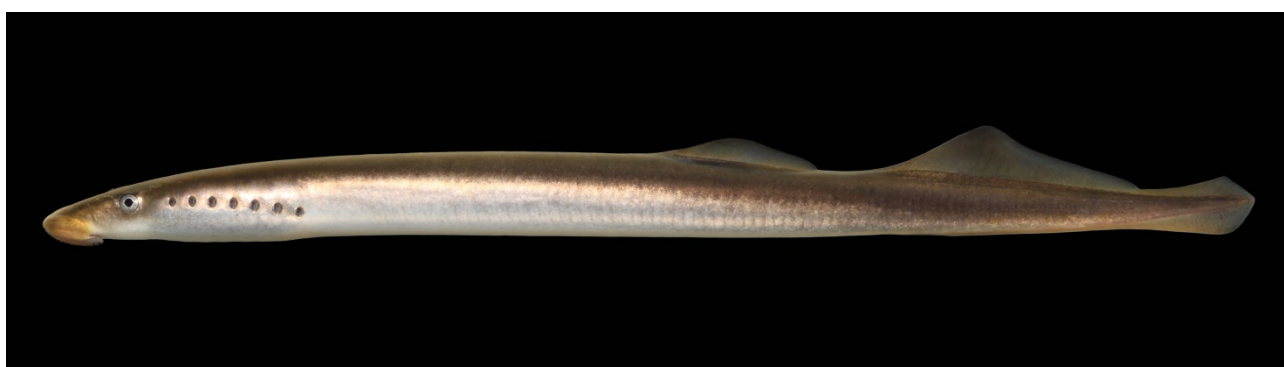


Atlas over danske saltvandsfisk

Flodlampret

Lampetra fluviatilis Linnaeus, 1758

Af Peter Rask Møller & Henrik Carl



Flodlampret på 32,5 cm fra Ribe Å, oktober 2018. © Henrik Carl

Projektet er finansieret af Aage V. Jensen Naturfond



AAGE V. JENSENS FONDE

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

Flodlampretten hører til underfamilien Lampetrinae, der omfatter seks slægter med i alt 36 arter (Froese & Pauly 2019). Slægten *Lampetra* rummer på nuværende tidspunkt 12 arter (Mateus et al. 2013a; Tutman et al. 2017), men adskillelsen af nogle arter volder problemer. Systematikken hos flod- og bæklampretten er delvist uafklaret, og i ældre litteratur regnedes de somme tider som forskellige former af samme art (Otterstrøm 1917). Det har længe været kendt, at de repræsenterer et slags artspar med en stationær, ikke-parasitisk form/art (bæklampret) og en vandrende, parasitisk form/art (flodlampret) i samme vandløb – et fænomen, der for øvrigt ses hos mange andre lampretarter. I tilfælde, hvor der er tale om flere stationære arter pr. vandreart, bruges begrebet satellitarter (Vladykov & Kott 1979; Salewski 2003). Denne type arter passer dårligt på den traditionelle klassifikation, og det er således vanskeligt at afgøre, om der er tale om én, to eller flere arter.

Der har i mange år været tradition for at regne bæk- og flodlampret som to selvstændige arter, hvilket er fulgt her. Argumentet for at behandle de to former/arter i Danmark som selvstændige arter er, at de ud over morfologiske forskelle også er reproduktivt adskilte (i modsætning til fx havørred og bækørred) (Kottelat & Freyhof 2007). Molekylære analyser af et af de gener (d-loop), som normalt giver store forskelle mellem arter, viser, at der ikke er genetisk forskel på danske flod- og bæklampretter (Hingst 2009), og samme resultat er fundet med andre gener i udlandet (Blank et al. 2008). Det ser dog ud til, at der i hele Europa godt kan være udviklet flere arter af bæklampretter, som hver især er tættere beslægtede med lokale flodlampretter end med hinanden (Españhol et al. 2007). Nyere genetiske undersøgelser tyder også på, at flodlampretten og bæklampretten bedst kan betragtes som to arter, der for nylig er blevet opsplittet (Mateus et al. 2013b). Andre undersøgelser tyder på, at arterne har overlevet den seneste istid ved Den Iberiske Halvø og senere har spredt sig mod nord (Mateus et al. 2016).

Artsadskillelse mellem flod- og bæklampret kompliceres yderligere af, at der mange steder forekommer en slags dværgform af flodlampretten, kaldet *Lampetra fluviatilis* forma *praecox* Berg, 1931. Den adskiller sig fra den ”normale” flodlampret ved at være mindre, gyde senere og kun æde i én sæson i voksenstadiet efter metamorfosen. Desuden har den skarpere tænder, mindre kønsorganer og får i mindre grad reduceret tarmsystemet ved kønsmodning (Abou-Seedo & Potter 1979). Det er også påvist, at dværgformen har større øjne, større afstand mellem snude og forreste gælleåbning og er mørkere end den typiske form (Maitland et al. 1994). Små ”dværg-flodlampretter”, der æder i ferskvand i bl.a. Skotland, er også blevet tolket som en slags mellemform mellem bæk- og flodlampret (Morris 1989). Det har været foreslået, at *praecox*-formen kunne være hybrider mellem bæk- og flodlampret, men nogen dokumentation for dette foreligger ikke (Hardisty 1986a). Da det imidlertid er lykkedes at avle hybrider mellem de to under laboratorieforhold (Weissenberg 1925; Enequist 1937; Cotronei 1942; Tsimbalov et al. 2018), kan muligheden for hybrider i naturen ikke helt udelukkes – specielt fordi gydepladserne undertiden bruges af begge arter på samme tid (Hardisty 1986c).

Det officielle danske navn er almindelig flodlampret, men da der kun findes én art i Danmark, kaldes den i de fleste sammenhænge blot flodlampret (Carl et al. 2004) – et navn, der er brugt siden omkring år 1900 (Feddersen 1903). I ældre litteratur ses arten ofte omtalt som flodniøje eller flodnegenøje (Krøyer 1852-53; Otterstrøm 1924). Navnene niøje og negenøje, som kan spores helt tilbage til 1300-tallet og som endnu undertiden ses brugt, refererer til de ni ”øjne”, som ses fra siden (syv gælleåbninger, ét øje og én næseåbning) (Otterstrøm 1917, 1924). Lampretternes larver kaldtes tidligere for hørål (en oversættelse af det svenske linål), fordi man ofte fandt dem mellem hørstængler, som var lagt ud i åerne til rødning – en forrådnelsesproces, der gør fibrene anvendelige til tekstil (Otterstrøm 1924; Brøndegaard 1985). Nu kaldes de oftest blot lampretlarver. Det videnskabelige navn for larverne er *Ammocoetes* (mange arter beskrevet), og det stammer fra dengang, man troede, at larverne tilhørte en selvstændig slægt af trævlemunde/lancetfisk (primitive

chordater, der ikke hører til fiskene). Først senere blev man klar over, at det var larver af lampretterne. Flodlampretter på vandring mod havet kaldes undertiden for smolt – et navn der også bruges om nedvandrende ørreder og laks. Det videnskabelige slægtsnavn *Lampetra* betyder ”stenslikker” – en hentydning til, at lampretterne kan suge sig fast til fx sten. Artsnavnet *fluviatilis* betyder flodlevende (Kullander et al. 2011).

