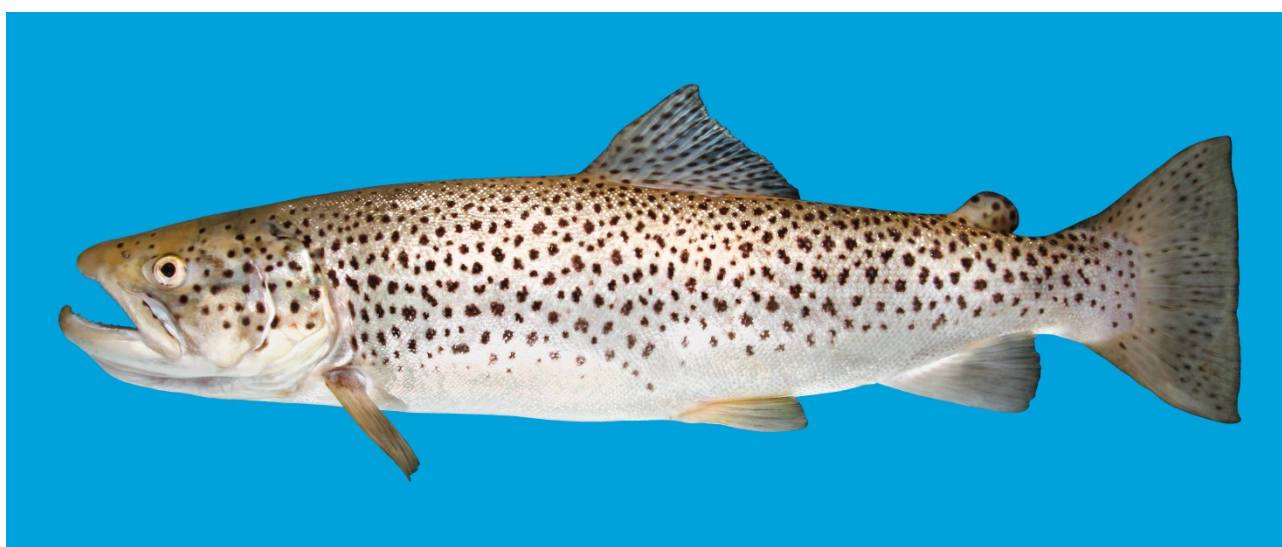


Atlas over danske saltvandsfisk

Ørred

Salmo trutta Linnaeus, 1758

Af Gorm Heilskov Rasmussen & Henrik Carl



Havørred-han på 54 cm fra Bramsnæs Vig, 30. oktober 2013. © Henrik Carl.

Projektet er finansieret af Aage V. Jensen Naturfond



AAGE V. JENSENS FONDE

Alle rettigheder forbeholdes. Det er tilladt at gengive korte stykker af teksten med tydelig kildehenvisning. Teksten bedes citeret således: Rasmussen, G.R. & Carl, H. 2019. Ørred. 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

Ørreden hører til underfamilien Salmoninae, som omfatter syv slægter. Af dem findes *Salmo* naturligt i Danmark, mens *Salvelinus* og *Oncorhynchus* er repræsenteret af en række indførte arter. Antallet af arter i slægten *Salmo* (og i flere andre af underfamiliens slægter) er et omdiskuteret emne. Ørreden kan tilpasse sig til meget forskellige miljøer, hvilket har medført, at den som art betraget har ført en omtumlet tilværelse. Den svenske zoolog Carl von Linné beskrev formerne bækørred, flodørred og havørred (han kendte muligvis ikke søørreden) som tre forskellige arter. Klemetsen et al. (2003) skriver, at ca. 50 forskellige bestande gennem tiden har været beskrevet som arter. Selv om morfologisk og økologisk meget forskellige ørredbestande (hvoraf nogle lever sammen) godt kunne kaldes arter eller underarter (Ferguson 2006; Sanz 2018), har genetiske undersøgelser som regel ført til den konklusion, at alle de mange beskrevne arter/former grundlæggende hører til én enkelt særdeles polymorf – det vil sige genetisk og morfologisk variabel – art, *Salmo trutta*. Kottelat & Freyhof (2007) opererer dog med 27 *Salmo*-arter (plus en række ubeskrevne arter) alene i Europa, og hvorvidt der er tale om en variabel art eller en række nærtstående arter, er endnu uafklaret. Ørredens nærmeste slægtning herhjemme er laksen (*Salmo salar*), og de to arter er samtidig de eneste *Salmo*-arter i vore farvande.

Ørreder kan danne hybrider med en række andre laksefisk, bl.a. laks. Som regel sker krydset mellem hunlaks og hanørreder (Ferguson 2006). I dambrug har disse krydsninger været afprøvet, men overlevelsen var ringe (Larsen 1978). Det samme gælder for tilbagekryds med forældrearterne (Ferguson 2006). I naturen sker hybridisering naturligt, hvor de to arter gyder i nærheden af hinanden, men de fleste steder foretrækker ørreder at gyde i mindre vandløb, mens laksen gyder på bredere og dybere stræk. Mængden af hybrider er sædvanligvis 0,3-0,9 % af det samlede antal yngel (Dickins 1977), men i vandløb, hvor der er stor forskel i antallet af de to arter, kan andelen af hybrider være større – i nogle nordspanske vandløb 2-3 % (Leaniz & Verspoor 1988). Ørreden danner også hybrider med andre ørredarter. I Nordamerika, hvor ørreder er udsat på steder, hvor der naturligt lever kildeørreder, finder man jævnligt tigerørreder, som hybriderne kaldes. Tigerørreder opdrættes også i dambrug, og herhjemme udsættes de jævnligt i put-and-take-søerne. Som regel opdrættes en krydsning mellem en bækørred-hun og en kildeørred-han, men man har også krydset havørred-hunner og kildeørred-hanner, og det afkom har man kaldt leopardørreder. Tigerørreder/leopardørreder er sterile. En anden steril hybrid er sølvørreden (ikke at forveksle med *Salvelinus agassizii*, der også kaldes sølvørred), der er en krydsning mellem en bækørred-hun og en fjeldørred-han. Sølvørreder opdrættes nogle få steder i Danmark og sættes fra tid til anden ud i put-and-take-søerne.

Artens officielle danske navn er almindelig ørred (Carl et al. 2004), men i daglig tale bruges normalt kun navnet ørred. Arten danner forskellige økologiske former (ikke underarter), som kaldes for henholdsvis havørred (anadrom form, der vandrer ud i havet), søørred (der vandrer ud i søer) og bækørred (standform, der forbliver i vandløb). Hertil kommer en lang række populærnavne, der betegner forskellige livsstadier. Fx kaldes de små blanke ørreder, der trækker ind i vandløbene om vinteren, for ”grønlændere”.

Udseende og kendetegn

Kroppen er forholdsvis slank og lettere sammentrykt med en kort og høj halerod. Hovedet er relativt kort, og munden er forholdsvis stor. Overkæbebenet når bagved en lodret linje gennem pupillens bagkant. Der er tænder i kæberne samt på plovskærbenet (vomere) i ganen. Plovskærbenet er langt, og på den forreste, trekantede del findes som regel 3-4 tænder i en tværrække. Den lange, bageste del har en længdekøl og bærer 1-6 tænder. De fleste tænder tabes med alderen (Otterstrøm 1914). De øverste og nederste gællegitterstave på den forreste gællebue er som regel små og knudeformede. Kroppen er dækket af tynde, langstrakte og glatte skæl. Sidelinjen er fuldstændig med 120-130 skæl. Der er 13-19 skæl mellem fedtfinne og sidelinje. Svømmeblære er til stede.

Alle finnestråler er bløddstråler. Rygfinnen, der sidder omtrent midt mellem snudespids og halespids, har 11-16 finnestråler. Mellem rygfinnen og halefinnen findes en stråleløs fedtfinne. Gatfinnen, hvis bageste del sidder under fedtfinnen, består af 9-15 finnestråler. Brystfinnerne er forholdsvis små med 11-16 finnestråler. Bugfinnerne sidder under den bageste del af rygfinnen, og den består af 7-10 finnestråler. Som oftest er halefinnen svagt kløftet og halespidserne afrundede.

