

# Atlas over danske saltvandsfisk

## Makrel

*Scomber scombrus* Linnaeus, 1758

Af Teunis Jansen & Henrik Carl



Makrel på 26 cm fanget på Langeliniekaen, København, 27. august 2012. © Henrik Carl.

Projektet er finansieret af Aage V. Jensen Naturfond



AAGE V. JENSENS FONDE

Alle rettigheder forbeholdes. Det er tilladt at gengive korte stykker af teksten med tydelig kildehenvisning. Teksten bedes citeret således: Jansen, T. & Carl, H. 2019. Makrel. 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

Der er gennem tiden beskrevet ca. 130 arter i makrelslægten *Scomber* Linnaeus, 1758. De fleste arter er senere flyttet til andre slægter (og familier) eller har vist sig at være synonyme af allerede beskrevne arter, så nu omfatter slægten kun fire arter: almindelig makrel (*Scomber scombrus*), indopacifisk makrel (*Scomber australasicus*), japansk makrel (*Scomber japonicus*) og spansk makrel (*Scomber colias*). Den spanske makrel har i en periode været regnet som en form af den japanske makrel, men både morfologiske og genetiske undersøgelser har vist, at der er tale om to selvstændige arter. Genetiske undersøgelser har også vist, at den spanske makrel er nærmest beslægtet med den almindelige makrel (Infante et al. 2007).

Det officielle danske navn er almindelig makrel, men i daglig tale kaldes den blot makrel (Carl et al. 2004). Det er et navn, der er brugt langt tilbage i tiden (fx Müller 1776), og ifølge Brøndegaard (1957) stammer det fra det hollandske *makerele*, der betyder kobler eller ruffer – ifølge overtroen er det nemlig makrellen, der leder hunsilden til hansilden. På fransk bruger man ifølge Brøndegaard også øgenavnet *maquereau* (makrel) om en alfons. Små makreller kaldes ofte for sildemakreller og lystfiskere bruger undertiden navnene *bolværkstun* eller *minitun* om de hårdt fightende makreller. *Scomber* er det antikke latinske navn for arten, og *scombrus* (*scombros*) er det antikke græske navn (Kullander & Delling 2012).

## Udseende og kendetegn

Kroppen er torpedoformet, forholdsvis slank (hannen noget slankere end hunnen), let sammentrykt og ret stiv. Haleroden er tynd. Hovedet er forholdsvis kort. Munden er mellemstor og kan ikke skydes ret meget frem. Bagkanten af overkæben når ikke tilbage til en lodret linje gennem øjets bagkant. Der er en enkelt række af små, kegleformede tænder i kæberne. Ganebenene er med hver to rækker af spidse, krumme tænder. Der er lignende tænder forrest i hver side på plovskærbenet. Gællegitterstavene er lange og tætsiddende, og antallet vokser tilsyneladende lidt med størrelsen. Fiskeatlassets tælling på ni makreller på 200-1.200 g fra Øresund i 2016 viste et antal på 40-47 gællegitterstave på forreste gællebue. Øjnene er mellemstore med et veludviklet fedtlåg, der dækker den forreste og bageste del af øjet. Fedtlågene er mest tydelige om efteråret og vinteren, hvor fiskene er fedest, og tidligere troede man fejlagtigt, at makrellerne var blinde om vinteren (Otterstrøm 1912). På begge sider af haleroden findes to korte, afstivende længdekøle, men ingen midterkøl. Hele kroppen er dækket af små, glatte skæl, der er forholdsvis løstsiddende. Skællene er størst fortil, men de danner ikke et egentligt skælpanser, som hos mange andre af familiens arter. Hovedet er nøgent med undtagelse af en plet med skæl på gællelåget (Winther et al. 1907). Sidelinjen er fuldstændig, ret tydelig og løber i en bølget linje tilbage til haleroden. Der er ingen svømmeblære, men i skulderbæltet findes en række fedtfulde hulrum, der giver en vis opdrift i vandet (Kullander & Delling 2012).

Der er to rygfinner, hvis indbyrdes afstand er betydelig større end basis af den forreste rygfinne. Den forreste rygfinne, der har en lige eller svagt konkav overkant, kan lægges ned i en smal rende. Finnen består af 10-17 (oftest 11-13) pigstråler, hvoraf de bageste er meget korte. Den bageste rygfinne er kort og lav og består af 9-15 (oftest 12) blødstråler (Collette 2002). Mellem den bageste rygfinne og halefinnen sidder 5 småfinner. Gatfinnen sidder under den bageste rygfinne. Den består af en lille pigstråle, der ikke er forbundet til resten af finnen med finnehud efterfulgt af 11-12 blødstråler. Mellem gatfinnen og halefinnen sidder 5 småfinner. Brystfinnerne består af 19-21 blødstråler. De er korte og når kun hen under forreste halvdel af den korte forreste rygfinne. Bugfinnerne er placeret tæt sammen på bugen under den bageste halvdel af brystfinnerne. De er korte og består af 1 pigstråle og 5 blødstråler. Halefinnen er dybt kløftet og med spidse flige. Alle finner er forholdsvis små.

Ryggen og de øvre sider er stålblå eller grønlig med et gulligt eller blåligt skær og forsynet med oftest 27-35 mørkeblå eller sorte bølgede eller zigzag-formede tværbånd, der når til omtrent midt på

siden lidt under sidelinjen. Farven bliver lysere nedefter og de nedre sider og bugen er sølvhvide. Midt på siderne kan der være en rødlig eller gylden glans og et mørkere bånd. Hos de levende fisk er farverne iriserende, men når de dør, bliver den grønne farve mere ensartet blå. Brystfinnerne er mørke (særligt på det inderste stykke), ryg- og halefinner er mørkegrå eller grønlige, mens gat- og bugfinner er lyse. Der findes flere (sjældne) farvevarianter, hvoraf særligt den såkaldte ”makrelkonge”, har fået omtale herhjemme. Varianten er flere gange taget i vore farvande, fx ud for Solrød i 1947, Kalvebod Strand 1953, øst for Lyø Havn 1961, ved Guldborg i 1964 og ved Skagen i juni 1992. Den har små uregelmæssige pletter i stedet for det normale mønster, og man mente derfor i en periode, at der kunne være tale om spansk makrel (se *Forvekslingsmuligheder*).