Udseende og kendetegn

Kroppen er langstrakt og åleagtig. Fortil er kroppen cylindrisk, mens bageste del af kroppen i tiltagende grad bliver sammentrykt. Der er 58-69 muskelsegmenter (myomerer) mellem bageste gælleåbning og gattet, der sidder meget langt tilbage (Hardisty 1986c). Især hos larverne er disse segmenter meget tydelige. Munden mangler kæber og er omgivet af en sugeskive (hesteskoformet mund hos larverne), der er lidt længere, end den er bred og udgør under 5 % af kropslængden. Sugeskiven er en anelse større hos hannerne end hos hunnerne, og den er omgivet af en læbefold, der er besat med 96-112 hudfrynser (Winther et al. 1907). På sugeskiven samt i og omkring munden sidder et lavt antal forholdsvis store horn-tænder (munden er tandløs hos larverne). Der er én kreds af enkeltspidsede tænder langs mundranden og nogle små enkeltspidsede tænder i en uregelmæssig buet tværrække fortil (Winther et al. 1907). Ved mundens overkant består fortandspladen af to vidt adskilte tænder, mens bagtandspladen er krummere og har syv tandspidser. På hver side af munden findes tre tænder, hvoraf den midterste har tre spidser, mens de to andre har to spidser. Tungen er forsynet med tre tænder. Fortil findes en kronelignende udadbuet tand med en større midtertak og 5-7 mindre takker på hver side. De to sidetænder er ligeledes takkede (Otterstrøm 1917). Flodlampretten har generelt spidse tænder, og især flodlampretter i den ”parasitiske” fase, der fanges i havet, har meget spidse tænder. De spidse, gullige tænder erstattes under gydevandringen i løbet af 2-4 måneder af mere stumpe, hvide tænder, der ligger gemt under de spidse tænder (Larsen 1980). De nyligt metamorfoserede unge flodlampretter har ligeledes afrundede tænder og udvikler først senere de spidse tænder (Hardisty et al. 1970).

Gælleapparatets opbygning hos lampretter adskiller sig markant fra benfiskenes. På begge sider af hovedet ses syv ovale gælleåbninger, der fører til samme antal gællekamre. Åndingsvandet kan enten indtages gennem munden eller direkte gennem gællerne. Dermed kan lampretten ånde, selvom den er suget fast til et bytte eller en sten, og munden dermed er blokeret. Øjnene er små, men funktionelle hos de voksne. Larverne er blinde, og deres øjne er dækket af hud. Næseboret er uparret og hæver sig som et kort rør midt ovenpå hovedet lidt foran øjnene. Huden er læderagtig, slimet og uden skæl.

Finnerne mangler finnestråler, og lampretterne har hverken bryst- eller bugfinner. Der er to trekantede rygfinner, der som hovedregel er adskilte, men Hardisty (1986c) angiver, at de vokser mere og mere sammen under kønsmodningen. En undersøgelse baseret på flodlampretter indsamlet i forbindelse med Atlasprojektet kunne dog ikke bekræfte dette fænomen (Hingst 2009). Der fandtes derimod en positiv korrelation mellem mellemrummets størrelse og længden af fisken, om end med stor individuel variation. Enkelte af de store flodlampretter havde således helt sammenvoksede rygfinner. Den forreste rygfinne er knapt så høj som den bagerste, og hunnen udvikler en fold langs kanten under kønsmodningen (Hardisty 1986c). Halefinnen er kort og afrundet og næsten delt i en øvre og nedre del af halespiden.

Farven er variabel efter levested og udviklingstrin. Larverne er nærmest ensfarvet brunlige med en lidt mørkere ryg end bug. Efter forvandlingen til voksenstadiet er ryggen normalt ensfarvet mørkegrå, blågrøn eller brun uden marmoreringer, mens siderne er gyldne eller sølvskinnende. Bugen er cremefarvet eller sølvhvid, men den kan være meleret/gråpletet hos gydemodne eksemplarer, der generelt bliver mørkere (mere brunlige) efter optrækket i ferskvand.

De voksne er normalt omkring 30-45 cm (Kottelat & Freyhof 2007), og hunnerne er lidt længere end hannerne ved metamorfosen (Bird & Potter 1979a,b). Den længste flodlampret, man kender, er et eksemplar på 51 cm (og 230 gram) fra Polen i 1992 (Bartel et al. 2010). Det største flodlampret, der kendes fra Danmark, er et eksemplar på 50,2 cm og 242 g, der blev fanget den 28. november 2009 i et bundgarn ved Rødbyhavn på Lolland. Fisken findes i samlingen på Zoologisk Museum.

Forvekslingsmuligheder

I ferskvand forveksles flodlampretten meget let med bæklampretten – især i larvestadiet, men i havet er der ikke samme problem, for her findes bæklampretten ikke. De mindre larver er umulige at kende fra hinanden. Det kan først med sikkerhed lade sig gøre at skelne de to arter i det tidlige stadium af metamorfosen, idet flodlampretlarven har et større antal æganlæg end bæklampretten (10.000-54.000 vs. 5-10.000) (Witkowski & Jesior 2000; Kottelat & Freyhof 2007). En mere anvendt metode til adskillelse er at tælle antallet af æg i et tværsnit. Her har flodlampretlarven 72-100 æg, mens bæklampretten i gennemsnit har 20-35 (Kottelat & Freyhof 2007). Voksne eksemplarer adskilles lettest og i praksis næsten udelukkende på størrelsen, idet bæklampretten ikke bliver over 18 cm, mens flodlampretter næsten altid er over 18 cm (Hardisty 1986c,d). Endelig er tarmen hos flodlampretter over 2 mm i diameter, mens den næsten er bortreduceret (under 1 mm) hos bæklampretten. I en del ældre litteratur er afstanden mellem rygfinerne anvendt til adskillelse af flod- og bæklampretter, idet finnerne normalt er mere eller mindre sammenvoksede hos bæklampretten, mens de er tydeligt adskilte hos flodlampretten. En undersøgelse af 75 danske flod- og bæklampretter viste dog, at der er undtagelser fra denne regel (Hingst 2009). Karakteren bør derfor benyttes med varsomhed. Der er ikke forskelle i antallet og sammensætningen af horn-tænder på sugeskiven samt i og omkring munden hos de to arter.

