangster i Norge og Skotland (ICES 2019a). De reducerede fangster er et resultat af direkte begrænsninger i omfanget af det kommercielle laksefiskeri med henblik på at sikre de vilde

laksebestande. I Østersøen blev der i 2018 kommercielt fanget 921 ton laks (ICES 2019b). Samme år blev der i det rekreative fiskeri i vandløb til Østersøen og i selve Østersøen fanget 744 ton laks (ICES 2019b).

Herhjemme har man tidligt fisket laks kommercielt i åer med en ynglebestand, men dette fiskeri er ophørt for mange år siden. Danmark har imidlertid i mange år haft et stort kommercielt laksefiskeri i Østersøen. Fiskeriet foregik traditionelt med såkaldte drivgarn, der udlægges i lange sæt i efterårsmånederne. Brugen af laksedrivgarn er ophørt fra 2008 efter bestemmelse fra EU for at beskytte havpattedyrene. I vintermånederne fanges laksene med langliner og kroge med brisling som madding. Op gennem 1970'erne og frem til 1999 blev der fra dansk side opkøbt og udsat svenske laks i svenske elve samt på kysten flere steder i Østersøen. Danmark har trods manglen på lakselve med udløb i Østersøen en andel på ca. 20 % af den samlede kvote for Østersøen. I begyndelsen af 1970'erne fangede danske laksefiskere ca. 1.000 ton om året, i 1980 ca. 730 ton, i 2001 562 ton, i 2010 ca. 185 ton laks og i 2018 134 ton (ICES 2019b). Det store fald i de danske erhvervsfangster skyldes bl.a. reducerede afsætningsmuligheder som følge af et højt indhold af dioxin i de fede laks.

Opdræt af laks til udsætning i vore vandløb har fundet sted siden slutningen af 1800-tallet, men produktion af opdrætsslaks til konsum begyndte først i 1970'erne (først i Norge). Det er til gengæld vokset eksplosivt siden. I 1980 var den samlede produktion på verdensplan 4.800 ton, i 1990 var den 226.000 ton, i 2000 blev der produceret 896.500 ton, i 2010 1.437.000 og i 2016 2.272.000 ton (ICES 2019a). Den største produktion finder sted i Norge, Færøerne, Skotland og Chile, men der produceres også laks i Canada, USA, Irland, Island og Australien samt ubetydelige mængder i andre lande. Produktionen af opdrætsslaks var i 2018 således omkring 600 gange større end den samlede fangst ved fiskeri. Det forventes, at udviklingen fortsætter, så en endnu større del kommer fra opdræt, mens det kommercielle laksefiskeri vil blive reduceret eller forsvinde helt. Moderfiskene, der danner grundlag for opdrættet, stammer fra relativt få laksebestande, og de er udvalgt på baggrund af væksthastighed og størrelse. De fleste moderfisk er blevet holdt i anlæg gennem mange generationer, og her er sket en fortsat selektion efter hurtig vækst, maksimal foderudnyttelse og lille dødelighed. Laksene bliver opdrættet på land til smoltstørrelse og udsat i store netbure i havet – typisk i beskyttede fjordområder.

Laksen regnes af mange lystfiskere som det ultimative bytte, og laksefiskeriet, som dyrkes i stort set hele udbredelsesområdet, har formentlig en værdi på flere mia. kr. På verdensplan landede lystfiskerne uden for Østersøen i 2018 ca. 164.700 laks med en skønnet vægt på 761 ton (ICES 2019a). De største fangster gøres i Norge, Canada, Skotland, Island, Irland, Rusland, England og Wales, men et betydeligt lystfiskeri finder også sted i Sverige og Finland. Mange steder foregår lystfiskeriet næsten udelukkende efter de kønsmodne laks i vandløbene. I danske åer udgjorde fangsten i 2018 omkring 1.208 ilandbragte rapporterede laks ud af en samlet fangst på ca. 5.821 laks. De fleste danske lystfiskere fanger dog deres laks enten i havet (typisk i Østersøen), eller i de svenske og norske elve. Fiskeriet i ferskvand efter opgangslaks foregår enten med naturlig agn som rejer eller orm eller som spinnefiskeri med tunge spinnere, blink eller med spinflue. I de større vandløb fiskes også fra båd (metoden kaldes harling), og der dørges med flue, blink eller wobler. Båden bliver holdt op mod strømmen af en roer, mens agnene langsomt affisker laksenes standpladser. Fluefiskeri efter laks fra land står for mange som den ultimative sport, og det har rod i flere hundrede års traditioner. Det foregår typisk med tohåndsstænger på 12-16 fod og klasse 9-11. I havet (og i de helt store søer) fanges laksene næsten udelukkende fra båd som trollingfiskeri, hvor et ofte stort antal agn (typisk 6-8) trækkes efter en båd. Et af de vigtigste hjælpemidler under fiskeriet er en såkaldt downrigger, der ved hjælp af en wire, et tungt lod (4-8 kg) og en udløserklemme gør det muligt at kontrollere fiskedybden meget præcist og fiske dybt med ganske lette agn. Agnene er normalt enten blink, woblere eller naturlig agn (fisk). Når der er hug, rives