Farven varierer meget efter alder, årstid og opholdssted. Når yngel og ungfisk opholder sig i vandløb, har de en karakteristisk broget farvedragt med "fingermærker" på siderne og tydelige røde pletter langs sidelinjen. Voksne bækørreder bevarer delvist den brogede ungfiskedragt med de karakteristiske røde pletter hele livet igennem. Fedtfinnen er gul-rød hos bækørreden. De unge ørreder, der gør sig klar til at vandre, kaldes smolt. Smolt er mere eller mindre sølvblanke, og fingermærkerne er svagt aftegnede eller helt forsvundet. Havørreder og søørreder er blanke på siderne og med sorte pletter både over og under sidelinjen. Bugen er hvid, mens ryggen er mere eller mindre blålig eller grønlig. Fedtfinnen er knap så kraftigt farvet som hos bækørreden. I gydetiden udvikler hannen rødbrune (undertiden næsten sorte) sider med mange mørke pletter, der ofte er omgivet af en kirsebærrød ring og uden på den igen en bred, hvidgul ring. Finnerne bliver også mere plettede. Hannen udvikler samtidig en kroget underkæbe. Hunnen bliver også mørkere, men langt fra så udtalt som hos hannen.

Maksimalstørrelsen angives normalt til omkring 140 cm og 50 kg (Muus & Dahlstrøm 1967), men denne størrelse synes ikke videnskabeligt underbygget. Ørreder bliver kun sjældent mere end ca. 100 cm, og størrelsen er meget afhængig af, hvilken økologisk form der er tale om. Bækørreder er således normalt kun 30-40 cm og kun sjældent over 60-70 cm (3-4 kg), mens havørreder herhjemme under normale forhold højst bliver ca. 100 cm og 10-12 kg. Søørreder bliver herhjemme sjældent helt så store som havørreder. Den største ørred, der er omtalt fra Danmark, er en havørred på 17,5 kg og 142 cm, der blev fanget af en lystfisker i Simsted Å i 1932 (Fisker 1964). Der er senere rejst tvivl om artsbestemmelsen, da nogle fagfolk mente, at havørreder ikke kunne blive over 15 kg. I 1991 blev en havørred på 16,1 kg (nogle kilder siger 16,3 kg) og 104,5 cm fundet død i Karup Å, og det viste, at danske havørreder godt kan overskride 15 kg. I Dansk Fiskeritidende nr. 34, 1991 står, at en sydvestjysk garnfisker sidst i 1980'erne fangede en havørred på 15 kg renset. En havørred på 15,4 kg og 95 cm blev fanget i Ribe Å i 1991. I Fisk & Fri nr. 10, 1995 omtales fangsten af en havørred på 15,8 kg (renset) og 119 cm i garn ved Arnager, Bornholm. I Sportsfiskeren nr. 5, 2000 omtales en garnfanget havørred på 16,08 kg (renset) og 110 cm fra Julebæk i det nordlige Øresund. Herudover kan nævnes, at en havørred på 16,9 kg og 98 cm døde i akvariet på Kattegatcentret i 2017 (Laursen 2017). Den officielle danske lystfiskerrekord i ferskvand er en havørred på 110 cm og 14,4 kg, der blev fanget i Karup Å i 1939, mens rekorden fra saltvand er en havørred på 15,155 kg og 111 cm fanget 13. juni 1992 i Øresund. Fra udlandet kendes utallige større ørreder – både bækørreder, havørreder og søørreder. Machacek (2019) nævner en havørred på 22,23 kg fra Argentina, en bækørred på 25,5 kg og 124 cm fra Kroatien i 1968 og en søørred på 31 kg og ca. 130 cm fra Østrig i 1926 samt flere endnu større ørreder, der dog betragtes som usikre.

Forvekslingsmuligheder

Ørreden kan let forveksles med flere andre af vore laksefisk, og den bliver især forvekslet med laksen (Wilkins et al. 1994). Mange karakterer er overlappende, så i praksis bør artsbestemmelse bygge på en kombination af karakterer. Den sikreste måde at skelne de to arter er på gællegitterstavene på første gællebue. Hos ørreden er de stavformede i midterpartiet, men danner normalt knuder på resten af gællebuen, hvorimod de alle er stavformede hos laksen. Ørreden er generelt mere plump og sammentrykt end laksen, og haleroden er højere og kraftigere. Overkæbebenet når tilbage til en lodret linje fra pupillens bagkant hos ørreden, mens det ikke når så langt tilbage hos laksen. Plovskærbenet (i ganen) har tænder i hele dets længde hos de yngre ørreder. Tænderne mistes gradvist med alderen, men en del af de større ørreder har tænder i hele plovskærbenets længde. Hos laksen forholder det sig på samme måde, men tænderne mistes i noget

større grad, så store laks ofte kun har tænder helt fortil på plovskærbenet. Hos unge ørreder er brystfinner kortere end hos unge laks, og stryges brystfinnerne ned langs siden, vil deres spids som regel ikke nå eller passere en lodret linje fra rygfinnens forkant, hvor smålaksenes brystfinner normalt når forbi denne. Ørredens halefinne er svagt indskåret i modsætning til laksens, der er lidt tydeligere kløftet. Fedtfinnen hos ørreden er svagt gul-rød, mens den er grålig hos laksen. Endvidere har ørreder som regel flere sorte pletter under sidelinjen og på gællelåget end laksen. Med moderne DNA-metoder er der naturligvis ingen problemer med at adskille de to arter samt deres hybrider (Hansen 2003; Ferguson 2006), og det er endda muligt at bestemme, fra hvilket vandsystem en given ørred kommer (Hansen 2002; Meier et al. 2011).

Fra regnbueørreden kendes ørreden lettest på, at de sorte pletter ikke er nær så talrige og ikke i samme grad går ud på ryg- og halefinne. Desuden mangler ørreden regnbueørredens rødviolette bånd langs siden og den røde plet på gællelåget. Hos regnbueørreder i havet kan båndet og pletten dog mangle. Fra regnbueørreden kendes bækørreden herudover på, at den har røde pletter. Regnbueørredyngel kendes fra ørredynglen på de kortere brystfinner og den mere buttede kropsform. Ørreden kendes fra pukkellaksen på, at dens skæl er større og færre (120-130 vs. 143-240 langs sidelinjen). Et andet godt kendetegn er, at pukkellaks har aflange sorte pletter på halefinnen, og mundhulen lys er hos ørreden, mens dele af mundhulen er sort hos pukkellaksen. Endvidere har ørreden 55-61 ryghvirvler, mens pukkellaksen har 63-72. Fra søvlaksen, der ligesom pukkellaksen har en delvis sort mundhule, kendes ørreden bl.a. på, at den har pletter på gællelåget, mens søvlaks mangler pletter eller kun har nogle få meget små pletter på den øverste del. Desuden mangler søvlaks pletter under sidelinjen. Endvidere er gællegitterstavene alle stavformede og spidse hos søvlaks, mens de yderste i hver ende som nævnt er knudeformede hos ørreden. Endelig har søvlaks flere ryghvirvler (61-72) end ørreder.

Udbredelse

Generel udbredelse

Hvis man følger et bredt artsbegreb, er ørreden oprindeligt udbredt fra Nordafrika (Atlasbjergene) i syd op gennem Vesteuropa til Nordnorge. Mod øst ligger udbredelsesgrænsen i det østlige Tyrkiet og i ferskvandsystemer med udløb i Sortehavet og Det Kaspiske Hav frem til Uralbjergene (Crisp 2000; Sanz 2018). Endvidere har der oprindeligt været en bestand i Aralsøen øst for Det Kaspiske Hav, men den er sandsynligvis forsvundet (Williams & Aladin 1991). Den havgående form (havørreden) findes i Sortehavet og Det Kaspiske Hav (men ikke i Middelhavet) samt i de nordlige dele af udbredelsesområdet.