Flodlampretten kan også let forveksles med havlampretten. Larverne kan i de fleste tilfælde skelnes på antallet af kropssegmenter (myomerer) mellem bageste gælleåbning og gattet (58-69 hos flodlampret mod 66-75 hos havlampret) og en lysere pigmentering på hale og hoved hos flodlampretlarven end hos havlampretlarven (Gardiner 2003). Flodlampretter i det ”parasitiske” stadium kendes lettere fra havlampretter, da de har meget færre tænder (havlamprettens sugeskive er helt tanddækket). Ofte kan man også adskille arterne på farven, for flodlampretten er som nævnt nærmest ensfarvet, mens havlampretter som regel er marmorerede. Man skal dog være opmærksom på, at marmoreringen kan være meget svag eller helt manglende hos de mindre havlampretter på op til ca. 30 cm. Endelig bliver flodlampretten med sine maksimalt ca. 50 cm ikke nær så stor som havlampretten, der kan blive op til ca. 120 cm.

Flodlampretten forveksles ligesom andre lampretter ved første øjekast ofte med ål på grund af den store lighed i kropsform, farve og størrelse. Ålen adskiller sig dog markant på en række områder, som fx tilstedeværelsen af brystfinner (mangler hos lampretter), en egentlig mund (sugeskive hos lampretter), én gælleåbning på hver side (syv hos lampretter) og en sammenhængende ryg-, hale- og gatfinne (mere eller mindre adskilte finner hos lampretter). Lampretlarver og små ål kan også forveksles grundet ligheder i kropsform og farve, men da larverne foruden de ovennævnte karakter også mangler øjne, er adskillelsen ret enkel, når man får fiskene i hånden.

Udbredelse

Generel udbredelse

Flodlampretten kendes fra vandrende bestande i det nordøstatlantiske område fra omkring Bergen til floden Tagus på grænsen mellem Portugal og Spanien med mulige strejfer ind i Middelhavet (Vladykov 1984; Pethon 1985; Hardisty 1986c; Mateus et al. 2016). En vandreb Bestand, der har været i Middelhavet ved Frankrig og den vestlige del af Italien, er tilsyneladende forsvundet (Kottelat & Freyhof 2007). Flodlampretten er ret almindelig omkring Storbritannien og i Nordsø-regionen samt i Østersø-regionen. I Sverige er den almindelig i alle større floder fra Dalälven i syd til Torneelven i nord (Sjöberg 1980). Derudover findes ”landspærrede” søbestande de russiske søer

Ladoga og Onega samt i enkelte søer i Norge, Finland, Skotland og muligvis også Irland (Collett 1905; Otterstrøm 1917; Kottelat & Freyhof 2007; Tsimbalov et al. 2015).

Udbredelse i Danmark

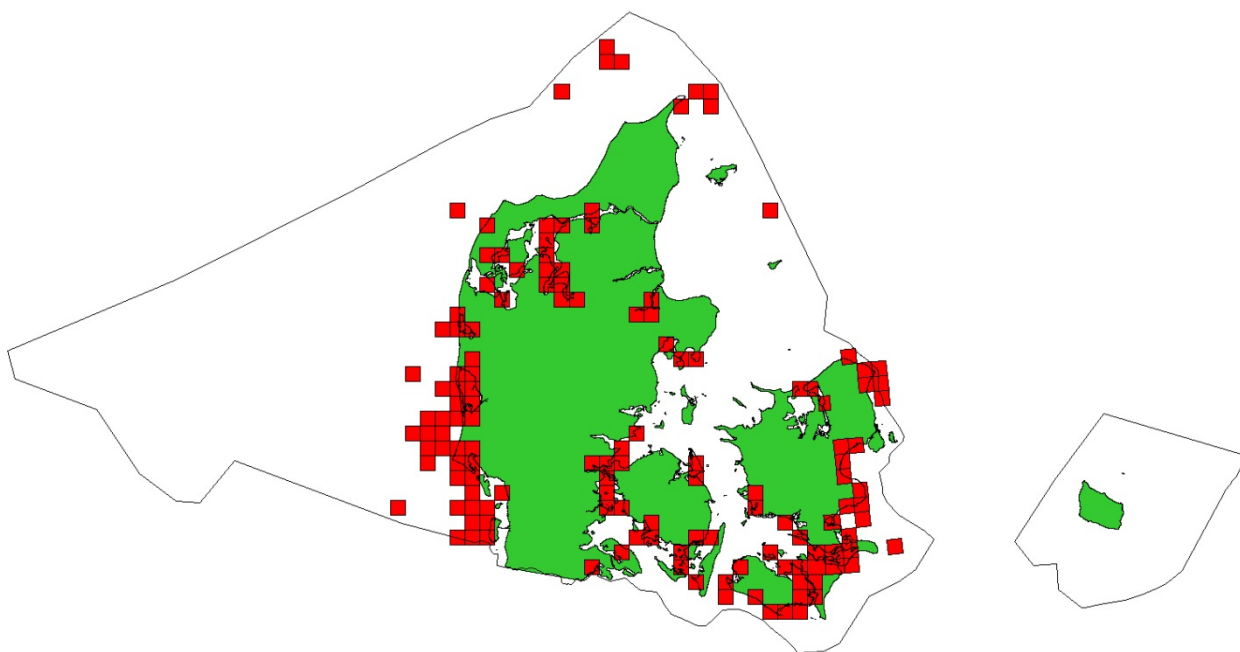
Den følgende gennemgang drejer sig hovedsagelig om udbredelsen i havet, da udbredelsen i ferskvand er grundigt gennemgået i *Atlas over danske ferskvandsfisk*. Det kan dog tilføjes, at flodlampretter siden udgivelsen af ferskvandsatlasset er fundet flere steder på Sjælland, hvor den ikke var kendt i forvejen eller kun var fanget for meget lang tid siden. I 2013 blev fem kønsmodne flodlampretter fanget i Tude Å. I 2015 blev seks kønsmodne flodlampretter fanget i Lilleå (et tilløb til Faxe Å), og i 2016 blev tre kønsmodne eksemplarer fanget i Køge Å.