linen fri af udløserklemmen, så fisken kan fightes normalt på stangen, der er forholdsvis blød og oftest 8-9 fod.

Referencer

Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A, Ladle, M. & Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* 62: 143-170.

Baktoft, H. & Koed, A. 2008. Smoltudvandring fra Storå 2007 samt smoltdødelighed under udvandringen gennem Felsted Kog og Nissum Fjord. DTU Aqua-rapport, nr. 186.

Bernatchez, L. 2001. The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* 55(2): 351-379.

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.

Carpenter, K. 1940. The feeding of salmon parr in the Cheshire Dee. *Proceedings of the Zoological Society London (A)* 110: 81-96.

Christensen O. & Larsson P.O. 1979. Review of Baltic Salmon Research. ICES Cooperative Research. Report No. 89.

Crespi, B. & Fulton, M.J. 2004. Molecular systematics of Salmonidae: combined nuclear data yields a robust phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 658-679.

Daymond, J.R. 1963. Family Salmonidae. *Sears Foundation for Marine Research Memoirs* 1(3): 457-546.

Dieperink, C., Bak, B.D., Pedersen, L.-F., Pedersen, M.I. & Pedersen S. 2002. Predation on Atlantic salmon and trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology* 61: 848-852.

Dickins, A.S. 1977. Synopsis of biological data on the Atlantic Salmon. Fisheries Science Degree Course. Plymouth Polytechnic, England.

Dineen, G., Harrison, S.S.C. & Giller, P.S. 2007. Diet partitioning in sympatric Atlantic salmon and brown trout in streams with contrasting riparian vegetation. *Journal of Fish Biology* 71: 17-38

Elliott, J.M. & Hurley, M.A. 2003. Variations in the temperature preference and growth rate of individual fish *Salmo salar* L. reconciles differences between two growth models. *Freshwater Biology* 48: 1793-1798.

Elliott, J.M. & Elliott, J.A. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology* 77: 1793-1817.

- Elliott, S.R., Treva, A.C., James M.H. & Robert, J.N. 1998. Spatial variation in environmental characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) rivers. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55(suppl. 1): 267-280.
- Ferguson, A. 2006. Genetics of Sea trout, with particular reference to Britain and Ireland. Chapter 12 in: Harris, G. & Milner, N. (eds.). Sea Trout; Biology, Conservation and Management. Proceeding of the First International Sea Trout Symposium, Cardiff, July 2004). Blackwell Publishing.
- Forseth, T., Letcher, B.H. & Johansen, M. 2011. The Behavioural Flexibility of Salmon Growth. P. 145-170 in: Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (eds.). Atlantic Salmon Ecology. Wiley-Blackwell.
- Freyhof, J. 2014. *Salmo salar*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T19855A2532398.
- Friedland, K.D. 1998. Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55(Suppl. 1): 119-130.
- Garside, E.T. 1973. Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon *Salmo salar* L. Canadian Journal of Zoology 8: 898-900.
- Gibson, R.J. 1993. The Atlantic salmon in freshwater: spawning, rearing and production. Reviews in Fish Biology and Fisheries 3: 39-73.
- Hansen, L.P. & Windsor, M.L. 2006. Interactions between Aquaculture and Wild Stocks of Atlantic Salmon and other Diadromous Fish Species: Science and Management, Challenges and Solutions: An introduction by the Conveners. ICES Journal of Marine Science 63: 1159-1161.
- Heggenes, J., Bagliniere, J.L. & Cunjak, R.A. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. Ecology of Freshwater Fish 8: 1-21.
- Huntingford, F., Metcalf, A., Thorpe, J.E. 1988. Choice of feeding station in Atlantic salmon, *Salmo salar*, parr: effects of predation risk, season and life history strategy. Journal of Fish Biology 33: 917-924.
- ICES 2019a. Report of the Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS).
- ICES 2019b. Report of the Working Group on Baltic Salmon and Trout (WGBAST).
- Jacobsen, J.A. & Hansen, L.P. 2000. Feeding habits of Atlantic salmon at different life stages at sea. P. 170-192 in: Mills, D. (ed.). The ocean life of Atlantic salmon: environmental and biological factors influencing survival. Fishing News Books Ltd.
- Jepsen, N., Aarestrup, K., Økland, F. & Rasmussen, G. 1997a. Survival of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. Hydrobiologia 371-372: 347-353.
- Jepsen, N., Aarestrup, K. & Rasmussen, G. 1997b. Smoltdødeligheder i Tange Sø. Undersøgt i foråret 1996. DFU-rapport nr. 32.