Makreller bliver typisk 30-40 cm, og eksemplarer over 45 cm og ca. 1 kg er fåtallige. Navarro et al. (2012) nævner otte makreller fra Norskehavet på mellem 60 og 70 cm og op til 3,2 kg. Den officielle norske lystfiskerrekord fra september 1997 er en makrel på 3,474 kg og 71 cm. Den blev endda først vejet på en kontrolleret vægt mere end et døgn senere og har sikkert tabt en del vægt. På en privat vægt blev den vejet til 3,7 kg nogle timer efter fangsten. Ved den svenske vestkyst blev der også fanget en makrel på 71 cm i 2005 (Mecklenburg et al. 2018). Den danske lystfiskerrekord er et eksemplar på 2,44 kg og 60 cm, der blev fanget i Øresund sydøst for Hven den 11. oktober 1996. Fisken findes i samlingen på Zoologisk Museum, hvor der også er et eksemplar på 59 cm og 2,3 kg fanget i Skagerrak nær Skagen den 12. oktober 1970. Omtrent et år efter blev en makrel på 2,3 kg og 58 cm fanget i Nordsøen. Den største makrel, der kendes fra Danmark, er et eksemplar på 3,1 kg og 67 cm der blev landet i Skagen af en skotsk trawler den 13. december 1989. Det er desværre usikkert, hvor den blev fanget. På Nordsøen Oceanarium i Hirtshals findes en udstoppet makrel på 3,05 kg og 63 cm, der blev fanget af en trawler ud for Vestnorge i 2001. Nordsøen Oceanarium havde ved en tømning af bassinet i 2014 en endnu større makrel gående, men de præcise oplysninger om længde og vægt er desværre ikke gemt (pers. komm. Martin Riis).

### ***Forvekslingsmuligheder***

Makrelfamiliens medlemmer er lette at kende på tilstedeværelsen af småfinner bag rygfinnerne og gatfinnerne – et karaktertræk, som herhjemme kun deles med makrelgedden, der minder meget om en hornfisk. Indbyrdes forveksling er et større problem i makrelfamilien, men makrellen er ikke en af de arter, der volder de største problemer. Af de øvrige danske arter, minder den mest om den bredskællede fregatmakrel, da de begge har et stort mellemrum mellem rygfinnerne. Hvor mellemrummet hos den almindelige makrel er noget længere end basis af forreste rygfinne, er det af samme længde eller en smule længere end basis af forreste rygfinne hos fregatmakrellen. Makrellen har også kun 5 småfinner bag rygfinnerne og gatfinnerne, mens fregatmakrellen har 7-10 småfinner bag bageste rygfinne og 6-8 småfinner bag gatfinnerne. Desuden har makrellen to små længdekøle på hver side af haleroden, mens fregatmakrellen har tre længdekøle, hvoraf den midterste er størst. Endvidere har fregatmakrellen kun skæl på forkroppen, mens makrellen er helt dækket af skæl. Endelig er de to arters farvetegningerne også forskellige.

Flere gange er der som nævnt fanget makreller med afvigende farvetegninger, der har været under mistanke for at være spanske makreller. Hos disse ”makrelkonger” er pletterne dog normalt kun tilstede over sidens midte, mens de hos spanske makreller også er at finde under sidens midte. I de tilfælde, hvor ”makrelkonger” er blevet grundigere undersøgt af fagpersoner, har det indtil videre vist sig at være almindelige makreller, men helt afvise tilstedeværelsen af spansk makrel i vore farvande kan man ikke, hvorfor forskellene mellem arterne nævnes her. Den almindelige makrel kan kendes fra den spanske makrel på, at den mangler svømmeblære (findes hos alle slægtens tre andre arter). Desuden har makrellen 10-17 (oftest 11-13) pigstråler i forreste rygfinne, mens spansk makrel kun har 7-8. Den almindelige makrel mangler også en lys plet i panden, som findes hos spansk makrel.

## **Udbredelse**

### ***Generel udbredelse***

Makrellen er vidt udbredt i Nordatlanten, og den er desuden udbredt i hele Middelhavet samt i Sortehavet. Ved Nordamerika findes den fra det sydlige Labrador til North Carolina. I Østatlanten findes den fra Nordafrika (26° N), De Kapverdiske Øer, De Kanariske Øer, Madeira og Azorerne til Island, Sydøstgrønland, Jan Mayen, Svalbard og Hvidehavet, og i særligt varme år kan den nå til Novaja Zemlya (Andriashev 1954, Collette 2016; Mecklenburg et al. 2018). Ved Sydøstgrønland blev den første gang officielt fundet i 2011 (der er ubekræftede oplysninger om tidligere fangster), og som følge af stigende temperaturer i Irmingerstrømmen blev den med rekordfart en meget almindelig art (se *Menneskets udnyttelse*).

Indenfor det store udbredelsesområde opdeles arten i flere bestande, der er genetisk forskellige: den nordvestatlantiske bestand, den nordøstatlantiske bestand og en middelhavsbestand (Rodríguez-Ezpeleta et al. 2016). Traditionelt har man opdelt nordøstatlantiske makrelbestand nord for middelhavet i tre gydekomponenter: nordsømakrellen, vestmakrellen og sydmakrellen. I Nordøstatlanten gyder makrellen fra Middelhavet i syd til Færøerne i nord og fra Sverige i øst til Hatton Banke i det åbne Atlanterhav nordvest for De Britiske Øer i vest. Efter gydningen fordeler bestanden sig over et enormt areal i forbindelse med sommerens fødesøgning. Størstedelen af bestanden følger henholdsvis Norskehavsstrømmen mod nord og Irmingerstrømmen mod nordvest. Nogle makreller vandrer op til flere tusinde kilometer. Om efteråret samler de fleste makreller sig på 50-200 meters dybde i den relativt varme Nordøstatlantiske Havstrøm, der følger kanten af kontinentalsoklen (Jansen et al. 2012a). Her opholder makrellerne sig gennem vinteren, hvor de trækker opstrøms mod gydeområderne i takt med at vandet køles ned (Jansen et al. 2012a). Nye undersøgelser har vist, at selv om makrellerne har en tendens til at vende tilbage til deres ophavssted for at gyde (Jansen et al. 2013), så påvirkes deres gydevandring kraftigt af andre faktorer såsom temperatur og fødeforhold (Jansen 2014). Det resulterer i en geografisk opblanding hen over generationer, hvilket afspejles i en bestandsstruktur, der bedst kan beskrives som en dynamisk klin. Der er i skrivende stund således ikke belæg for den traditionelle opdeling i tre gydekomponenter (Jansen 2012; Jansen & Gislason 2013), og igangværende genetikstudier kan raffinere denne fortolkning.

Makrellen er talrig i det meste af Nordsø-regionen, og udbredelsen strækker sig langt ind i Østersøen – med mellemrum til Finland og Ålandsøerne og i sjældne tilfælde helt op i den nordligste del af Den Botniske Bugt (Otterstrøm 1912). Antallet af makreller falder dog noget ind gennem vore farvande og er ganske lavt, når man kommer øst for Bornholm (Ellis & Heessen 2015).

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

Makreller er udprægede vandrefisk, og udbredelsen i vore farvande er stærkt afhængig af årstiden. De fleste danske makreller overvintrer i den nordlige Nordsø, men makreller træffes også jævnlige i den danske del af både Nordsøen, Skagerrak og den nordlige del af Kattegat om vinteren. Om foråret svømmer enorme mængder af makreller ind i Skagerrak og Kattegat for at yngle (se *Reproduktion og livscyklus*). Efter legen spredes stimerne som nævnt, og henover sommeren kan man derfor træffe makreller næsten overalt i vore farvande – dog med en faldende tæthed ind mod Østersøen. I havet omkring Bornholm har makreller typisk været regnet som sjældne. Winther (1879) skriver fx, at de ikke fanges ved Bornholm hvert år og næsten altid enkeltvis. I forbindelse med overfiskningen af arten omkring 1960 (se *Forvaltning, trusler og status*) har antallet af makreller i en lang årrække været meget lavt i de indre farvande. I de senere år, hvor makrellerne igen har været meget talrige i de indre farvande, er der også registreret en stigning i antallet af registreringer fra Bornholm, så de nu tilsyneladende er mere talrige ved øen end nogensinde før.