I havet kan den i princippet træffes overalt i vore kystnære områder, men da registreringerne er ret tilfældige og også afhængige af, at der bliver fisket med egnede redskaber, lader kortlægningen en del tilbage at ønske. Fra ældre tid kendes derfor kun ret få fangster. Krøyer (1852-53) skriver, at den findes i vore fjorde – især i Limfjorden. Han skriver også, at han har set eksemplarer fra Øresund (hvorfra to findes i samlingen på Zoologisk Museum). Feddersen (1889) nævner to fangster fra havet ved Thurø og Skalø. I samlingen på Zoologisk Museum findes en flodlampret fanget ved Nakkehoved den 21. november 1898 og en fanget mellem Lolland og Langeland den 20. september 1899. Winther et al. (1907) nævner, at flodlampretten er fanget ved Helnæs. I Dansk Fiskeritidende nr. 39, 1907 omtales en fangst fra Eskildstrup nær Korsør. Johansen (1914) skriver, at flodlampretten var blandt de almindeligste fisk i Ringkøbing Fjord i brakvandsperioden fra 1895-1911, og at den heller ikke var sjælden i Stadil Fjord i samme periode. Terslin (1946) nævner en fangst fra Gilleleje fra 1910, og på det naturhistoriske museum i Göteborg findes et eksemplar fanget 3 sømil nord for Skagens Fyrskib den 29. november 1911. I 1912 blev arten registreret i Randers Fjord, og fra samme år findes en flodlampret fra Skagen i samlingen på Zoologisk Museum. I Dansk Fiskeritidende nr. 41, 1914 omtales en fangst fra et bundgarn ved Marstal. Otterstrøm (1917) nævner en lidt længere række af fangster – foruden flere af de ovennævnte også: Kilen ved Struer, Vesterhavet ved Vangså, Kattegat, Kattegat ved Lillebælt, Båringvig, Dyreborg ved Faaborg, Sletnæs ved Nakskov, Nysted, Grønsund, Vordingborg, Snekkersten, Helsingør, Hornbæk og Frederiksværk. Johansen & Løfting (1918) skriver, at den ikke er sjælden i Randers Fjord. I samlingen på Zoologisk Museum findes et eksemplar fanget nær Skælskør den 14. oktober 1930, og året efter blev en flodlampret fanget i Roskilde Fjord og indsendt til Dansk Fiskeriforening. Den 24. oktober 1933 blev et eksemplar på 44 cm fanget ved Nakke i Isefjorden. I efteråret 1939 blev et eksemplar fanget ved Sønder Stenderup i Lillebælt og sendt til Zoologisk Museum.

Fra anden halvdel af 1900-tallet findes kun få oplysninger om fangster i Fiskeatlassets database, og heraf er de fleste fra den sidste del af perioden. Biologisk Station (nu DTU Aqua) noterede i 1961, at flodlampretter ikke sjældent blev fanget i Nakskov Fjord. Calum (2010) omtaler en fangst fra Fakse Bugt i 1969, og en ålefisker fra Errindlev på Lolland har i forbindelse med Fiskeatlassets interview oplyst, at han typisk fangede 7-8 stykker hvert år i 1970'erne på stedet. I slutningen af 1970'erne blev en flodlampret fanget ved Rødvig. Viborg Amt registrerede flere flodlampretter i Hjarbæk Fjord i 1981, og en fisker fra Limfjorden har oplyst til Fiskeatlasset, at flodlampretten ikke var sjælden i Visby Bredning i 1980'erne. Arten er da også fanget flere gange i den centrale del af Limfjorden i 1980'erne og 1990'erne, bl.a. i forbindelse med DTU Aquas videnskabelige undersøgelser. Ved Køge blev flodlampretter fanget jævnlige i ålebundgarn i perioden fra 1963 til 1990, og fra 1990 og fremefter er der fanget ca. 20 stk. om året i ålebundgarnene fra Solrød til Greve (pers. komm. Claus Olsen). Indtil 1990'erne blev flodlampretter fanget fra tid til anden i Guldborgsund, men senere forsvandt de nærmest (pers. komm. Kurt Arentsen). I februar 1991 blev en flodlampret fanget i forbindelse med en svensk fiskeundersøgelse øst for Skagen, og i løbet af 1990'erne blev flodlampretter fanget enkelte gange i Nordsøen ud for Sønderjylland i forbindelse med fiskeundersøgelser. I august 1997 blev to flodlampretter fanget i forbindelse med en

undersøgelse i Ringkøbing Fjord. I 1999 blev en flodlampret fanget i forbindelse med en undersøgelse øst for Møn.

Efter årtusindeskiftet og især fra 2009, hvor Fiskeatlasset påbegyndte kortlægningen af saltvandsfiskene, er antallet af registreringer steget markant. Flodlampretten er således registreret hvert år og ofte adskillige gange. I modsætning til tidligere er der mange registreringer fra de kystnære dele af Nordsøen, og undertiden fanges arten ret talrigt. Den største registrerede fangst drejede sig om ca. 800 stk., der blev fanget i flydetrawl i Esperancebugten syd for Blåvand den 5. juli 2014. Dette harmonerer godt med, at de fleste fangster i ferskvand bliver gjort i de store vestjyske åer (se *Atlas over danske ferskvandsfisk*). I Limfjorden er der ligesom tidligere gjort en række fangster, og også i Skagerrak og Kattegat fanges den af og til. Det er dog især langs kysterne i den sydøstlige del af landet, at arten bliver fanget – noget som naturligvis også hænger sammen med, at der fiskes meget med egnede redskaber (ruser og bundgarn) i disse områder. Da der ikke er tegn på større danske ynglebestande i dette område, formodes det, at der er tale om strejfer fra ynglebestande i andre Østersølande. Det er lidt af et mysterium, om den findes ved Bornholm eller ej. I Dansk Fiskeriforenings Medlemsblad nr. 52, 1902 står der, at flodlampretten er ildset af de bornholmske fiskere, fordi den ødelægger de sild, der er sat på fiskernes laksekroge efterår og vinter. Der findes imidlertid ingen dokumenterede observationer fra havet ved Bornholm. Den eneste registrering i Atlasdatabasen drejer sig om et eksemplar på 43 cm, der blev rapporteret i forbindelse med en tysk fiskeundersøgelse knap 45 km sydvest for Rønne den 31. oktober 2004. Da fangsten er udokumenteret, og alle andre lampretobservationer fra havet ved Bornholm har drejet sig om havlampretter, regnes den som usikker og fremgår ikke af udbredelseskortet. Det er muligt, at de manglede rapporter fra Bornholm blot skyldes, at der fiskes meget lidt efter ål ved de vindeksponerede kyster, men en anden mulighed er, at flodlampretter ikke ret gerne krydser de dybe områder mellem Bornholm og fastlandet.