- Johansen, A.C. & Løfting, J.C. 1919. Om fiskebestande og fiskeriet i Gudenaens nedre løb og Randers Fjord. Skrifter udgivet af Kommissionen for Havundersøgelserne, No. 9.
- Johansen, M., Erkinaro, J. & Amundsen, P.-A. 2011. The When, What and Where of Freshwater Feeding. P. 89-114 in: Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (eds.). Atlantic Salmon Ecology. Wiley-Blackwell.
- Jones, F.R.H. 1968. Fish Migration. Edward Arnold, London.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. ICES Journal of Marine Science 63: 1162-1181.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2009. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. Journal of Fish Biology 75: 2381-2447.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1991. Energetic cost of spawning in males and female Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Journal of Fish Biology 39: 739-744.
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A.J. & Næsje, T.F. 2001. Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Functional Ecology 15: 701-711.
- Jørgensen, J., Bisgaard, J., Holdensgaard, G. & Rasmussen, G. 1996. Foreløbig rapportering: nedstrøms smoltpassage gennem Holstebro Vandkraftsø 1992 og 1993. Teknisk notat, DFU, FFI.
- Kalleberg, H. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.). Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 39: 55-98.
- Karlsson, L. & Karlström, Ö. 1994. The Baltic salmon (*Salmo salar* L.): its history, present situation and future. Dana 10: 61-85.
- King, T.L., Verspoor, E., Spidle, A.P., Gross, R., Phillips, R.B., Koljonen, M-L., Sanches, J.A. & Morrison, C.L. 2007. Biodiversity and Population Structure. P. 117-166 in: Verspoor, E., Stradmeyer, L. & Nielsen, J. (eds.). The Atlantic salmon: Genetics, Conservation and Management. Blackwell, Oxford.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F. & Mortensen, E. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. Ecology of Freshwater Fish 12: 1-59.
- Koed, A. 2006. Undersøgelse af smoltudtrækket fra Skjern Å samt smoltdødelighed ved passage af Ringkøbing Fjord 2005. DFU-rapport nr. 160.
- Koed, A. & Aarestrup, K. 2009. Status for laksen i Danmark. Miljø og Vandpleje. Danmarks Sportsfiskerforbund 33: 4-15.
- Koed, A., Deacon, M., Aarestrup, K. & Rasmussen, G. 2005. Overlevelsen af laksesmolt i Karlsgårde Sø i foråret. 2005. DFU-rapport nr. 20.