Ørreden er med succes blevet udsat og har dannet bestande i en lang række områder. Allerede i 1852 blev der udsat ørreder i det østlige Rusland, i 1864 i Tasmanien og i perioden 1867-85 på New Zealand. I 1883-87 blev ørreden udsat i USA og Canada. Der findes nu også ørreder i Sri Lanka, Australien, Kashmir-området, New Guinea, Sydafrika, Zimbabwe, Uganda, Kenya og på Madagaskar. I Sydamerika forekommer ørreden i Argentina, Chile, Peru, Bolivia og Venezuela samt på Falklandsøerne og på Kerguelen Island i det sydlige Indiske Ocean (Elliott 1994; Crisp 2000). Ørreden har således i løbet af ca. 100 år ændret sig fra at være en europæisk fisk til at være nærmest global.

Udbredelse i Danmark

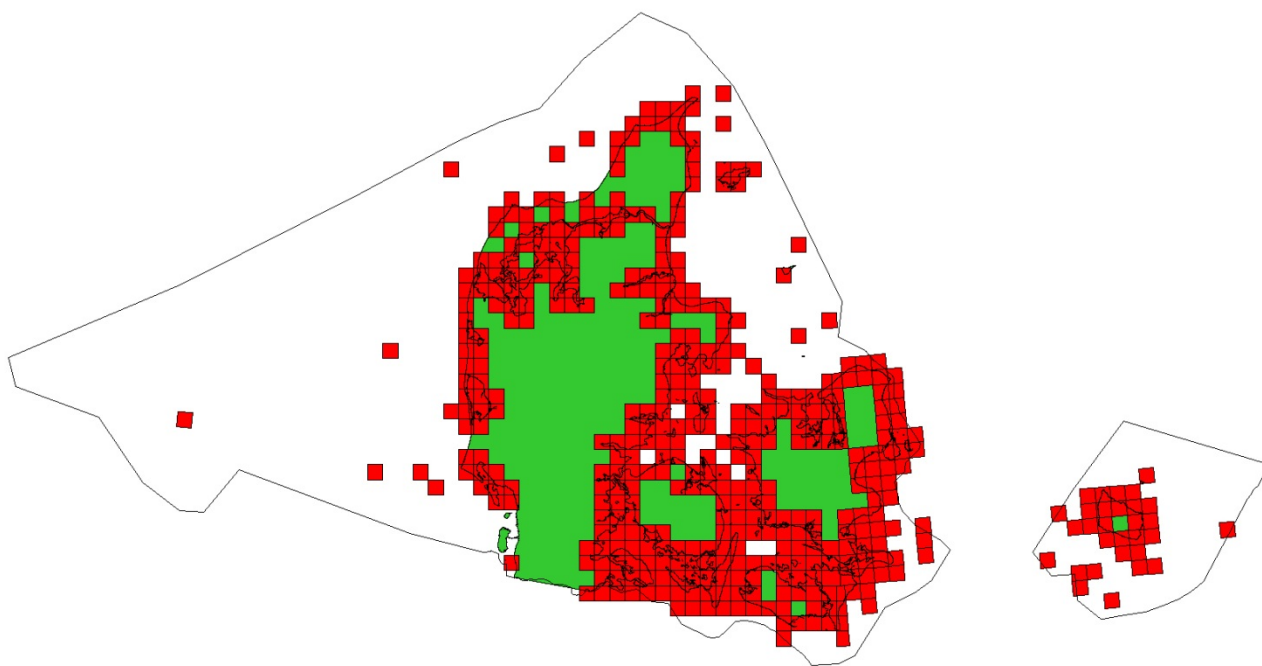
Den følgende gennemgang omhandler primært udbredelsen i saltvand, idet udbredelsen i ferskvand er gennemgået i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. Udbredelsen de to steder hænger dog uløseligt sammen, da de havørreder, der træffes i åerne, naturligvis har opholdt sig i de tilstødende havområder.

Krøyer (1843-1845) skriver, at havørreden (som han kalder hvidørreden) vistnok træffes på alle vores kyster, men især i de jyske fjorde. Winther (1879) skriver, at havørreden er almindelig

udbredt gennem alle vore farvande til dybt ind i Østersøen. Otterstrøm (1914) skriver, at havørreden træffes i alle vore farvande, og at den søger op i de fleste jyske vandløb, i en del af de fynske og sjællandske åer og i alle de bornholmske vandløb. Atlasdatabasen rummer dog kun nogle få hundrede registreringer fra 1800-tallet og første halvdel af 1900-tallet, og en ret stor andel drejer sig om udsætninger af ørreder. I lystfiskerlitteratur fra midten af 1900-tallet får man også tydeligt et indtryk af, at der skal fiskes længe for hver ørredfangst på kysten.

Først fra 1970'erne, hvor ørredudsætningerne for alvor blev intensiverede og sat i system, findes der mange registreringer. Mere end 97 % af alle ørredregistreringerne fra saltvand i Atlasdatabasen er således fra 1970 og frem. Udviklingen i lystfiskernes grej med tynde nylonliner har formentlig også hjulpet på fangstraterne. Forekomsten af ørreder langs kysterne kulminerede mange steder i 1990'erne, hvor massive udsætninger direkte på kysterne bevirkede, at havørreder blev mere almindelige end nogensinde før. De fleste steder er kystudsætninger ophørt omkring år 2000 for at undgå genetisk forurening af bestandene, og især de sjællandske lystfiskere har i de seneste år bemærket en voldsom nedgang i fangsterne – både hvad angår antal og gennemsnitsstørrelse af ørrederne.

Samlet set kan man på baggrund af Fiskeatlassets kortlægning konkludere, at ørreder kan træffes ved kysterne i alle dele af landet. Der er afgjort flest registreringer fra kyster i de indre farvande, men det hænger sandsynligvis delvist sammen med, at det er her, der bor flest lystfiskere/fritidsfiskere, og at forholdene oftere er bedre egnede til kystfiskeri end ved Vestkysten.



Figur 1. Udbredelse af ørred i havet omkring Danmark.

Kortlægning

Oplysningerne i Atlasdatabasen om ørredens udbredelse i havet omkring Danmark stammer overvejende fra lystfiskernes fangstrapporter i fiskeblade som Sportsfiskeren, Fisk & Fri og Fiskeavisen samt fra rapporter på internettet. Herudover rummer databasen flere tusinde registreringer fra fritidsfiskeri med primært garn – hovedsagelig fra DTU Aquas såkaldte Nøglefiskerprojekt, hvor udvalgte fritidsfiskere registrerer deres fangster. Der er færre registreringer fra erhvervsfiskeri med garn og bundgarn. Også snorkling (bl.a. Fiskeatlassets eget feltarbejde) har bidraget med mange observationer. Da ørreden overvejende findes kystnært, optræder den sjældent i de etablerede fiskeundersøgelser, der for størstedelen foregår længere til havs.

Biologi

Levesteder og levevis

Ørreder er overvejende vandløbsfisk, men de er tilpasningsdygtige og findes derfor i meget forskellige vande: næringsfattige såvel som næringsrige søer og vandløb, både sure og neutrale vandløb og søer, og i både lavlands og bjergvandløb, små bække og store flodsystemer samt i en lang række søer og ikke mindst i havet. I havet er ørrederne primært udbredt i de kystnære områder, og det er sjældent, at man finder ørreder på mere end 15-20 meters dybde. Om sommeren forlader ørrederne de lavvandede, varme fjordområder og søger ud på dybere vand, men mange steder kommer de dog tættere på land om natten. Om foråret og efteråret er de ofte at finde tæt på land (særligt om natten), og om vinteren findes de ofte i lavvandede områder tæt på kysten, der opvarmes af solen.

Ørreden kan leve i de fleste danske vandløb, så længe der er mindst 50 % iltmætning. Den kan tolerere lavere iltmætning, men kun i en kortvarig periode. Det er en koldtandsfisk, og den nedre temperaturgrænse ligger nær 0 °C. Begyndende dødelighed ses ved temperaturer over ca. 25 °C, og den dødelige temperatur er ca. 30 °C. Ørredens foretrukne vandtemperatur er 10-15 °C, og når den udelukkende lever af hvirvelløse dyr, er dens nedre og øvre temperaturgrænse for vækst på henholdsvis 3-4 °C og 18-19,5 °C med optimum på 13-14 °C (Crisp 2000; Armstrong et al. 2003, Elliott & Elliott 2010).