Figur 1. Udbredelse af flodlampret i danske havområder.

Kortlægning

Hovedparten af de ældre oplysninger om forekomst af flodlampretter i havet omkring Danmark stammer fra litteratur, og kun for en mindre andel er fangstmetoden oplyst. Det forholder sig anderledes for mange af de nyere registreringer, og i de indre farvande fanges flodlampretter især i åluser og bundgarn – flest om efteråret ved de såkaldte ”mørker” (ved nymåne), hvor også blankålene vandrer. I Nordsøen og Skagerrak, hvor disse redskaber sjældent bruges, bliver

flodlampretter typisk registreret under trawlfiskeri. Her har især de såkaldte PO-dagbøger, hvor udvalgte fiskere registrerer deres bifangster af sjældne arter, været en vigtig kilde til information. Da flodlampretter ofte findes på ret lavt vand, hvor undersøgelsesskibene sjældent kommer, og at de derudover let undslipper fra redskaberne, kortlægges de ikke tilfredsstillende i den eksisterende overvågning, og hvis de endelig fanges, er der problemer med forveksling med havlampretten (Kloppmann 2015). I de indre farvande er det især Fiskeatlassets interviews med fiskere, der har givet værdifulde oplysninger. Skal flodlamprettens udbredelse i vore farvande overvåges mere intensivt, bør især ålefiskernes bifangster registreres, og det samme gælder det kystnære trawlfiskeri efter især hesterejer og industrifisk ved Vestkysten.

Biologi

Levesteder og levevis

Flodlampretten hører til de såkaldt anadrome fisk, hvilket betyder, at den gyder i ferskvand og vokser sig stor i brak- eller saltvand. Hos flodlampretten sker udtrækket til havet normalt efter en larvetilværelse på 2,5-5,5 år (Kottelat & Freyhof 2007; Kullander et al. 2011) (se *Reproduktion og livscyklus*). Deres tid i havet ved man ikke ret meget om, men valget af levested afhænger naturligvis af, hvor de byttefisk, de sidder fastsuget på, opholder sig og bevæger sig hen. Meget tyder på, at flodlampretter fortrinsvis holder sig i kystnære egne. I Rigabugten træffes de op til 25 km fra kysten – både ved bunden og nær overfladen (Eglite 1958). I Atlasdatabasen er der flere fangster omkring 50 km fra land, men langt hovedparten af flodlampretterne er registreret kystnært. Voksne flodlampretter i den russiske sø Ladoga opholder sig på dybder fra 50 til 100 m (Berg 1949), og det samme gælder flodlampretterne i Mjøsen i Norge (Collett 1905). I Oslofjorden er en flodlampret i 1885 fanget på ca. 130 meters dybde (Collett 1905). I Danmark er der registreret fangster ned til 120 meters dybde (i Skagerrak), men det skal bemærkes, at dybden kun er angivet for en meget lille del af registreringerne i Atlasdatabasen. Flodlampretten bliver i havet 1-3 år (oftest 2 år), inden den igen søger tilbage til vandløb for at gyde. De voksne dør kort efter gydningen.

Som gydevandløb foretrækker flodlampretter floder og større åer. Larverne lever nedgravet i mudderbund både midt i vandløbet og langs brinkerne, og de findes som regel på steder uden for megen grøde. De kan dog af og til forekomme blandt henfaldne planter eller grøde. I Skjern Å fandt man, at de havde en udpræget præference for slam aflejret i kantvegetationen (typisk siv) og finkornet sand/slam aflejret i grødeøer (Olsen & Koed 2004).

Voksne lampretter er generelt hårdføre og kan tåle at blive transporteret over land i dagevis i fugtig mos eller græs. Det skyldes, at ca. 8 % af deres respiration kan foregå gennem huden (Czoek & Sawa 1971). De kan overleve iltfattigt vand med ned til 9,5 % iltmætning, men dør hurtigt ved 7,5 % (Claridge & Potter 1975). Efter forvandlingen, når de små flodlampretter trækker mod havet, vænner de sig hurtigt til saltvand, og de fleste kan endog tåle at blive flyttet direkte fra ferskvand til saltvand (Potter & Huggins 1973). Omvendt mister de kønsmodne lampretter gradvist evnen til at regulere saltbalancen i saltvand, når de først er trukket ind i ferskvand for at gyde. Flodlampretter tåler også store udsving i temperaturen, og ifølge Winther et al. (1907) kan de vækkes til live igen med koldt vand, efter at have været stivfrosne.

Fødevalg

Larverne er filtratorer, der æder dødt organisk materiale (detritus), bakterier, og alger (især kiselalger). I akvarier er det lykkedes at få dem til at æde regnorme (Genina & Erik 1958), men det er uvist, om de også æder orme i naturen. I forbindelse med opdrætsforsøg har man opnået gode resultater ved at fodre med larver af saltsøkrebs (*Artemia*) og tørfoder (Kujawa et al. 2018).

Flodlampretter, som har gennemgået forvandlingen til voksenstadiet, kaldes ofte parasitter, da de suger sig fast på andre fisk og æder af dem. I virkeligheden er de dog snarere at betragte som

rovfisk, idet byttefiskene som regel dør af angrebet (Hardisty & Potter 1971). Byttefiskene omfatter bl.a. torsk, brisling, sild, stavsild, helt, snæbel, skalle, smelt, ørred, laks og makrel (Pfaff 1950; Wheeler 1969; Hardisty 1986c; Maitland & Campbell 1992). Ældre kilder nævner også insekter, krebsdyr, orme og ådsler som fødeemner for flodlampretten – oplysninger, der ifølge Krøyer (1852-53) stammer fra den tyske læge og naturhistoriker Marcus Elieser Bloch (1723-1799). Nyere litteratur kun nævner fisk. Når flodlampretterne er vandret op i åerne for at yngle, tager de ikke længere føde til sig.