I de indre farvande træffes makrellerne indtil oktober/november (sjældnere december), hvorfra de vandrer tilbage til overvintringspladserne. Makreller overvintrer i mindre antal også i vore indre farvande (Jansen & Gislason 2011). Fx nævnes det i Nordisk Tidsskrift for Fiskeri, 1. årg., 1874, at der nogle år tidligere blev fanget enkelte makreller i Øresund nær Hven om vinteren. I januar 1973 blev der også fanget en makrel ved Helsingør, og ligeledes blev der fanget en makrel i det nordlige Øresund den 28. januar 2017, og én nær København i i februar 2016. Den 2. januar 2004 blev en makrel fanget i Nyborg Fjord, og i februar 2014 blev flere makreller fanget i den smalle del af Lillebælt. Den 31. januar 1991 blev en makrel fanget 8 sømil vestsydvest for Rønne. I vinteren 2014-2015 overvintrede en større mængde makreller tilsyneladende i Isefjorden.



Figur 1. Udbredelse af makrel i danske farvande.

### ***Kortlægning***

Makrellen er trods sin pelagiske levevis en forholdsvis almindelig fangst i forbindelse med fiskeundersøgelser med bl.a. trawl, så artens geografiske udbredelse er kendt i detaljer fra de undersøgelsesprogrammer, som DTU Aqua og lignende institutioner i vore nabolande udfører. Der er derfor ikke gjort nogen speciel indsats for at få fangstoplysninger fra erhvervsfiskeriet i forbindelse med Fiskeatlassets kortlægning. Kun de helt kystnære farvande er ikke dækket ret godt af fiskeundersøgelserne, så her har oplysninger fra bl.a. bundgarn og fritidsfiskernes garn været en vigtig kilde til viden. Også lystfiskerne har bidraget med en væsentlig datamængde, og Atlasdatabasen rummer (pr. april 2019) mere end 600 registreringer af lystfiskerfangne makreller. I forbindelse med Fiskeatlassets omfattende snorkling er makreller kun registreret ganske få gange, og typisk er de set i fiskeredskaber. De sparsomme registreringer skyldes formentlig en kombination af, at makreller er ret fåtallige på lavt vand (snorklingen er overvejende sket på 0-4 meters dybde) og samtidig er så sky, at de bliver skræmt, før man kommer tæt nok på til at opdage dem.

### **Biologi**

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

Makrellen lever hele sit liv pelagisk og findes primært i det åbne havs øvre vandmasser. Makrellerne kommer også helt ind til kysten – mest talrigt på steder, hvor det dybe vand når tæt på land. Om vinteren svømmer makrellerne ud på dybere vand, og de træffes også ved bunden. En oplysning fra Hofman (1823) om, at makreller om vinteren skulle stå halvt begravet i hvert sit hul i dyndet, har dog ikke noget på sig. De store makreller træffes på dybere vand end de små, og i ICES-

regi er arten registreret ned til 607 meters dybde (Ellis & Heessen 2015), men som regel findes de ikke dybere end 250 m (Pethon 1985; Collette 1986).

Makreller kan træffes enkeltvis, men som regel er de udprægede stimefisk. Stimerne kan somme tider være enorme. Muus & Nielsen (1998) skriver, at stimerne kan danne en front, der er 100 meter høj og 200 meter bred med ca. 9 fisk pr. m<sup>3</sup>.

Makreller er hurtige fisk, som svømmer konstant, og de kan tilbagelægge store afstande på relativt kort tid. Fx blev en makrel mærket i Den Engelske Kanal genfanget ved Shetlandsøerne efter at have vandret 1.200 km på kun 13 dage. Det svarer til 93 km pr. dag eller ca. 3,7 km/t (Lockwood 1988). Den maksimale svømmehastighed er målt til ca. 22 km/t for stimer i den nordlige Nordsø (Godø et al. 2004). Svømmeaktiviteten er typisk højere om dagen end om natten (Olla et al. 1975). Da makreller som nævnt ikke har en svømmeblære, kan de foretage hurtige vertikale skift. Der kendes dog ikke til egentlige vertikale døgnvandring hos hverken juvenile eller voksne makreller, som det kendes fra mange andre marine organismer (Jansen et al. 2019). Larverne står dog dybere om dagen end om natten (Röpke 1989; Hillgruber & Kloppmann 2001).

Makreller er forholdsvis varmekrævende fisk. Olafsdottir et al. (2019) fandt makreller ved temperaturer fra 5 til 15 °C, men skriver, at de foretrækker 9-13 °C. Om vinteren kan de dog formentlig træffes ved temperaturer under 5 °C i nogle dele af udbredelsesområdet. Makreller træffes kun sjældent ved temperaturer over 20 °C (Collette 2002). Makreller tåler brakvand, hvilket forekomsten i bl.a. Østersøen vidner om, men i de brakke danske fjorde er de sjældne. I Ringkøbing Fjord var arten fx ukendt forud for åbningen af Hvide Sande-kanalen i 1910 (Johansen 1914). Hurtigt efter åbningen begyndte makreller at blive almindelige i fjorden, og i 1914 blev der fanget 31 ton makreller i bundgarn i den nordlige del af Ringkøbing Fjord. Efter etableringen af en sluse ved Hvide Sande faldt saltholdigheden i fjorden faldt, og antallet af makreller i selve fjorden blev reduceret (Blegvad 1933-1936), så det nu primært er ved selve slusen, at de fanges.

### **Fødevalg**

Når blommesækken er opbrugt nogle dage efter klækningen, æder makrellarverne især vandloppelarver. Fra en størrelse på omkring 7 mm skifter de til vandlopperens større stadier. De foretrækker de store vandloppesarter – fx af slægten *Calanus* (Ringuette et al. 2002; Mendiola et al. 2007; Robert et al. 2008). Også fiskeæg og -larver er et vigtigt bytte for de hurtigt voksende makrellarver, og de æder ofte artsfæller (Trenkel et al. 2014).

Juvenile og voksne makreller er opportunistiske i deres fødevalg, og de æder et bredt udvalg af pelagiske hvirvelløse dyr (fx vandlopper, lyskrebs, tanglopper og vingesnegle) og fisk (fx tobiser, små sild, brislinger, sperlinger og prikfisk). Størstedelen af føden indtages i perioden fra april til august. Om foråret ædes primært dyreplankton, hen over sommeren øges indtaget af fisk, hvorefter lyskrebs er det primære bytte. Hen over vinteren tager fiskene stort set ikke tager føde til sig (Mehl & Westgård 1983; ICES 1997).