Som oftest vokser ungfiskene op i de øvre dele af vandsystemerne. De foretrækker standpladser i nærheden af brinker, sten og grøde, hvor den langsommere vandstrøm gør det lettere at holde standpladsen uden et u hensigtsmæssigt stort energiforbrug. En grov tommelfingerregel siger, at ørreder står på vanddybder, der er dobbelt så store som deres egen længde. Om vinteren, når fødeindtagelsen reduceres eller helt ophører, vælges de dybere områder af vandløbsbunden, hvor der skal bruges mindre energi på at holde sig på plads i vandstrømmen (Armstrong et al. 2003). I vandløbene er ørreden stærkt territoriehævdende, helt fra den som yngel forlader gydebanken (Elliott 2004). De største ørreder fordriver de mindre ørreder nedstrøms, hvor de enten kan finde ledige standpladser eller går til grunde. Territoriets størrelse afhænger af bl.a. fødemængde, ørredens størrelse, den fysiske udformning af vandløbsbunden og visuel kontakt til andre ørreder (evt. til andre fisk). Hvis der er mange skjul, kan der være flere ørreder, end hvis vandløbsbunden er ensformig.

Når ungfiskene om foråret har opnået en størrelse på 10-25 cm, forandres en del af dem fysiologisk til såkaldte smolt, der søger nedstrøms mod havet (eller mod søer). Smolt er det stadium, hvor ørreder (og laks) bliver sølvblanke. Det sker ved, at der indlejres guanin- og hypoxanthinkrystaller i huden. Samtidig forsvinder de mørke "fingermærker", og halefinne og brystfinner bliver mørke. Ørredbestande, der lever opstrøms ikke-passable vandfald, producerer ikke smolt, fordi der ikke er tilbagevendende havørreder, der kan bidrage til gydningen. I vandløb med dårlig fødeproduktion udvandrer en større del af fiskene imidlertid som smolt. I de sydligste ørredbestande vandrer smoltene ud i havet som etårige, men i de nordligste dele af udbredelsesområdet, hvor væksten er langsommere, kan det vare helt op til 8 år (Klemetsen et al 2003). I Danmark vandrer de fleste smolt ud i havet, når de er 2-3 år, og få, når de er 1 eller 4 år gamle (Rasmussen 1986b; Rasmussen & Pedersen 2018). Smoltene i Danmark vandrer i perioden fra marts til begyndelsen af juni med maksimal udvandring i april måned. De ældste smolt vandrer først (Rasmussen 1986b; Elliott 1994). Nedvandringen finder normalt sted om natten, typisk fra solnedgang til lidt over midnat. I Østersøens brakvand (7-8 ‰ ved Bornholm og 2-3 ‰ i Den Botniske Bugt) foregår der også en udvandring af yngel og ikke-smoltificerede ungfisk. Udvandringen er en strategi, der forøger overlevelsen i de relativt korte vandløb med lille vandføring, hvor der ofte er risiko for udtørring. Mærkning og genetiske undersøgelser tyder på, at disse småørreder ikke nødvendigvis udviser "homing" – dvs. svømmer tilbage til deres oprindelige gydevandløb (Larsen 1970; Østergaard et al. 2003).

Havørrederne bliver oftest i havet i 0,5-3,5 år, inden de vender tilbage for at gyde i det vandsystem, som de stammer fra. Vandringer i saltvand og mellem fersk- og saltvand er dog meget individuelle fra bestand til bestand og afhænger af geografisk placering, vandføring samt havets saltholdighed og temperatur (Thomsen et al. 2007). Nogle steder trækker juvenile havørreder ind i ferskvand for at overvintre, og det sker typisk på steder med relativ høj saltholdighed, hvor havet samtidig bliver stærkt afkølet om vinteren. Herhjemme er det et velkendt fænomen i fx den mellemste og nordlige del af Kattegat samt i Nordsøen (Thomsen et al. 2007). Disse havørreder, der forbliver blanke ved ophold i ferskvand, kaldes her i landet for ”grønlandere” – et navn, der skyldes ligheden med de havgående fjeldørreder, man kender fra Grønland (Larsen 1978). Sidst på vinteren og om foråret trækker ”grønlanderne” ud i havet igen. I andre bestande trækker ørreder omvendt fra ferskvand til havet for at overvintre. Det sker fx i mindre norske vandløb, hvor lav vintervandføring og meget streng frost gør det nødvendigt at vandre til havet for at overleve (Jonsson & Jonsson 2006b).

I begyndelsen bliver smoltene i nærheden af vandløbet, og senere foretager de normalt kun vandringer på op til 100-150 km fra gydevandløbet. Der er dog fundet ørreder, der er vandret mange hundrede km – fx fra Danmark til Norge mellem Bergen og Trondheim samt fra Lindenberg Å til Ålandsøerne (Kristiansen & Rasmussen 1993). Pedersen et al. (2006) mærkede både vilde og opdrættede ørredsmolt fra Karup Å. Mange blev genfanget i Limfjorden, men en større andel vandrede ud i Kattegat og rundt om de danske øer, mens enkelte vandrede ned i Østersøen, hvor de blev fanget ved Lübeck, Femern, Rügen og Gotland.

Mange steder vandrer smoltene ud i større, rene søer, hvor de vokser op som såkaldte søørreder. I Danmark er der overvejende søørreder i de jyske søer. Ofte er det dog svært at se forskel på søørreder og havørreder, der blot passerer gennem søer på vej til gydepladserne. De ørreder, som gennemfører hele deres livscyklus i vandløbene, kaldes bækørreder. De findes både opstrøms svært passable vandfald i bjergområder og opstrøms menneskeskabte spærringer, men de findes også i vandløb, hvor de lever sammen med vandrende ørredbestande. I nogle bestande er bæk- og havørreder (eller søørreder) gydningsmæssigt adskilte, men man formoder, at det ikke altid er tilfældet (Elliott 1994; Klemetsen et al. 2003).

Fødevalg

Ørreden er opportunistisk i sit fødevalg, og føden afspejler i høj grad de lokale forhold (Nall 1930; Frost & Brown 1967; Crisp 2000; Klemetsen et al. 2003). Når ørredynglen har opbrugt blommesækken og forladt gydebanken, lever den i begyndelsen af små krebsdyr og dansemyggelarver, og efterhånden øges både størrelsen og antallet af forskellige fødeemner. Ørredens føde i danske vandløb er beskrevet allerede i tidlig fiskelitteratur. Feddersen (1894) nævner, at bækørreden æder alle slags insekter, orme, fisk, frøer og meget andet, og at den endda tager ællinger. Brehm (1907) omtaler ørreden som en livlig fisk, der aktivt jager sit bytte (fx småfisk, vanddyr og insekter) og kun holder sig skjult, når den er mæt. Otterstrøm (1914) nævner, at de helt unge ørreder lever af små krebsdyr, insekter og deres larver, mens de større foretrækker snegle, tanglopper og småfisk. I Danmark er der senere lavet fødeundersøgelser i forskellige større og mindre vandløb i Gudenå-systemet og i Vejle Å (Rasmussen 1974; Rasmussen 1986a; Lousdal et al. 2002). Disse har vist, at ørreder i vandløb æder en lang række insektlarver og voksne insekter (døgnfluer, slørvinger, vårfluer), krebsdyr (vandbænkebidere og ferskvandstangloppe), vandløbssnegle, igler samt landinsekter og edderkopper, der falder ned på vandets overflade. Ørrederne æder også mindre fisk – fx regnbueørreder, ørreder og hundestejler. I yngletiden har man ofte også fundet ørredæg i maverne.