Størrelsen, udformningen og placeringen af tænderne viser, hvilken type føde arten æder. Det forholder sig sådan, at nogle lampretarter hovedsagelig æder kød, mens andre er tilpasset til at drikke blod eller en blanding af begge dele (Gill et al. 2003). Flodlamprettens vidt adskilte spidser på fortandspladen og den kraftigt udviklede midtertak på den nederste tungetand regnes som en tilpasning til at bide stykker af værtens kød (Potter & Hilliard 1987). Flere forfattere skriver dog, at flodlampretter udskiller et stof i spyttet, som forhindrer byttets blod i at koagulere (Muus & Dahlstrøm 1967; Pethon 1985), hvilket tyder på, at blod også kan udgøre en del af diæten.

Reproduktion og livscyklus

Flodlampretter bliver normalt kønsmodne i en alder af ca. 3,5-7,5 år og ved en størrelse på ca. 30-50 cm. De voksne kan dog være ned til 18 cm (Kottelat & Freyhof 2007). Kønsmodne hanner udvikler et penis-lignende kønsorgan og hunner en kønsfold. Optrækket af de kønsmodne flodlampretter foregår både forår, sommeren og efterår. Det er forskelligt fra vandløb til vandløb, om der er opgang en eller to gange om året, og i danske vandløb er opgangen generelt ikke særlig godt undersøgt. En større fangst af flodlampretter i DTU Aquas smoltfælder i maj 2007 i Storåen ved Bur tyder på, at der sker en forårsopgang i denne å, men ellers er over halvdelen af registreringerne af modne flodlampretter fra åerne i Atlasdatabasen fra efterårsmånederne (september-december), hvilket tyder på en generel efterårsopgang. I Ribe Vesterå er der i en længere årrække årligt fanget ca. 1.000 flodlampretter under erhvervsfiskeri efter ål – flest i oktober ved fuldmåne (pers. komm. Gert Mikkelsen). De voksne eksemplarer lever en diskret tilværelse om vinteren i åerne, hvor de yderst sjældent ses eller fanges. I udlandet har man registreret sen opgang i vintermånederne af mindre eksemplarer (*praecox*-formen) (Hardisty 1986c). Optrækket i åerne foregår om natten i forbindelse med høj vandføring. Selve legen observeres sjældent, og da larverne i praksis er næsten umulige at kende fra bæklampretlarver, vides der meget lidt om, hvilke danske åer, arten yngler i. På baggrund af fangster af større antal voksne antages det, at de yngler i Brøns Å, Brede Å, Karup Å, Kongeåen, Ribe Å, Skjern Å, Sneum Å, Storåen, Varde Å og Vidåen. Om de få fund andre steder er strejfer, eller om der er tale om små gydebestande, er uvist.

Når voksne flodlampretter søger op i vandløb, bliver de tiltrukket af duftstoffer fra de lampretlarver, der lever i vandløbet (Gaudron & Lucas 2006). Denne adfærd giver en vis sikkerhed for, at vandløbet er velegnet som opvækstområde for larverne. Det er ikke lykkedes at bevise, at de voksne lampretter søger tilbage til det samme vandløb, som de selv voksede op i (Tuunainen et al. 1980), hvilket underbygges af de manglende genetiske forskelle mellem flodlampretter fra forskellige vandløb (Hingst 2009).

Gydningen begynder, når vandtemperaturen er over 9 °C (nogle steder over 11 °C), og sker oftest ved 12-18 °C (Saat et al. 2003). I Sydeuropa yngler flodlampretterne tidligt på året, og i fx Finland sker det midt på sommeren. I Danmark regner man med, at gydningen foregår i april og maj (Otterstrøm 1917). Hannerne ankommer først til gydebankerne, hvor de begynder at grave ovale gydegruber på op til 1 m i længden. Siden samler små eller store flokke sig på gydebankerne, som består af grus og småsten og typisk er placeret i de øvre eller midterste dele af vandløbet på 0,2-1,5 meters dybde på steder med god strøm (1,0-2,0 m/sek.) (Saat et al. 2003). Selve legen foregår normalt parvis, idet hannen suger sig fast til hunnens nakke og halerne omslynger hinanden, således at kønsprodukterne presses ud. Hannen befrugter æggene, samtidig med at de gydes og sten og grus

hvirvles op. De fleste æg havner bagest i gydegruberne (Wuenstel et al. 1996), men forsøg har vist, at der også er en høj klækningsrate for de æg, der ryger ud af reden og driver med strømmen ned til områder med blød bund (Silva et al. 2015).

Store hunner indeholder op til ca. 54.000 gullige, klæbrige og ellipsoformede æg (Witkowski & Jesior 2000), som gydes over flere omgange inden for en kort legeperiode med indtil seks forskellige hanner. Det sker også, at flere hunner og op til omkring 50 hanner leger samtidig (Saat et al. 2003). Legen kan foregå på alle tider af døgnet. Æggene, der er størst hos de største hunner, måler op til 0,9 mm på den korte led og 1,0 mm på den lange led. De svulmer ca. 25 % op efter befrugtningen. Når gydningen er overstået, dør de voksne fisk i løbet af ca. 14 dage.

Æggene klækker efter en til tre uger afhængig af temperaturen. Ved 13-14 °C tager det 13-15 dage (Hardisty 1986c). De nyklækkede larver måler ca. 4 mm (Pfaff 1950). De er blege og har ingen blommesæk, men halen er meget tyk. Fire til fem dage efter klækningen forlader laverne gydegruben, og om natten driver med strømmen ned til et velegnet levested med blød bund (Pavlov et al. 2014). Så snart de kan, graver de sig ned i bunden, hvor de normalt lever i 2,5-3,5 år (op til ca. 5,5 år). De begynder typisk forvandlingen til voksenstadiet i august, når de er 90-150 mm lange, og efter ca. seks måneder er forvandlingen færdig. Gennemsnitslængden er da ca. 120 mm – altså ofte mindre end før forvandlingen (Hardisty 1986c). De fleste bliver i ferskvand vinteren over og vandrer ud i saltvand om foråret. Det foregår om natten, og i Skandinavien trækker de fleste ud mellem midten af marts og maj – ofte i forbindelse med høje vandføringer (Sjöberg 1980; Pavlov et al. 2017). I Rhinen sker det ved en temperatur på 9-12 °C (Baer et al. 2018). Visse steder i England ser man også et større udtræk om efteråret. Flodlampretterne bliver typisk i havet i et eller to år, men de kan blive der længere. Maksimalalderen er angivet til 9 år (Saat et al. 2003), men da det er næsten umuligt at aldersbestemme lampretter (der mangler øresten og knoglestrukturer), er der stor usikkerhed omkring aldersbestemmelsen.