Makrellerne kan fange både stort og småt bytte ved at skifte mellem at filtrere vandet med gællegitterstavene, mens de svømmer omkring med åben mund, og aktivt gribe større byttedyr med tænderne. Flere forfattere har derfor beskrevet makrellen som en meget grådig fisk, der nærmest æder alt, den møder på sin vej (Krøyer 1838-40; Ehrenbaum 1923). Nyere studier har imidlertid vist, at makrellen ofte er selektiv, når den har mulighed for at vælge. Den foretrækker generelt store, energirige byttedyr eller det bytte, som forekommer i højest koncentrationer (Jansen et al. 2019; Pepin et al. 1987, 1988). Makrellerne foretager som nævnt ikke vertikale døgnvandring, og på steder med stor dybde, hvor byttet (fx såkaldt mesopelagiske fisk) foretager vertikale vandring, bliver makrellerne som regel i de øvre vandlag om dagen, mens byttet opholder sig i dybet (Jansen et al. 2019). Hvis der ikke er alt for dybt, jager makrellerne i hele vandsøjlen.

### **Reproduktion og livscyklus**

Makrellerne bliver oftest kønsmodne i en alder af 2-3 år og ved en størrelse på ca. 30 cm (ICES 2016), men først fra en alder på 7 år er alle kønsmodne (Skagen 1989). I Nordsøen er mere end 90 % af makrellerne dog kønsmodne allerede som toårige (Ellis & Heessen 2015).

Yngletiden strækker sig over en stor del af året med lokal variation. I den sydlige del af udbredelsesområdet begynder gydningen i januar, og i den nordlige del gyder makrellerne indtil august. I Middelhavet gyder makrellerne især i marts-april. I Nordsøen gyder de fra maj til juli (Jansen & Gislason 2011). De vigtigste gydeområder er vest for De Britiske Øer (ICES 2014). I danske farvande har det i mange år forlydt, at makrellerne gyder i Skagerrak og den nordlige del af Kattegat, før de om sommeren trækker ind i de indre farvande, men meget tyder på, at der også kan ske gydning i vore indre farvande – og at manglende gydning i de indre farvande muligvis blot har haft med en generel overfiskning af arten at gøre. Hofman (1823) skriver, at når makrellerne ankommer til Nordfyn i slutningen af juni, er de fulde af æg og mælk, som de afsætter under kysten. Winther (1875) skriver, at makrellerne gyder på Landgrundene i Storebælt i maj måned, før de trækker videre ind i Østersøen for så at vende tilbage i august. I Fiskeri Tidende nr. 16, 1995 står der, at makrellerne 25 år tidligere havde gydeplads i Øresund nord og øst for Hven, men at de var næsten forsvundet fra Øresund i den mellemliggende periode. I forbindelse med Fiskeatlasetts undersøgelser er der de sidste år fanget adskillige gydemodne makreller i både Øresund og Isefjorden om foråret og i forsommeren. Æg og larver er dog ikke registreret i disse farvande, hvor der så vidt vides heller ikke er lavet undersøgelser.

Gydningen kan ske relativt dybt først på sæsonen, men forekommer dog langt oftest nær overfladen (Coombs et al. 2001). Ifølge Pfaff & Bruun (1950) foretrækker makrellerne temperaturer på 11-14 °C i forbindelse med gydningen. De største fisk gyder tidligere end førstegangsgyderne, og hannerne yngler over en længere periode end hunnerne (Dawson 1986; Eltink & Gerritsen 1982; Lockwood et al. 1981). Kønsratioen er ca. 1:1. Makrellen gyder i alt 1.000-1.450 æg pr. g kropsvægt (ICES 2017a) fordelt på op til ca. 20 gydninger hen over sæsonen (ICES 1990). Det samlede antal æg pr. hun angives af Muus & Nielsen (1998) til 200.000-1.000.000. Æggene måler 0,9-1,4 mm i diameter (Muus & Nielsen 1998), og deres størrelse falder i løbet af sæsonen. Ware (1977) fandt, at gennemsnitsdiametere var 1,3 mm i juni og 1,1 mm i midten af august.

Gydningen kan foregå på alle tider af døgnet (Walsh & Johnstone 1992; Portilla et al. 2003). Æggene gydes i de øverste vandlag, og de klækker efter 2-10 dage afhængigt af temperaturen (Lockwood et al. 1981; Miller & Loates 1997; Coombs et al. 2001; Mendiola et al. 2006, 2007). Larverne, der er pelagiske ligesom æggene, måler ca. 2-4 mm ved klækningen.

Makreller kan blive ganske gamle – ifølge Iversen (2004) op til mindst 25 år. ICES (1996) nævner en konkret fangst af en makrel på kun 48 cm, der havde 23 årringe i ørestenen. Af større makreller, som er blevet alders aflæst, kan nævnes én på 18 år og 65 cm fra den nordlige Nordsø og én på 20 år og 59 cm fra Biscayen (Navarro et al. 2012). Ingen af de rekordstore makreller på omkring 70 cm er blevet alders aflæst.

### **Vækst og økologi**

Væksten er meget hurtig – især i det første år. Larvernes væksthastighed er 0,6-0,8 mm pr. dag, mens de vokser fra 3 til 8 mm. Ved en størrelse på 4-10 cm øges væksthastigheden yderligere og kan være op til 2,5 mm pr. dag (Ware & Lambert 1985; Bartsch 2002). Den hurtigste vækst ser man i varmt vand (Mendiola et al. 2007; Robert et al. 2009). Den hurtige vækst er en fordel, da makrellerne derved hurtigt vokser fra mange af prædatorerne, men til gengæld kræver det et stort fødeindtag. Et dagligt fødeindtag på over 40 % af egen vægten er således blevet målt for 6-10 mm larver (Hillgruber & Kloppmann 2001). Efter den første intense vækstsæson, når makrellerne en gennemsnitlig længde ca. 23 cm. I en alder af 2-3 år er makrellerne ca. 30 cm, og det er som nævnt



ved denne størrelse/alder, at de bliver kønsmodne. De kønsmodne makreller æder omtrent 10 gange deres egen vægt om året (Bachiller et al. 2018), men væksthastigheden er alligevel aftagende, da udviklingen af kønsprodukter er meget energikrævende. Væksten er også tæthedsafhængig. For de 1-2 årige makreller falder væksthastigheden således ved stigende tætheder, og når makrellerne påbegynder de årlige vandringer, bliver væksten yderligere påvirket af mængden af voksne makreller (Jansen & Burns 2015; Olafsdottir et al. 2015).

Hvert år gennemgår makrellen en markant vægtcyklus. Sidst på foråret er makrellerne magre efter overvintringen og ved at have brugt næsten alt den oplagrede energi på gydning. Hen over sommeren øger de deres fedtindhold og dermed energiindhold med en faktor 2,5. Om efteråret topper vægten, efter at makrellen har øget sin vægt med 25-30 % (Lockwood 1988; Bachiller et al. 2018).