Søørredens føde er mindre grundigt undersøgt herhjemme, men lystfiskere beretter jævnligt, at søørreder tager store agnfisk tiltænkt gedder, så fisk udgør formentlig en væsentlig del af føden. Der

findes enkelte observationer fra Hald Sø, hvor ørrederne havde ædt forskellige hvirvelløse dyr og enkelte fisk. I mange udenlandske søer findes to grupper af ørreder i samme sø, hvoraf den ene lever af dyreplankton og andre hvirvelløse dyr hele livet, mens den anden gruppe går over til at leve af fisk ved en størrelse på 25-30 cm. Om det også er tilfældet i Danmark, vides ikke.

I havet æder havørreden lige efter udtrækket fra ferskvand overvejende insekter, der er blæst ud fra land, men hurtigt går den over til forskellige andre hvirvelløse dyr som børsteorme og tangløpper samt en lang række fisk som sild, brisling, torsk, tobiser og kutlinger. Sammensætningen og størrelsen af fødeemnerne afhænger af ørredens alder og størrelse, årstiden og tilgængeligheden af forskellige byttedyr (Nall 1930; Elliott et al. 1992; Knutsen et al. 2001; Klemetsen et al. 2003; Pedersen et al. 1995). I Limfjorden åd ørreder i perioden 1958-63 i det første leveår: fisk (74 %), krebsdyr (13 %) og børsteorme (11 %). I andet leveår var vægtfordelingen ændret til: fisk (86 %), børsteorm (8 %) og krebsdyr (6 %). I alle årene var sild, brisling, trepigget hundestejle, kutlinger og ålekvabber de vigtigste fiskearter i føden. Ca. 30 år senere (1994-96) var ørredens føde i fjorden nu domineret af børsteorm (54 %), fisk (33 %) og krebsdyr (12 %). Igen var sild, brisling, kutlinger, hundestejler og ålekvabber de vigtigste fiskearter (Ebert 1996). Den store nedgang i andelen af fisk skyldes sandsynligvis en nedgang i silde- og brislingebestanden i den mellemliggende periode.

Hvordan fødesøgningen foregår, afhænger af levested og fødesammensætning. I vandløb kan ørreden enten udvise aktiv fødesøgning efter byttedyr på bunden eller stå med hovedet mod vandstrømmen og snappe de forbipasserende fødeemner. I søer og i havet udviser ørrederne aktiv fødesøgning. Under ferskvandsopholdet æder havørreden i modsætning til laksen en lille smule, men den indtagne føde har ingen større betydning for fiskene (Crisp 2000).

Reproduktion og livscyklus

Bækørredhanner bliver tidligst kønsmodne efter 1,5 år, mens hunnerne normalt tidligst er kønsmodne 2,5 år gamle. Havørredhanner bliver tidligst kønsmodne efter et halvt år i havet, mens hunnerne som regel først bliver kønsmodne efter 1,5 eller 2,5 år i havet. Der er således meget stor forskel på alderen ved kønsmodning, da alderen ved smoltificering som nævnt kan være ca. 1-8 år – 1-5 år i Danmark (Rasmussen & Pedersen 2018).

Ørreder gyder som hovedregel i vandløb, og talrige mærkningsforsøg har vist, at de kan finde tilbage til deres eget opvækstvandløb – et fænomen, der kaldes ”homing”. Man ved ikke præcis, hvordan de gør det, men der er sandsynligvis tale om pejling i forhold til Jordens magnetfelt kombineret med nærorientering ved hjælp af duftstoffer fra hjemmevandløbet (Jones 1968; Nordeng 1977, 1989).

I Danmark gyder ørreden normalt i perioden fra november til januar, men længere nordpå i udbredelsesområdet allerede i september og oktober og andre steder i verden på andre årstider. Bækørreden gyder som regel i vandløbets øvre stræk, mens havørreden oftest vælger strækninger med større vandhastighed og dybde, men i Danmark yngler havørreder normalt i alle tilgængelige og egnede vandsystemer, da vandløbene er relativt små og korte. Havørreder og bækørreder kan benytte de samme strækninger, men bækørredhunner gyder ofte lidt senere end havørredhunner. Normalt gyder store ørreder også lidt tidligere end mindre ørreder. Det betyder, at deres æg begynder udviklingen lidt tidligere end æg fra mindre fisk. En enkelt undersøgelse har vist, at der er ørredbestande i Østersøen, som gyder i brakvand (6-8 ‰) – formentlig i grus i brændingszonen (Limburg et al. 2001). Overlevelsen af æggene er dog ringe allerede ved en saltholdighed omkring 4 ‰ (Landergren & Vallin 1998), men ynglen har samme vækst og overlevelse andre steder (Landergren 2001). Det kan være en stor fordel for små havørredbestande at yngle i både fersk- og brakvand – særligt i områder, hvor bækkene undertiden tørrer mere eller mindre ud om sommeren.

På gydepladsen vælger ørredhunden afhængig af sin størrelse et grusområde, hvor vandstrømmen er fra mindst 15 til ca. 80 cm/sek. og dybden mellem 5 og 80 cm. Den hurtige vandstrøm sikrer, at de nedgravede æg holdes fri for sand og slam og forsynes med ilt. Vandstrømmen sikrer også, at affaldsstoffer fra æg og larvers stofskifte fjernes. Der skal derfor være en permanent vandstrøm gennem gydebanken på ikke under 100 cm/time og gerne op til 650 cm/time. Den optimale grusstørrelse på gydepladsen er afhængig af hunnens størrelse. For en ørred på 25 cm er en maksimal grusstørrelse på ca. 17 mm tilstrækkelig, mens en hun på 100 cm kan anvende grus og sten op til ca. 100 mm. Under gydningen laver hunnen en fordybning med halen. Fordybningen er ca. 15-40 cm afhængig af hunnens størrelse (Crisp 2000). Her gydes æggene, samtidig med at hannen befrugter dem. Hunnen svømmer lidt opstrøms, laver en ny gydegrube og sikrer med haleslag, at de forrige æg dækkes til med grus. Når hele gydningen er overstået, fremstår gydepladsen som en forhøjning i vandløbsbunden. Denne er normalt ca. 3,5 gange hunfiskens længde. En undersøgelse viser, at hunner foretrækker hanner, der er større end dem selv (Labonne et al. 2009), og ofte vil én stor han befrugte alle æggene. Små kønsmodne hanner, der endnu ikke har været i havet, kan dog snige sig ind mellem de store ørreder og deltage i befrugtningen af æggene, ligesom man kender det fra en del andre arter.

Antallet af æg og størrelsen af det enkelte æg afhænger af fiskens længde og alder, ligesom der er lokale forskelle (Jonsson & Jonsson 1999). Æggene måler 4-6 mm i diameter. Store hunner rummer flere æg end små, og deres æg er generelt også større. En norsk undersøgelse har vist, at havørredhunner rummer ca. 3.000 æg pr. kg kropsvægt, mens det ligger på 2.200-2.700 æg pr. kg kropsvægt hos bækørreder (Jonsson & Jonsson 2006). I engelske undersøgelser angives antallet til 1.455-1.960 æg pr. kg kropsvægt (Elliott et al. 1992). En dansk undersøgelse fra Karup Å i 1997-98 viste, at antallet for havørreder på henholdsvis 2, 4 og 7 kg var ca. 2.660, 2.460 og 2.370 æg pr. kg kropsvægt. Antallet af æg pr. kg kropsvægt faldt således med størrelsen af fisken, men det enkelte æg blev en smule større med stigende kropsvægt (pers. komm. Stig Pedersen, DTU Aqua).

Æggene klækkes efter ca. 300-460 graddage ved temperaturer på 2-5 °C (Elliott et al. 1992). I Danmark sker klækningen typisk sidst på vinteren. De nyklækkede larver ligger begravet i gydebanken, indtil blommesækken er opbrugt. Det tager yderligere ca. 210-320 graddage, før den spæde yngel, der måler ca. 21-27 mm (Jensen et al. 2008), kommer frem fra gydegruset – som regel fra slutningen af april til midt i maj. Den samlede udvikling fra befrugtning, til ynglen kommer ud fra gydebanken, varer ved temperaturer fra 2-5 °C fra ca. 160 til 260 dage.