Vækst og økologi

Larverne vokser ret langsomt og er som nævnt ca. 2,5-5,5 år om at nå en størrelse på 9-15 cm. Væksten i det parasitiske stadium er noget hurtigere, og de fleste flodlampretter mere end fordobler deres længde i løbet af de næste 1-2 år.

Artens biologi i havet er meget dårligt undersøgt. Det er tvivlsomt, om flodlampretten nu til dags er så talrig nogen steder, at dens prædation på andre fisk kan have nogen nævneværdig betydning, men tidligere kan det have forholdt sig anderledes. Selv er flodlampretten bytte for en længere række andre dyr. I ferskvand ædes den af bl.a. gedder, knuder, maller, ål og aborrer. De to sidstnævnte æder dog typisk kun larverne. Det er dog tilsyneladende ikke alle fisk, der holder af smagen, for Feddersen (1903) skriver, at man har forsøgt at bruge flodlampretter som foder i ørreddamme i Vestjylland, men at ørrederne ikke ville æde dem. Flodlampretter er også bytte for fugle som terner, måger, toppet skallesluger og især stor skallesluger, der i gydetiden kan fouragere på de gydende lampretter døgnet rundt (Hardisty 1986c; Sjöberg 1980).

Forvaltning, trusler og status

På den internationale rødliste fra IUCN regnes flodlampretten som Livskraftig (LC). Det skyldes, at bestandene i Central- og Vesteuropa generelt er kommet sig efter tidligere tiders forurening og anden habitatødelæggelse (Freyhof 2011). Usikkerheden omkring bestandsstørrelse og -udvikling herhjemme har betydet, at flodlampretten på den danske rødliste fra 2010 blev tildelt betegnelsen DD (Data utilstrækkelige) (Carl et al. 2010). En formodet tilbagegang ligger dog formentlig ret langt tilbage. Allerede Otterstrøm (1924) skriver nemlig, at det synes rimeligt at antage, at flodlampretter tidligere har været mere almindelige, da de er spærret ude af de mange opstemninger i åerne. Han skriver også, at forurening og oprensning af vandløbene sandsynligvis har dræbt mange larver.

Flodlampretten er udpeget som Natura 2000-art (nr. 1099) og følgende danske Natura 2000-områder har flodlampret som en del af udpegningsgrundlaget: 14 – Aalborg Bugt, Randers Fjord og Mariager Fjord; 15 – Nibe Bredning, Halkær Ådal og Sønderup Ådal; 27 – Hvidbjerg Å, Ove Sø og Ørum Sø; 30 – Lovns Bredning, Hjarbæk Fjord og Skals, Simested og Nørre Ådal, samt Skravad Bæk; 40 – Karup Å; 58 – Nisum Fjord; 61 – Skjern Å; 62 – Ringkøbing Fjord og Nymindestrømmen; 77 – Nørholm Hede, Nørholm Skov og Varde Å øst for Varde; 78 – Vadehavet med Ribe Å, Tved Å og Varde Å vest for Varde; 79 – Sneum Å og Holsted Ådal; 80 – Kongeå; 86 – Brede Å; 90 – Vidå med tilløb, Rudbøl Sø og Magisterkogen; 190 – Esrum Sø, Esrum Å og Snævret Skov; 226 – Kongenshus Hede; 239 – Alslev Ådal.

En af de største trusler mod flodlampretten er spærringer af vandløbene. Dæmninger og sluser kan forceres, hvis de er mindre end 15 cm over vandspejlet (Lemcke & Winkler 1998), ligesom fisketrapper ofte kan anvendes til opstrøms passage (Laine et al. 1998). Et andet problem er stærk strøm. Et tysk forsøg har vist, at ingen flodlampretter kunne forcere 1,9 m/s, mens 1,2 m/s ikke påvirkede vandringen mærkbart (Lemcke & Winkler 1998). Ureguleret fiskeri er også en trussel visse steder fx i England, hvor fiskeriet har fået et comeback (Masters et al. 2006). Det er uvist, om den bifangst, der sker herhjemme, har nogen indflydelse på bestandene, men formentlig genudsættes størstedelen af fiskene i levedygtig tilstand – især i ålefiskeriet.

Menneskets udnyttelse

Flodlampretten skulle efter sigende være en lækker spise med en lidt speciel smag og geléagtig konsistens. Den har aldrig haft betydning som spisefisk herhjemme, og den fiskes ikke kommercielt i Danmark. Otterstrøm (1924) skriver dog, at den tidligere skal være blevet brugt som svinefoder ved Nisum Fjord. I dele af Europa betragtes den imidlertid som en delikatesse og var tidligere en vigtig spisefisk her. Krøyer (1852-53) skriver, at flodlampretten fra marts til oktober er en behagelig, men svært fordøjelig spise, og at hannen skal smage bedre end hunnen. En gammel klassisk ret i England er "lamprey pie". Hele 93 % af flodlamprettens totalvægt kan spises, og den indeholder mange mineraler (Hardisty 1986c). Det hævdes, at slim og blod er giftigt, og at man skal vaske kødet grundigt, før det tilberedes (Bristow 1992).

Indtil 1980'erne var der et relativt stort fiskeri efter flodlampretter i Østersøen – både i Sverige, Tyskland, De Baltiske Lande, Finland og Rusland. I de knap 30 finske floder med flodlampretter fangede man indtil 1980'erne ca. 100 ton årligt – udelukkende til konsum (Tuunainen et al. 1980), og der fanges endnu ca. 2-3 ton flodlampretter årligt. Også i Estland er der et fiskeri efter flodlampretter i landets nordlige floder (Kangur 1999). Det største fiskeri foregår dog i Letland, hvor der i perioden 2003-2012 årligt blev fanget mellem 72 og 113 ton flodlampretter – en stor andel af de i alt 115-185 ton, der årligt er registreret som landet i hele udbredelsesområdet (FAO 2014). Fiskeriet foregår med ruser eller særlige lampretfælder. I store dele af Vesteuropa er fiskerierne næsten ophørt, sikkert på grund af faldende bestande grundet forurening og spærringer af vandløbene.