Makrellen er en vigtig art i økosystemet, da den er så talrig, at den kan påvirke andre arters rekruttering. En stor del af de tobiser og brislinger der bliver ædt, bliver ædt af makrel - formentlig op mod 40 % (ICES 2017b). Makrellerne kan – sammen med andre planktonædende arter som sild – påvirke mængden af dyreplankton i et helt havområde. Fx er de to arter årsag til en reduktion af dyreplanktonet i Norskehavet i de seneste år, hvilket igen har ført til reduceret vækst og ændringer i vandringsmønstrene (Huse et al. 2012).

Makreller er også selv et vigtigt bytte for en lang række større fisk (fx sildehaj, pighaj og tun), pattedyr (fx delfiner) og fugle (fx måger). Det anslås dog, at fiskeridødeligheden hos de større makreller er langt større end dødeligheden ved prædation og sygdom (ICES 2012b).

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

I den internationale rødliste fra IUCN regnes arten ikke som truet (kategorien Livskraftig – LC) (Collette et al. 2011). Makrellen har dog ligesom mange andre arter oplevet store bestandsudsving, som bl.a. kan tilskrives en menneskelig overudnyttelse. Der er desværre ingen sikker viden om bestandsudviklingen i Nordøstatlanten fra før 1950. I vore indre farvande så man en markant nedgang i landingerne fra 1955-1970. Samtidigt øgedes det norske notfiskeri kolossalt og toppede i 1967 med 934.000 ton (Hamre 1978). Overfiskeriet var en konsekvens af, at fiskerne var blevet mere effektive på grund af ny teknik. De havde nedfisket sildene (som bl.a. var føde for makrellerne), og de opdagede, at de kunne se makrellerne på deres sonar. I Nordsøen var der mange makreller året rundt i 1950'erne og 1960'erne (Jansen et al. 2012b), men det ændrede sig op gennem 1970'erne, hvor Nordsøen foruden overfiskeriet tilsyneladende også udviklede sig til et mindre favorabelt levested end tidligere. Makrellen ændrede nemlig gyde- og vinterudbredelse og trak sig længere mod sydvest ud af Nordsøen (Jansen 2012). Man talte i en årrække om et kollaps i makrelbestanden i Nordsøen (Jansen et al. 2012b), men det har senere vist sig, at der ikke er tale om en særlig bestand, men en del af en fælles nordøstatlantisk bestand.

Bestandsudviklingen har været forsøgt kortlagt i mange årtier, men makrellens adfærd og enorme udbredelsesområde har gjort det til en særdeles dyr og udfordrende opgave. Det har taget 50 år at udvikle metoderne, og først indenfor de seneste par år har forskerne nærmet sig en bestemmelse af bestandsstørrelsen med en acceptabel præcision. En af udfordringerne er, at makrellen kun giver et svagt ekko, da den ikke har en svømmeblære, og derfor bruges akustisk opmåling ikke (i modsætning til fx sild og blåhvilling). Dertil kommer, at fangstdata indtil år 2000 var upålidelige på grund af ulovlige landinger og udsnid. Andre teknikker er derfor taget i brug. Verdens dyreste fiskemonitering – Det Internationale Makrelæggesurvey (MEGS) – gennemføres nu hvert tredje år. Det foregår ved at havforskningsinstitutterne fra Nordvesteuropa på skift sender deres skibe ud for at måle koncentrationen af makrelæg fra Portugal til Norge seks gange i løbet af gydeperioden. Ved at tælle de æg, der var under 24 timer gamle, har man ud fra viden om antallet af æg hos hver hun estimeret mængden af voksne makreller. Yderligere mærker det norske Havforskningsinstitut



omkring 40.000 makreller hvert forår i de primære gydeområder vest for Irland. Indtil for nylig brugte man små stålplader med id-numre som blev genfundet af metaldetektorer på transportbåndene i fiskefabrikkerne. Nu bruges elektroniske PIT-tags. Kun 11 % af de mærkede makreller overlever, og målet er, at omkring 70 % af landingerne scannes, når programmet er fuldt implementeret. Ud fra raten af genfangst kan den totale population beregnes. Endelig opmåles bestanden med to trawlundersøgelse. Hvert efterår/vinter gennemføres Det Internationale Bundtrawlssurvey (IBTS) på den nordvesteuropæiske kontinentalsokkele ud til 250 m. På dette tidspunkt står de juvenile makreller så tæt på bunden, at de kan fanges repræsentativt med et højt bundtrawl. Dette bruges til at bestemme mængden af 0-årige makreller, der har overlevet den første fase med høj dødelighed. Det giver således den første indikation på mængden af makreller, der kan forventes at rekruttere til den gydende og befiskede del af bestanden et par år senere. De voksne makreller svømmer for hurtigt til dette trawlsurvey, så de opmåles om sommeren af ”det internationale økosystem sommer survey i de nordiske have” (IESSNS) med hurtiggående (5 knob) overfladetrawling. Under IESSNS sejles der hver sommer knap 20.000 sømil mellem Nordsøen, Grønland og Svalbard – næsten samme distance som Jordens omkreds. Hver af de nævnte metoder har fordele og ulemper, men ved at kombinere dem, er det nu blevet muligt at beregne bestandstørrelsen med en acceptabel præcision tilbage til år 2000 og at angive et niveau for bestanden tilbage til 1990. Op gennem 1990’erne var rekrutteringen svag og fiskeriet var ikke bæredygtigt, hvilket førte til en yderligere reduktion i bestanden. I 2002 var gydebiomassen (den samlede vægt af voksne fisk) helt nede på ca. 1,8 millioner ton. Overfiskeriet blev derefter reduceret bl.a. som følge af EU’s fælles fiskeripolitik, og øget rekruttering (særligt tre meget gode årgange i 2002, 2005 og 2006) fik den nordøstatlantiske makrelbestand til at vokse, og i dag er makrelbestanden i Nordøstatlanten en af de største fiskebestande i verden. I 2016 var der omkring 6,2 millioner ton makreller (ICES, 2016), hvilket i antal svarer til ca. fem makreller for hvert menneske på Jorden.

Foruden fiskeriet har klimaet betydning for udbredelsen af makrellerne – både de naturlige svingninger og den igangværende menneskeskabte ændring. I Nordsøen er temperaturen fx steget, og den nordlige Nordsø er derfor gradvist igen blevet til en vigtig efterårs/vinter-lokalitet. Selvom forårstemperaturen igen er blevet gunstig for gydende makreller, så er der stadig ikke de mængder af store vandløpper, som fandtes i 1950’erne og 1960’erne. Det er formentlig derfor, at makrellerne ikke gyder så meget i Nordsøen i dag (Jansen 2014). For at bevare adfærden med at søge ind i Nordsøen i gydeperioden, er erhvervsmæssigt makrelfiskeri forbudt i Nordsøen i foråret og sommeren.