Efter gydningen forlader havørrederne vandløbet som ”nedfaldsfisk” og søger til havet for at genvinde vægttabet, der kan være op til op til 40-46 % (Jonsson & Jonsson 1997; Rasmussen & Pedersen 2018). For bækørreder er vægttabet mindre. Normalt overlever mellem 30 og 60 % af en årgang gydningen, så de kan gyde de efterfølgende år, og i Storbritannien er der endda fundet ørreder, der har gydt op til 11 gange (Harris & Milner 2006). De fleste undersøgelser viser, at ørreder normalt højst bliver 10-15 år gamle, og kun meget få fisk når denne alder. Den ældste kendte ørred fra naturen var ca. 38 år gammel. Den 56 cm lange, meget magre fisk blev fanget i en norsk bjergsø (Svalastog 1999).

Vækst og økologi

Væksten hos ørreder i vandløb er meget variabel og afhænger af bl.a. vandtemperaturen, tætheden af ørreder i de forskellige aldersgrupper og mængden af føde (Rasmussen 2018). Det er derfor vanskeligt at opstille generelle tal for vækst. Typisk opnår ørreder det første år en længde på ca. 10 cm, året efter ca. 15 cm, og det tredje år ca. 20 cm. I Danmark måler smolt normalt 10-25 cm ved en alder på 1-4 år. I saltvand vokser ørrederne meget hurtigere end i ferskvand. I 1950'erne blev længden målt på 1.600 aldersbestemte havørreder fra 21 danske vandsystemer. Efter 1-5 år i havet målte hannerne i gennemsnit henholdsvis 30,7 cm, 42,4 cm, 51,3 cm, 62,5 cm og 73,1 cm. Efter 1-6 år i havet målte hunnerne henholdsvis 32,9 cm, 43,7 cm, 51,2 cm, 60,0 cm, 68,0 cm og 72,5 cm

(Christensen et al. 1993). Væksthastigheden har svinget gennem tiden. I Gudenåen var havørrederne fx 36 cm, 53 cm, 67 cm og 76 cm efter henholdsvis 1-4 år i havet i 1930'erne (Poulsen 1935). I 1984 var gennemsnitslængden efter 1-6 år i havet henholdsvis 33,3 cm, 43,9 cm, 52,4 cm, 65,1 cm, 69,6 cm og 68,9 cm (Nielsen 1985). Formentlig skyldes ændringen en stigning i fiskeriet. Ved et øget fiskepres vil de hurtigst voksende fisk blive opfisket mere effektivt end de langsomt voksende. Dermed vil en langsomt voksende fisk have større chance for at yngle, så man selekterer til fordel for langsom vækst i hele bestanden (Heino & Dieckmann 2009).

Ørreden er som nævnt en territorial rovfisk, og dens samspil med flere andre arter har været undersøgt. Ørreder og laks forekommer ofte sammen, og konkurrencen mellem arterne minimeres ved, at de fordeler sig forskelligt i vandløbene og derfor ofte tager forskellige fødeemner (Dineen et al. 2007; Nislow et al. 2011). Hvor ørrederne ofte står skjult langs brinkerne, er laksene mere tilbøjelige til at opholde sig i de mere hurtigstrømmende dele af vandløbene. Samspillet mellem kildeørred, regnbueørred og ørred er undersøgt i Nordamerika, hvor ørreden blev introduceret i begyndelsen af 1880'erne. Undersøgelserne viste, at ørreden er væsentlig mere aggressiv og territoriehævdende end kildeørreden, og i mange vandløb har ørreden enten fortrængt kildeørreden eller reduceret dens forekomst kraftigt (Fausch & White 1981; Krueger & May 1991). Regnbueørreden er mere aggressiv end kildeørreden, men også den har måttet se sig delvist fortrængt af ørreden (Waters 1999). I kraft af sin dominerende rolle som rovfisk i mange vandløb kan ørreden også have indflydelse på antallet af mindre fiskearter som fx elritsen. I Susåen, hvor elritsen trods en forbedret vandkvalitet formentlig er udryddet (et genudsætningsprogram er startet i 2019), mener man, at dens tilbagegang i de seneste årtier kan kobles sammen med massive udsætninger af ørreder (pers. komm. Palle Myssen). Uden for det naturlige udbredelsesområde kan ørreden skabe endnu større problemer. På New Zealand bekæmpes ørreden visse steder med giften rotenon for at redde nogle af de lokale fiskearter.

Forvaltning, trusler og status

Ørreden regnes ikke som truet i den internationale rødliste fra IUCN (Freyhof 2011), og det samme gælder for den danske rødliste (Carl et al. 2010). Gennem tiden har ørreden imidlertid været udsat for utallige trusler. Specielt vandreformerne er afhængige af fri passage i vandløbene, og allerede omkring 1100-tallet begyndte etableringen af de første kendte vandmøller (og tilhørende opstemninger). Opstemningerne betød en fragmentering af ørredbestandene, og en opstemning medfører desuden en længere opholdstid for vandet, hvilket typisk gør det et par grader varmere, hvilket kan have stor effekt på fiskefaunaen (Lessard & Hayes 2003). Senere er der også lavet talrige opstemninger ved bl.a. dambrug og kraftværker. Kunstige søer dannet som følge af opstemninger viste sig også at være et stort problem for smolten i forbindelse med vandringen. Undersøgelser har påvist dødeligheder på op til 90 %, hvilket er hovedårsagen til, at flere bestande er forsvundet eller stærkt truede (Jepsen et al. 1997; Thomassen 1998; Rasmussen & Koed 2005). Også dræning og medfølgende okkerforurening, forsuring af vandløb og forøget opløst aluminium (Geertz-Hansen et al. 1984; Geertz-Hansen & Rasmussen 1994), rørlægning af småbække, udretning og uddybning af vandløbene har gennem tiderne ført til stor nedgang i ørredbestandene. Fra omkring 1850 fik de ferske vande som følge af befolkningsvækst og byudvikling m.m. tilført enorme mængder urensset eller dårligt rensset spildevand suppleret med ensilagesaft og gylle/ajle fra landbruget. I Danmark faldt antallet af vandsystemer med vilde bestande af ørreder fra 876 til 176 omkring 1960 (Rasmussen 2006; Rasmussen & Pedersen 2018). Først med etablering af moderne rensningsanlæg efter 1970'erne er de danske vandløb ikke længere forurenet i en sådan grad, at ørreder (og andre fisk) ikke kan leve der. Fra slutningen af 1980'erne begyndte også reetablering af vandløbenes fysiske udformning, fjernelse af spærringer og anlæg af omløbsstryg, nedlæggelse af dambrug, en mere skånsom vedligeholdelse af vandløbene og etablering af gyde- og opvækstområder for laksefisk. Det har betydet, at der i rigtig mange vandsystemer er skabt vildtlevende bestande, og at tidligere uegnede vandløb nu kan bruges som udsætningsvandløb. I dag er der ca. 240 vandløb med gydning og ingen udsætninger og ca. 220 vandløb med gydning og

supplerende udsætninger (Rasmussen & Pedersen 2018). Det samlede antal smolt (vilde og udsatte) fra danske vandløb kan i dag sættes til ca. 2,5 mio. pr. år.

Den markante nedgang i ørredbestandene betød, at man ret tidligt begyndte at udsætte ørreder i vandløbene og i mindre grad i havet. I henhold til de nutidige udsætningsplaner udsættes både yngel, halvårsfisk, etårsfisk og smolt. Fra 2006 har man udelukkende udsat afkom af vildfisk, men der sættes fx stadig afkom af vilde jyske ørreder ud i sjællandske vandløb. Da det er praktisk umuligt at opfiske moderfisk og udsætte vilde ørreder fra hvert eneste selvstændige vandsystem, er det på grundlag af genetiske anbefalinger og undersøgelser ofte sådan, at opdrættede ørreder fra store vandsystemer også udsættes i de nærliggende, genetisk lignende vandsystemer. I år 2000 blev der udsat 1.306.000 stk. yngel, 739.000 stk. halvårsfisk, 427.000 stk. etårsørreder i danske vandløb og 38.000 store ørreder i søer og 1.029.000 stk. smolt nederst i åerne. I 2018 var tallene for yngel, halv-, etårsørreder og smolt henholdsvis 153.000, 171.000, 183.000 og 962.000. Faldet afspejler primært, at der er en forøget naturlig gydning i vandløbene som følge af en lang række habitatforbedringer.