- Koed, A., Rasmussen G., Holdensgård, G. & Pedersen, C. 1996. Tangetrappen 1994-95. DFU-rapport nr. 8.
- Koed, A., Baktoft, H. & Bak, B.D. 2006. Causes of mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) smolts in a restored river and its estuary. *River Research and Applications* 22: 69-78.
- Koed, A., Jepsen, N., Baktoft, H. & Larsen, S. 2010. Opgangen og gydning af laks i Skjern Å-systemet 2008/2009. DTU Aqua-rapport nr. 220-2010.
- Koed, A., Sivebæk, F. & Nielsen, E.E. 2017. Status for laksen og dens forvaltning i Danmark 2017. DTU Aqua-rapport nr. 322-2017. Institut for Akvatiske Ressourcer, Danmarks Tekniske Universitet.
- Koed, A., Birnie-Gauwin, K., Sivebæk, F. & Aarestrup, K. & 2019. From endangered to sustainable: Multi-faceted management in rivers and coasts improves Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations in Denmark. *Fisheries Management and Ecology* 26(4): 1-13.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Krøyer, H. 1843-1845. Danmarks Fiske, Andet Bind. S. Triers Officin, København.
- Larsen, K. 1978. I: Dansk Sportsfisker Leksikon bd. 4 (Kug-Rov). Branner og Korch, København.
- Leaniz, C.G. & Verspoor, E. 1988. Natural hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain. *Journal of Fish Biology* 34(1): 41-46.
- Louhi, P., Mäki-Petäys, A. & Erkinaro, J. 2008. Spawning habitat of Atlantic salmon and brown trout: General criteria and intragravel factors. *River Research and Application* 24: 330-339.
- MacCrimmon, H.R. & Gots, B.L. 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36: 422-457.
- Machacek, H. 2019. <http://www.fishing-worldrecords.com>.
- Martin-Smith, K.M. & Armstrong, J.D. 2002. Growth rates of wild stream-dwelling Atlantic salmon correlate with activity and sex but not dominance. *Journal of Fish Biology* 71: 413-423.
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P. & Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55(suppl. 1): 77-92.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R.Ó., Maoiléidigh, N., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 2443-2450.
- Miljøministeriet, Skov og Naturstyrelsen 2004. National forvaltningsplan for laks.
- Mills, D. 1991. Ecology and Management of Atlantic Salmon. Springer.

- Mills, D. 2000a. Trout and salmon. Ecology, conservation and Rehabilitation. Fishing News Books.
- Mills, D. 2000b. The Ocean Life of Atlantic Salmon. Environmental and Biological Factors Influencing Survival. Fishing News Books.
- Nislow, K.H., Armstrong, J.D. & Grant, J.W.A. 2011. The Role of Competition in the Ecology of Juvenile Atlantic Salmon. P. 171-198 in: Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (eds.). Atlantic Salmon Ecology. Wiley-Blackwell.
- Nordeng, H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. *Oikos* 28: 155-159.
- Nordeng, H. 1989. Salmonid migration, hypotheses and principles. In: Brannon, E. & Jonsson, B. (eds.). Proceeding of the Salmonid Migration and distribution Symposium. School of Fisheries, University of Washington, Seattle.
- Otterstrøm, C.V. 1914. Danmarks Fauna bd. 15. Fisk II, Blødfinnekisk. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Pedersen, S., Rasmussen, G., Nielsen, E.E., Karlsson, L. & Nyberg, P. 2007. Straying of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from delayed and coastal releases in the Baltic Sea, with special focus on the Swedish west coast. *Fisheries Management and Ecology* 14: 21-32.
- Rasmussen, G., Aarestrup, K. & Jepsen, N. 1996. Mortality of Sea Trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic Salmon (*S. salar* L.) smolts during seaward migration through rivers and lakes in Denmark. *ICES C.M.* 1996/T: 9.
- Rikardsen, A.H. & Dempson, J.B. 2011. Dietary Life Support: The Food and Feeding of Atlantic Salmon at Sea. P. 115-144 in: Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (eds.). Atlantic Salmon Ecology. Wiley-Blackwell.
- Scott, W.B. & Crossman, E.J. 1973. Freshwater Fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada, Canada.
- Scott, W.B. & Scott, M.G. 1988. Atlantic fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* 219.
- Shearer, W.M. 1992. The Atlantic Salmon. Natural history, exploitation and future Management. Fishing News Books.
- Skaala, Ø., Wennevik, V. & Glover, K.A. 2006. Evidence of temporal genetic change in wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations affected by farm escapees. *ICES Journal of Marine Science* 63: 1224-1233.
- Welcomme, R.L. 1988. International introductions of inland aquatic species FAO Fisheries Technical Paper 294.
- Winther, G. 1879. Prodrömus Ichthyologiæ Danicæ Marinæ. Fortegnelse over de i danske farvande hidtil fundne Fiske. *Naturhistorisk Tidsskrift* 3. Række. 12. Bind 1.-2. Hæfte.

World Conservation Monitoring Centre 1996. *Salmo salar*. The IUCN Red List of Threatened Species 1996: e.T19855A9026693.
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1996.RLTS.T19855A9026693.en>.

Youngson, A.F. & Verspoor, E. 1998. Interactions between wild and introduced Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55(suppl. S1): 153-160.

Zydlewski, G.B., Haro, A. & McCormick, S.D. 2005. Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62: 68-78.

Aarestrup, K., Nielsen, C. & Koed, A. 2002. Net ground speed of downstream migrating radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) smolts in relation to environmental factors. Hydrobiologia, 483: 95-102.