Makrellernes lange vandringer fører gennem en række nationers territorialfarvande, hvilket betyder, at bestandene kun kan forvaltes i et internationalt fællesskab. Det er en stor politisk opgave, der til stadighed udfordres af, at makrellerne kontinuerligt ændrer sine vandringsmønstre. Af den grund har alle internationale forhandlinger været brudt sammen siden 2008. Hver ”kyststat” sætter i dag sin egen kvote, og summen af alle kvoterne overskrider det niveau, som ICES anbefaler. Fiskeriet er derfor pt. hverken bæredygtigt eller optimalt. Manglen på en aftale om bæredygtig forvaltning for de meget store og økonomisk/økologisk vigtige bestande gør, at fremtidsudsigterne må betegnes som usikre. Den danske kvote var 30.639 ton i 2018. I Nordsøen, Limfjorden og Ringkøbing Fjord er der et mindstemål på 30 cm. I Skagerrak og Kattegat er mindstemålet 20 cm, og i Bælterne og Østersøen er der intet mindstemål. Der er ingen fredningstid.

### **Menneskets udnyttelse**

Makrellens kød er fedt, blodfyldt og velsmagende, og det er en vigtig spisefisk, der sælges fersk, røget eller på dåse. Makrelfiskeriet er Europas økonomisk vigtigste fiskeri. For de nordatlantiske lande som Grønland, Island, Skotland, Irland og Færøerne er makrelfiskeriet af særdeles stor betydning på grund af fiskeriets rolle generelt for disse landes økonomier. De kommercielle fiskerier i Nordøstatlanten har landet mellem 500.000 og 1,4 mio. ton årligt siden slutningen af

1960'erne. I 2018 var landingerne 1.009.180 ton. Fiskeriet i Nordvestatlanten og i Middelhavet er af mindre omfang (FAO 2014). Erhvervsfiskeriet foregår på forskellige måder, men hovedparten af makrellerne fanges af store trawlere og not-fartøjer, der kan opbevare de store fangstmængder på frost eller i afkølet havvand.

Makrellen fiskes hele året, men det vigtigste fiskeri foregår i de kolde måneder langs kanten af den europæiske kontinentsokkel. På dette tidspunkt er makrellen fedest og giver derfor den højeste pris. I de seneste år er sommerfiskeriet i de nordlige egne dog vokset markant. I Grønland så man som nævnt ikke makrellen før 2011, og allerede i 2012 var den så talrig, at et fiskeri i stor skala kunne udvikles. I 2014 blev der fanget mere end 78.000 ton, og makrellen udgjorde 23 % af Grønlands eksport (Jansen et al. 2016). Siden da har landingerne i gennemsnit ligget på 44.000 ton.

Makrellen er en populær sportsfisk, da den fighter fantastisk hårdt størrelsen taget i betragtning og samtidig er en god spisefisk. Der bedrives et målrettet lystfiskeri efter arten fra havnemoler, hofder og fra båd. Ved den åbne kyst er det normalt ikke muligt at fange makreller. Makrellerne fanges som hovedregel på to forskellige metoder: ved spinne-/pirkefiskeri med specielle makrelforfang (3-6 ophængerfluer monteret på små tavser på et stykke line) og en pirk eller ved medefiskeri. Når man fisker med makrelforfang vil man ofte opleve at få hug på alle ophængerne og pirken på samme tid, og er linen for tynd, sker det jævnligt, at ophængerne bliver revet af, når de hurtige fisk svømmer i hver sin retning. Man mister som regel også en del af fiskene, da de let falder af krognen, fordi deres mund er ret skrøbelig. Medefiskeriet foregår som regel med flåd og naturligt agn som fx sildestrimler eller en hel tobis. Under bådfiskeri bruges ofte forholdsvis store flåd med 20-40 g bæreevne, men fisker man fra en havn, vil man som regel få mange flere fisk ved at nedskalere grejet. Slanke penneflåd, som man kender dem fra flådfiskeri i ferskvand, kan med fordel bruges, for de giver så lidt vandmodstand, at makrellerne ikke mærker noget, når de hugger. Man har sjældent brug for nævneværdig kastelængde, for mange steder går makrellerne helt inde ved bolværket. Fiskeriet foregår primært i den øverste halvdel af vandsøjlen, men makrellerne kan i princippet fanges fra overflade til bund. Ofte kan man lokalisere makrelstimerne på lang afstand, for når de jager småfisk op i overfladen, opstår der ofte ”mågesjov”, hvor flokke af måger angriber småfiskene oppefra. Sæsonen er fra juni til oktober med lokale forskelle. Oftest oplever man det bedste fiskeri i morgen- og aftentimerne.

Makrellen har også stor betydning som agn under lystfiskeri efter mange andre arter. Det er en populær agn til tun, hajer, havål, langer og mange andre store havfisk, og det høje olieindhold gør den også velegnet til ”rubby dubby” – poser med blodige fiskestykker, der hænges ud over rælingen for at tiltrække de store rovfisk. I ferskvand er makrellen nogle steder en populær agn til især større gedder.

## Referencer

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

Bachiller, E., Utne, K.R., Jansen, T. & Huse, G. 2018. Bioenergetics modeling of the annual consumption of zooplankton by pelagic fish feeding in the Northeast Atlantic. PlosONE 13(1): e0190345.

Bartsch, J. 2002. Modelling the temperature mediation of growth in larval fish. Fisheries Oceanography 11(5): 310-314.

Blegvad, H. 1933-1936. Om Fiskene i Ringkøbing Fjord 1913-32. I: Ringkøbing Fjords Naturhistorie i Brakvandsperioden 1915-1931.