I Danmark er ørreden omfattet af et mindstemål på 30 cm for bækørred og 40 cm for søørreder og havørreder. I vandløb er der desuden en fredningstid fra 15. november til 15. januar. I saltvand gælder fredning kun farvede fisk, mens blanke fisk med løse skæl må tages med hjem hele året. I Vadehavet er der desuden en totalfredning fra 15. september til udgangen af februar. Mange sportsfiskerforeninger har indført udvidede fredningstider i åerne – oftest frem til 1. marts eller 1. april. I Ringkøbing Fjord, Nissum Fjord og Stadil Fjord er havørreder totalfredede. Det er desuden kutyme blandt lystfiskere at genudsætte farvede fisk og slanke nedfaldsfisk uden for fredningstiden.

Menneskets udnyttelse

Havørreden har aldrig haft nævneværdig betydning for erhvervsfiskeriet herhjemme, men nogle garn- og bundgarnsfiskere, lander dog betydelige mængder. Fra 2001 til og med 2014 blev der af danske erhvervsfiskere gennemsnitlig indhandlet knap 26 ton årligt (Fiskeridirektoratet). Dette svarer til ca. 10.000 havørreder, hvis man antager, at fiskene er omkring 60 cm lange. Af de 26 ton fanges 25 ton i Østersøen i forbindelse med det danske laksefiskeri.

Beregninger viser, at danske lystfiskere og fritidsfiskere årligt fanger ca. 563 ton havørreder (Sparrevohn et al. 2011), som med en gennemsnitsvægt på 1,7 kg og ud fra de estimerede dødeligheder repræsenterer omkring 2.966.000 stk. smolt – altså ca. den samlede danske smoltproduktion (vilde og udsatte) (Rasmussen & Pedersen 2018). Beregningerne skal tages med stort forbehold, og man skal være opmærksom på, at ørreder fra en lang række lande fanges i danske farvande. Det viser dog, at fiskeritrykket er meget stort (Rasmussen & Pedersen 2018).

Ørreden blev fra 1800-tallet i mindre omfang opdrættet til konsum i damme, men efter indførelsen af regnbueørreden i slutningen af 1800-tallet blev ørreden hurtigt delvist erstattet af denne. Der foregår dog stadig en mindre produktion af større bækørreder til bl.a. udsætning i put-and-take-søerne.

Ørreden er en populær sportsfisk i alle dele af sit udbredelsesområde, og det er en af de vigtigste danske sportsfisk. Lystfiskeriet foregår efter bæk- og havørreder i åerne, søørreder i søerne og ikke mindst efter havørreder i havet. Ved en undersøgelse i 2010 blev det beregnet, at lystfiskerne i Danmark fangede 440 ton ørreder (75 ton i ferskvand og 365 ton i saltvand) (Sparrevohn et al. 2011). Ørredens popularitet hænger sammen med, at den er forholdsvis let at fange, fighter godt og ikke mindst er en fortræffelig spisefisk. Generelt er fiskeriet bedst morgen og aften, men på lune sommernætter kan fiskeriet være godt natten igennem, og i vinterhalvåret kan fiskeriet også være godt midt på dagen. Havørreder fiskes primært fra kysten, men også under trollingfiskeri fra båd landes mange fisk. Kystfiskeriet foregår med forskellige metoder på forskellige steder afhængig af

årstiden. Om vinteren er ørrederne ofte koncentreret i bunden af fjorde og lignende områder, hvor man finder den højeste temperatur og laveste saltholdighed. Om foråret og efteråret er fiskene mere jævnt fordelt, men om sommeren undgår fiskene som regel områder med høj temperatur. Den mest udbredte metode på kysten er spinnefiskeri med blink eller kystwoblere, der efterligner byttefisk som tobiser, hundestejler og andre småfisk. Fluefiskeri fra kysten er også blevet mere og mere udbredt de seneste årtier, for trods den mindre kastelængde er det en effektiv metode, da kystørrederne ofte opholder sig på helt lavt vand, hvor de jager små byttedyr som rejer, tanglopper og børsteorme, som fluerne imiterer. Fiskeri med flue og boble- eller bombadaflåd er et populært alternativ til det egentlige fluefiskeri, da man kombinerer imitationen af små fødeemner med lang kastevidde. I havne og lignende er fiskeri med naturlige agn som orm, sildestykker eller levende småfisk også populært og effektivt.

I de senere år er den såkaldte UV-jagt, hvor man jager fisk med snorkeludstyr og harpun langs kysterne blevet meget populært, og havørreden er en af de fisk, som oftest jages. Det bedste udbytte har man typisk fået om natten, men da UV-jagt med harpun er blevet forbudt om natten i hele EU fra 2019, forventes populariteten at gå noget tilbage.

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.
- Brehm, A. 1907. *Dyrenes Liv, III Fisk og Hvirvelløse Dyr*. Gyldendals Boghandel.
- 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.
- Christensen, O., Pedersen, S. & Rasmussen, G. 1993. Review of the Danish Stocks of Sea trout (*Salmo trutta*). ICES, C.M. 1993/22.
- Crisp, D.T. 2000. Trout and salmon. Ecology, Conservation and rehabilitation. Fishing News Books, Blackwell Science.
- 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.
- Ebert, K.M. 1996. Bærekapacitet for havørred (*Salmo trutta* L.) i Limfjorden. DFU-rapport nr. 15-96.
- Elliott, J.M., Crips, D.T., Mann, R.H.K., Pettman, I., Pickering, A.D., Pottinger, T.G. & Winfield, I.J. 1992. Sea Trout Literature Review. National River Authority, Fisheries Technical report NO. 3.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press.

- 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.
- Fausch, K.D. & White, R.J. 1981. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for position in a Michigan stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 38: 1220-1227.
- Fedderson, A. 1894. Færskvandsfiskeriet. Anden forøgede udgave. P.G. Philipsens Forlag, København.
- 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.
- Fisker, H. 1964. Fisker-veteran med Danmarksrekord. *Sportsfiskeren* nr. 7: 206.
- Freyhof, J. 2011. *Salmo trutta*. The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T19861A9050312.
- Frost, W.W. & Brown, M.E. 1967. *The Trout*. Collins.
- Geertz-Hansen, P. Nielsen, G. & Rasmussen, G. 1984. Fiskeribiologiske okkerundersøgelser. Bilag 8. Miljøstyrelsen, Okkerrederegørelsen.
- Geertz-Hansen, P. & Rasmussen, G. 1994. Influence of ochre and acidification on the survival and hatching of brown trout eggs (*Salmo trutta*), Chapter 18 in: Müller, R. & Lloyd, R. (eds.). *Sublethal and Chronic Effects of Pollutants on Freshwater Fishes*. Fishing News Books.
- Hansen, M.M. 2002. Estimating the long-term effects of stocking domesticated trout into wild brown trout (*Salmo trutta*) populations: an approach using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Molecular Ecology* 11: 1003-1015.
- Hansen, M.M. 2003. Application of molecular markers in population and conservation genetics, with special emphasis on fishes. DSc Thesis, Aarhus Universitet.
- Harris, G. & Milner, N. 2006. Setting the Scene – Sea Trout in England and Wales – A personal Perspective. Chapter 1 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.
- Heino, M. & Dieckmann, U. 2009. Fisheries-induced Evolution. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd: Chichester.
- Jensen, L.F., Hansen, M.M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K.-L.D. & Loeschcke, V. 2008. Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings of the Royal Society* 275: 2859-2868.
- Jepsen, N., Aarestrup, K. & Rasmussen, G. 1997. Smoltdødeligheder i Tange Sø. Undersøgt i foråret 1996. DFU-rapport nr. 32.