- Brøndegaard, V.J. 1957. Dyrenavnene og deres betydning. Dansk Fiskeritidende 51: 613-615.
- Carl, H., Nielsen, J.G. & Møller, P.R. 2004. En revideret og kommenteret oversigt over danske fisk. Flora og Fauna 110(2): 29-39.
- Collette, B.B. 1986. Scombridae. P. 981-997 in: Whitehead, P.J.P, Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J. & Tortonese, E. (eds.). Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, volume II. Unesco.
- Collette, B.B. 2002. Mackerels. Family Scombridae. P. 516-636 in: Collette, B.B. & Klein-MacPhee, G. (eds.). Bigelow & Schroeder's Fishes of the Gulf of Maine. Third edition. Smithsonian Institution Press.
- Collette, B., Boustany, A., Carpenter, K.E., Di Natale, A., Fox, W., Graves, J., Juan Jorda, M., Kada, O., Nelson, R. & Oxenford, H. 2011. *Scomber scombrus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T170354A6764313.
- Collette, B.B. 2016. Scombridae. P. 2896-2915 in: Carpenter, K.E. & De Angelis, N. (eds.). The living marine resources of the Eastern Central Atlantic. Volume 4. Bony fishes part 2 (Perciformes to Tetradontiformes) and Sea turtles. FAO species identification guide for fishery purposes.
- Coombs, S.H., Morgans, D. & Halliday, N.C. 2001. Seasonal and ontogenetic changes in the vertical distribution of eggs and larvae of mackerel (*Scomber scombrus* L.) and horse mackerel (*Trachurus trachurus* L.). Fisheries Research 50: 27-40.
- Dawson, W.A. 1986. Change in western mackerel (*Scomber scombrus*) spawning stock composition during the spawning season. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 66(2): 367-383.
- Ehrenbaum, E. 1923. The mackerel: Spawning, larval and postlarval forms, age groups, food, enemies. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 30: 1-39.
- Ellis, J.R. & Heessen, H.J.L. 2015. Mackerels and Tunnies (Scombridae) P. 413-419 in: Heessen, H.J.L, Daan, N. & Ellis, J.R. (eds.). Fish atlas of the Celtic Sea, North Sea, and Baltic Sea. Wageningen Academic Publishers.
- Eltink, A.T.G.W. & Gerritsen, J. 1982. Growth, spawning and migration of western mackerel. ICES C.M. 1982/H:31.
- Godø, O.R., Hjellvik, V., Iversen, S.A., Slotte, A., Tenningen, E. & Torkelsen, T. 2004. Behaviour of mackerel schools during summer feeding migration in the Norwegian Sea, as observed from fishing vessel sonars. ICES Journal of Marine Science 61(7): 1093-1099.
- Hamre, J. 1978. The effect of recent changes in the North Sea mackerel fishery on stock and yield. Rapports et Proces-Verbaux des Reunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer 172: 197-210.
- Hillgruber, N. & Kloppmann, M. 2001. Small-scale patterns in distribution and feeding of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus* L.) larvae in the celtic sea with special regard to intra-cohort cannibalism. Helgoland Marine Research 55(2): 135-149.

- Hofman, N.B. 1823. Om de Fiske-Arter, som findes ved Kysterne af det nordlige Fyen og i Odense Fjord. Tidsskrift for Naturvidenskab II: 357-379.
- Huse, G., Holst, J.C., Utne, K.R., Nøttestad, L., Melle, W., Slotte, A., Ottersen, G., Fenchel, T. & Uiblein, F. 2012. Effects of interactions between fish populations on ecosystem dynamics in the Norwegian Sea – results of the INFERNO project. *Marine Biology Research* 8(5-6): 415-419.
- ICES 1990. Report of the Mackerel Working Group. ICES Document CM 1990/Assess:19.
- ICES 1996. Report of the working group on the assessment of mackerel, horse mackerel, sardine and anchovy. ICES CM 1996/Assess:7.
- ICES 1997. Database report of the stomach sampling project 1991. ICES cooperative research report. 1997.
- ICES 2011c. Report of the working group on multispecies assessment methods (WGSAM). ICES CM 2011/SSGSUE:10.
- ICES 2012b. Report of the working group on widely distributed stocks (WGWIDE). ICES CM 2012/ACOM:XX.
- ICES. 2014. Report of the Working Group on Mackerel and Horse Mackerel Egg Surveys (WGMEGS), 7-11 April 2014, Reykjavik, Iceland. ICES CM 2014/SSGESST:14.
- ICES 2016. Report of the Working Group on Widely Distributed Stocks (WGWIDE), 31 August-6 September 2016, ICES HQ, Copenhagen, Denmark. ICES CM 2016/ACOM:16.
- ICES 2017a. Final Report of the Working Group on Mackerel and Horse Mackerel Egg Surveys. ICES CM 2017/SSGIEOM:18.
- ICES 2017b. Interim Report of the Working Group on Multispecies Assessment Methods (WGSAM). CESC2017/SSGEPI:20
- Infante, C., Blanco, E., Zuasti, E., Crespo, A. & Machado, M. 2007. Phylogenetic differentiation between Atlantic *Scomber colias* and Pacific *Scomber japonicus* based on nuclear DNA sequences. *Genetica* 130: 1-8.
- Iversen, S.A. 2004. Mackerel and horse mackerel. P. 289-300 in: Skjoldar, H.R. (ed.). The Norwegian ecosystem. Tapir Academic Press, Trondheim.
- Jansen, T. 2012. North Sea mackerel or mackerel in the north (sea)? PhD Thesis. DTU-AQUA. National Institute of Aquatic Resources - Technical University of Denmark.
- Jansen, T. 2014. Pseudocollapse and rebuilding of North Sea mackerel (*Scomber scombrus*). *ICES Journal of Marine Science* 71(2): 299-307.
- Jansen, T. & Burns, F. 2015. Density dependent growth changes through juvenile and early adult life of North East Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). *Fisheries Research* 169: 37-44.
- Jansen, T. & Gislason, H. 2011. Temperature affects the timing of spawning and migration of North Sea mackerel. *Continental Shelf Research* 31(1): 64-72.

- Jansen, T. & Gislason, H. 2013. Population Structure of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*). PLoS One 8: 1-10.
- Jansen, T., Campbell, A., Kelly, C.J., Hátún, H., & Payne, M. 2012a. Temperature, migration and fisheries of north east Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in autumn and winter. PLoS One. 7(12): e51541.
- Jansen, T., Kristensen, K., Payne, M., Edwards, M., Schrum, C. & Pitois, S. 2012b. Long-term retrospective analysis of mackerel spawning in the North Sea: A new time series and modeling approach to CPR data. PLoS One 7(6): e38758.
- Jansen, T., Campbell, A., Brunel, T. & Clausen, L.A.W. 2013. Spatial segregation within the spawning migration of North Eastern Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*) as indicated by juvenile growth patterns. PLoS One 8(2): 1-5.
- Jansen, T., Post, S., Kristiansen, T., Oskarsson, G.J., Boje, J., MacKenzie, B.R., Broberg, M., Siegstad, H. 2016. Ocean warming expands habitat of a rich natural resource and benefits a national economy. Ecological Applications 26: 2021-2032.
- Jansen, T., Post, S., Olafsdottir A., Reynisson, P., Oskarsson, G.J. & Erendt, K.E. 2019. Diel vertical feeding behaviour of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the Irminger current. Fisheries Research 214: 25-34.
- 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.
- Krøyer, H. 1838-1840. Danmarks Fiske. Første Bind. S. Triers Officin, København.
- Kullander, S.O. & Delling, B. 2012. Ryggsträngsdjur: Strålfeniga fiskar, Chordata: Actinopterygii. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Langøy, H., Nøttestad, L., Skaret, G., Broms, C., Fernö, A., Langoy, H., Nottestad, L., Skaret, G., Broms, C. & Ferno, A. 2012. Overlap in distribution and diets of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*) and blue whiting (*Micromesistius poutassou*) in the Norwegian Sea during late summer. Marine Biology Research 8: 442-460.
- Lockwood, S.J. 1988. The mackerel – its biology, assessment and the management of a fishery. Fishing News Books Ltd.
- Lockwood, S.J., Nichols, J.H. & Dawson, W.A. 1981. The estimation of a mackerel (*Scomber scombrus* L.) spawning stock size by plankton survey. Journal of Plankton Research 3: 217-233.
- Mecklenburg, C.W., Lynghammar, A., Johannesen, E., Byrkjedal, I., Christiansen, J.S., Dolgov, A.V., Karamushko, O.V., Mecklenburg, T.A., Møller, P.R., Steinke, D. & Wienerroither, R.M. 2018. Marine Fishes of the Arctic Region. Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri, Iceland.
- Mehl, S. & Westgård, T. 1983. The diet and consumption of mackerel in the North Sea (a preliminary report). ICES CM 1983/H:34.

- Mendiola, D., Alvarez, P., Cotano, U., Etxebeste, E. & De Murguia, A.M. 2006. Effects of temperature on development and mortality of Atlantic mackerel fish eggs. *Fisheries Research* 80(2-3): 158-168.
- Mendiola, D., Alvarez, P., Cotano, U. & De Murguia, A.M. 2007. Early development and growth of the laboratory reared north-east Atlantic mackerel *Scomber scombrus* L. *Journal of Fish Biology* 70(3): 911-933.
- Miller, P.J. & Loates, M.J. 1997. *Fish of Britain & Europe*. Collins Pocket Guide. HarperCollinsPublishers.
- Munk, P. & Nielsen, J.G. 2005. *Eggs and larvae of North Sea fishes*. Biofolia.
- Muus, B.J. & Nielsen, J.G. 1998. *Havfisk og fiskeri*. Gads Forlag.
- Müller, O.F. 1776. *Zoologiae Danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina et synonyma imprimis popularum*. Hafniæ.
- Navarro, M.R., Villamor, B., Myklevoll, S., Gil, J., Abaunza, P. & Canoura, J. 2012. Maximum size of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) and Atlantic chub mackerel (*Scomber colias*) in the Northeast Atlantic. *Cybiurn* 36(2): 406-408.
- Olafsdottir, A.H., Slotte, A., Jacobsen, J.A., Oskarsson, G.J., Utne, K.R. & Nøttestad, L. 2015. Changes in weight-at-length and size-at-age of mature Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) from 1984 to 2013: effects of mackerel stock size and herring (*Clupea harengus*) stock size. *ICES Journal of Marine Science* 73(4): 1255-1265.
- Olafsdottir, A.H., Utne, K.R., Jacobsen, J.A., Jansen, T., Óskarsson, G.J., Nøttestad, L., Elvarsson, B., Broms, C. & Slotte, A. 2019. Geographical expansion of Northeast Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the Nordic Seas from 2007-2014 was primarily driven by stock size and constrained by temperature. *Deep-Sea Research Part II* 159: 152-168.
- Olla, B.L., Studhome, A.L., Bejda, A.J., Samet, C. & Martin, A.D. 1975. The effect of temperature on the behaviour of marine fishes: A comparison among Atlantic mackerel *Scomber scombrus* bluefish *Pomatomus saltatrix* and tautog *Tautoga onitis*. P. 299-308 in: Combined Effects of Radioactive Chemical and Thermal Releases to the Environment, International Atomic Energy Agency, Vienna.
- Otterstrøm, C.V. 1912. *Danmarks Fauna 11. Fisk 1. Pigfinnefisk*. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Pepin, P., Pearre, S. & Koslow, J.A., 1987. Predation on larval fish by Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, with a comparison of predation by zooplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 44: 2012-2017.
- Pepin, P., Koslow, J.A. & Pearre, S. 1988. Laboratory study of foraging by Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, on natural zooplankton assemblages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 45: 879-887.
- Pethon, P. 1985. *Aschehougs store Fiskebok. Alle norske fisker i farger*. Aschehoug.

- Pfaff, J.R. & Bruun, A. 1950. Aborreordenen (Percomorphi). S. 84-101 i: Brædstrup, F.W., Thorson, G. & Wesenberg-Lund, E. (red.). Vort Lands Dyreliv. Andet bind. Fisk, Hvirvelløse dyr, Ur dyr. Gyldendalske Boghandel – Nordisk Forlag.
- Portilla, E., Beare, D., McKenzie, E. & Reid, D.G. 2003. Diel patterns in spawning by mackerel and horse mackerel along the continental shelf west of the British Isles estimated using direct observations of multiple-stage egg data. ICES C.M. 2003/G:07:WD.
- Ringuette, M., Castonguay, M., Runge, J.A., & Gregoire, F. 2002. Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) recruitment fluctuations in relation to copepod production and juvenile growth. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 59(4): 646-656.
- Robert, D., Castonguay, M. & Fortier, L. 2008. Effects of intra- and inter-annual variability in prey field on the feeding selectivity of larval Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*). Journal of Plankton Research 30(6): 673-688.
- Robert, D., Castonguay, M. & Fortier, L. 2009. Effects of preferred prey density and temperature on feeding success and recent growth in larval mackerel of the southern Gulf of St. Lawrence. Marine Ecology Progress Series 377: 227-237.
- Rodríguez-Ezpeleta, N., Bradbury, I.R. Mendibil, I., Álvarez, P., Cotano, U. & Irigoien, X. 2016. Population structure of Atlantic mackerel inferred from RAD-seq-derived SNP markers: effects of sequence clustering parameters and hierarchical SNP selection. Molecular Ecology Resources 16: 991-1001.
- Röpke, A. 1989. Day/night differences in determination of growth rate of mackerel *Scomber scombrus* larvae during a patch-study in the Celtic Sea. Marine Biology 102(4): 439-443.
- Skagen, D.W. 1989. Growth patterns in the North Sea and Western mackerel in Norwegian catches 1960-1985. ICES Document CM 1989/H:21.
- Trenkel, V.M., Huse, G., MacKenzie, B., Alvarez, P., Arizzabalaga, H., Castonguay, M., Goñi, N., Grégoire, F., Hátún, H., Jansen, T., Jacobsen, J.A., Lehodey, P., Lutcavage, M., Mariani, P., Melvin, G., Nielson, J.D., Nøttestad, L., Óskarsson, G.J., Payne, M., Richardson, D., Senina, I. & Speirs, D.G. 2014. Comparative ecology of widely-distributed pelagic fish species in the North Atlantic: implications for modelling climate and fisheries impacts. Progress in Oceanography 129: 219-243.
- Walsh, M. & Johnstone, A.D.F. 1992. Spawning behaviour and diel periodicity of egg production in captive Atlantic mackerel, *Scomber scombrus* L. Journal of Fish Biology 40(6): 939-950.
- Walsh, M., Reid, D.G., & Turrell, W.R. 1995. Understanding mackerel migration off Scotland – tracking with echosounders and commercial data, and including environmental correlates and behavior. ICES Journal of Marine Science 52: 925-939.
- Ware, D.M. 1977. Spawning Time and Egg Size of Atlantic Mackerel, *Scomber scombrus*, in Relation to Plankton. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 2308-2315.
- Ware, D.M. & Lambert, T.C. 1985. Early life history of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the southern Gulf of St. Lawrence. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 42(3): 577-592.



Winther, G. 1875. Bidrag til Kundskab om Fiskeriet i Store Belt. Nordisk Tidsskrift for Fiskeri: 193-252 + 283-312.

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