- Jones, F.R.H. 1968. Fish Migration. Edward Arnold, London.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 1997. Energy allocation in polymorphic brown Trout. *Functional Ecology* 11: 310-317.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. 1999. Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology* 55: 767-783.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2006. Life History of the Anadromous Trout *Salmo trutta*. Chapter 14 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.
- 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 Archic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 1-59.
- Knutsen, J.A., Knutsen, H., Gjøvsæter, J. & Jonsson, B. 2001. Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology* 59: 533-543.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Kristiansen, H. & Rasmussen, G. 1993. Havørredens vandringsruter. IFF-rapport nr. 23.
- Krueger, C.C. & May, B. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 48 (suppl. 1): 66-77.
- Krøyer, H. 1843-1845. *Danmarks Fiske, Andet Bind. S. Triers Officin, København*.
- Labonne, J., Augery, M., Parade, M., Brinkert, S., Prevost, E., Helend, M. & Beall, E. 2009. Female preference for male body size in brown trout, *Salmo trutta*: is big still fashionable. *Animal Behaviour* 77(1): 129-137.
- Landergren, P. 2001. Survival and growth of sea trout parr in fresh and brackish water. *Journal of Fish Biology* 58: 591-593.
- Landergren, P. & Vallin, L. 1998. Spawning of sea trout, *Salmo trutta* L., in brackish waters – lost effort or successful strategy? *Fisheries Research* 35: 229-236.
- Larsen, K. 1970. Hvor fanges de bornholmske havørreder? *Skrifter fra Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser* nr. 31: 10-16.
- Larsen, K. 1978. I *Dansk Sportsfisker Leksikon* bd. 5 (Rub-Åud). Branner og Korch, København.
- Laursen, L. 2017. 16,9 kilos dansk havørred! *Fisk & Fri* nr. 3: 63.
- 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.
- Lessard, J.L. & Hayes, D.B. 2003. Effect of elevated water temperatures on fish and macroinvertebrates communities below small dams. *River Research and Applications* 19: 721-732.

- Limburg, K.E., Landergren, P., Westin, L., Elfman, M. & Kristiansson, P. 2001. Flexible modes of anadromy in Baltic sea trout: making the most of marginal spawning streams. *Journal of Fish Biology* 59: 682-695.
- Lousdal, O., Johansen, P.H. & Hansen, T. 2002. Mortalitetsfaktorer hos udsat og vild 0+ ørredyngel (*Salmo trutta* L.) i fem danske vandløb. Specialeopgave ved Aarhus Universitet.
- Machacek, H. 2019. World Records Freshwater Fishes. www.fishing-worldrecords.com.
- Meier, K., Hansen, M.M., Bekkevold, D., Skaala, Ø., Mensberg, K.-L.D. 2011. An assessment of the spatial scale of local adaptation in brown trout (*Salmo trutta* L.): footprints of selection at microsatellite DNA loci. *Heredity* 106: 488-499.
- Muus, B.J. & Dahlstrøm P. 1967. Europas Ferskvandsfisk. Gads Forlag, København.
- Nall, G.H. 1930. The Life of the Sea Trout. Seeley, Service & Co. Ltd.
- Nielsen, J. 1985. Havørreden i Gudenåen. Gudenåkomiteen. Rapport nr. 3.
- Nislow, K.H., Armstrong, J.D., & Grant, J.W.A. 2011. The role of competition in the ecology of juvenile Atlantic salmon. Chapter 7 in: Aas, Ø., Einum, S., Klemetsen, A. & Skurdal, J. (eds.). *Atlantic Salmon Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd.
- Nordeng, H. 1977. A pheromone hypothesis for homeward migration in anadromous salmonids. *Oikos* 28: 155-159.
- Nordeng, H. 1989. Salmonid migration, hypotheses and principles. *Proceeding of the Salmonid Migration and distribution Symposium* (eds. Brannon, E. & Jonsson, B.). School of Fisheries, University of Washington, Seattle.
- Otterstrøm, C.V. 1914. Danmarks Fauna bd. 15. Fisk II, Blødfinnefisk. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Pedersen, S., Rasmussen, G. & Ebert, K.M. 1995. Limfjordens ørredbestande II. Udsætningsforsøg. IFF-rapport nr. 45.
- Pedersen, S., Christiansen, R. & Glüsing, H. 2006. Comparison of Survival, Migration and Growth in Wild, Offspring from Wild (F1) and Domesticated Sea-Run Trout (*Salmo trutta* L.). Chapter 26 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.
- Poulsen, M. 1935. Nye undersøgelser over Gudenaaens lakse- og havørredbestand. Beretning til Ministeriet for Landbrug og Fiskeri fra Den Danske Biologiske Station XL, København: 9-36.
- Rasmussen, G. 1974. Regnbueørredens (*Salmo gairdneri* Rich.) og ørredens (*Salmo trutta* L.) føde i to jyske vandløb, og sammenligning mellem de to arter. Specialeopgave ved Københavns Universitet.
- Rasmussen, G. 1986a. Influence of trout farming discharge on the production of two populations of stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta* L.) and rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 33: 433-453.

Rasmussen, G. 1986b. The population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year-class size. Polish Archives of Hydrobiology 33: 489-508.

Rasmussen, G. 2006. Research Activities and management of brown trout and sea trout (*Salmo trutta* L.) in Denmark. Chapter 22 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.

Rasmussen, K. & Koed, A. 2005. Smolt dødeligheder i Årslev Eng sø. DFU-rapport nr. 139.

Rasmussen, G. (2018). Population Dynamics of Juvenile Brown Trout (*Salmo trutta* L.), Recruitment, Mortality, Biological Production and Smolt Yield in Two Danish Baecks. P. 319-367 in: Lobón-Cerviá, J. & Sanz, N. (eds.). Brown Trout: biology, ecology and management. Wiley, Hoboken, New Jersey.

Rasmussen, G. & Pedersen S. 2018. Sea trout (*Salmo trutta* L.) in Denmark. P. 483-521 in: Lobón-Cerviá, J. & Sanz, N. (eds.). Brown Trout: biology, ecology and management. Wiley, Hoboken, New Jersey.

Sanz, N. 2018. Phylogeographic History of Brown Trout: A Review. P. 17-63 in: Lobón-Cerviá, J. & Sanz, N. (eds.). Brown Trout: biology, ecology and management. Wiley, Hoboken, New Jersey.

Sparrevohn, C.R. Storr-Paulsen, M. & Nielsen, J. 2011. Eel, trout and cod catches in Danish recreational fishing. Survey design and 2010 catches in the Danish waters. DTU Aqua Report No 240-2011.

Svalastog, D. 1991. A note on maximum age of brown trout, *Salmo trutta* L. Journal of Fish Biology 38: 967-968.

Thomsen, D.S., Koed, A., Nielsen, C. & Madsen, S.S. 2007. Overwintering of sea trout (*Salmo trutta* L.) in freshwater: escaping salt and low temperature or an alternative life strategy. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64(5): 793-802.

Thomassen, N.L. 1998. Udtræk af vilde og dambrugsopdrættede ørred- (*Salmo trutta* L.) og lakse- (*Salmo salar* L.) smolt i Gudenåen 1996. Specialeopgave ved Odense Universitet.

Waters, T.F. 1999. Long-Term Trout Production Dynamics in Valley Creek, Minnesota. Transaction of the American Fisheries Society 128: 1151-1162.

Wilkins, N.P., Courtney, H.P., Gosling, E., Linnane, A., Jordan, C. & Curatolo, A. 1994. Morphometric and meristic characters in salmon, *Salmo salar* L., trout, *Salmo trutta* L., and their hybrids. Aquaculture and Fisheries Management 25: 505-518.

Williams, W.D. & Aladin, N.V. 1991. The Aral Sea: recent limnological changes and their conservation significance. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem 1: 3-23.

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.

Østergaard, S., Hansen, M.H., Loeschke, V. & Nielsen, E.E. 2003. Long-term temporal changes of genetic composition in brown trout (*Salmo trutta* L.) populations inhabiting an unstable environment. *Molecular Ecology* 12: 3123-3135.