I England brugtes flodlampretter tidligere i stor stil som agn i havfiskeriet, og de bruges stadig som agn under fx geddefiskeri og døbefiskeri. De regnes som gode agn, da de er fulde af hæmoglobin og udsender en lokkende duft (Purnell et al. 2004). I Danmark er larver af både flod- og bæklampretter somme tider blevet brugt som agn til ål og fladfisk, men det foregår så vidt vides nu kun meget sjældent. Winther et al. (1907) nævner, at hollandske fiskere brugte flodlampretter som agn under fiskeri efter torsk og pighvarre og at de købte store mængder af flodlampretter i bl.a. England til formålet.

Referencer

- Abou-Seedo, F.S. & Potter, I.C. 1979. The estuarine phase in the spawning run of the river lamprey *Lampetra fluviatilis*. *Journal of Zoology* 188: 5-25.
- Bartel, R., Bradauskas, B., Ikonen, E., Mitans, A., Borowski, W., Garbacik-Wesołowska, A., Witkowski, A., Błachuta, J., Morzuch, J., Bernaie, R. & Kapusta, A. 2010. Patterns of river lamprey size and sex ratio in the Baltic Sea basin. *Archives of Polish Fisheries* 18: 247-255.
- Baer, J., Hartmann, F. & Brinker, A. 2018. Abiotic triggers for sea and river lamprey spawning migration and juvenile outmigration in the River Rhine, Germany. *Ecology of Freshwater Fish* 27(4): 988-998.
- Berg, L.S. 1949. Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol II. Fourth edition, improved and augmented. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. Moskva-Leningrad. Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1964.
- Bird, D.J. & Potter, I.C. 1979a. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch), 1. A description of the timing and stages. *Zoological Journal of the Linnean Society* 65: 127-143.
- Bird, D.J. & Potter, I.C. 1979b. Metamorphosis in the paired species of lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch), 2. Quantitative data for body proportions, weights, lengths and sex ratios. *Zoological Journal of the Linnean Society* 65: 145-160.
- Bristow, P. 1992. The illustrated encyclopedia of fishes. Chancellor Press, London.
- Brøndegaard, V.J. 1985. Kolk og Fauna. Dansk etnozologi 1. Rosenkilde og Bagger, Danmark.
- Blank, M., Jürss, K., & Bastrop, R. 2008. A mitochondrial multigene approach contributing to the systematics of the brook and river lampreys and the phylogenetic position of *Eudontomyzon marinae*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 2780-2790.
- Calum, L.R. 2010. Præstø Fjord. Status over fjordens fiskefauna 2010. Bachelorprojekt ved Københavns Universitet.
- Carl, H., Nielsen, J.G. & Møller, P.R. 2004. En kommenteret og revideret 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.
- Czoek, J. & Sawa, O. 1971. The structure and vascularisation of the skin and of the gills in the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* L.). *Acta Anatomica* 79(3): 305-320.
- Claridge, P.N. & Potter, I.C. 1975. Oxygen consumption, ventilatory frequency and heart rate of lampreys (*Lampetra fluviatilis*) during their spawning run. *Journal of Experimental Biology* 63: 192-206.
- Collett, R. 1905. Meddelelser om Norges Fiske I Aarene 1884-1901. 3die Hoved-Supplement til "Norges Fiske". Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandling for 1902. No. 7.

- Eglite 1958. Pitanie rechnoi minogi – *Lampetra fluviatilis* (L.) v more. Zoologicheskii Zhurnal 37: 1509-1514.
- Enequist, P. 1937. Das Bachneunauge als ökologische Modifikation des Flussneunauges. Über die Fluss- und Bachneunaugen Schweden. Arkiv för Zoologi 29: 1-29.
- Espanhol, R., Almeida, P.R. & Alves, M.J. 2007. Evolutionary history of lamprey paired species *Lampetra fluviatilis* (L.) and *Lampetra planeri* (Bloch) as inferred from mitochondrial DNA variation. Molecular Ecology 16: 1909-1924.
- FAO 2014. FAO yearbook 2012. Fishery and Aquaculture Statistics. Food and Agriculture Organisation of the United Nations.
- Feddersen, A. 1889. Fiskene paa Udstillingen 1888. Særtryk af Fiskeritidende nr. 12, 13, 14 og 15.
- Feddersen, A. 1903. Flodniaal (Flod-Lampret). Dansk Fiskeritidende 46: 398-399.
- Freyhof, J. 2011. *Lampetra fluviatilis* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2011: e.T11206A97805807.
- Froese, R. & Pauly, D. (eds.) 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
- Gardiner, R. 2003. Identifying Lamprey. A Field Key for Sea, River and Brook Lamprey. Conserving Natura 2000 Rivers. Conservation Techniques Series No. 4, English Nature, Peterborough.
- Gaudron, S.M. & Lucas, M.C. 2006. First evidence of attraction of adult river lamprey in the migratory phase to larval odour. Journal of Fish Biology 68: 640-644.
- Genina, N.V. & Erik, V.A. 1958. Nekotoryyemosobennosti rechnoy minogi i metodiki eye isusstvennogo razvedeniya (Some features of the river lamprey and methods of its artificial rearing). Hydrobiological Investigations 1: 270-279 (på russisk).
- Gill, H.S., Renaud, C.B., Chapleau, F., Mayden, R.L. & Potter, I.C. 2003. Phylogeny of Living Parasitic Lampreys (Petromyzontiformes) Based on Morphological Data. Copeia 4: 687-703.
- Hardisty, M.W. 1986a. General introduction to lampreys. P. 19-83 in: Holčík, J. (ed.). The freshwater fishes of Europe. Vol I/I. Petromyzontiformes. AULA-Verlag Wiesbaden.
- Hardisty, M.W. 1986c. *Lampetra fluviatilis* (Linnaeus, 1758). P. 249-278 in: Holčík, J. (ed.). The freshwater fishes of Europe. Vol I/I. Petromyzontiformes. AULA-Verlag Wiesbaden.
- Hardisty, M.W. 1986d. *Lampetra planeri* (Bloch, 1784). P. 279-304 in: Holčík, J. (ed.). The freshwater fishes of Europe. Vol I/I. Petromyzontiformes. AULA-Verlag Wiesbaden.
- Hardisty, M.W. & Potter, I.C. 1971. The biology of lampreys. Vol. 1, Academic Press, London-New York.
- Hardisty, M.W., Potter, I.C. & Sturge, R. 1970. A comparison of the metamorphosing and macrophthalmia stages of the lampreys *Lampetra fluviatilis* and *L. planeri*. Journal of Zoology 162: 383-400.

- Hingst, B.O. 2009. *Lampetra fluviatilis* og *Lampetra planeri* – én, to eller flere arter? Bachelorrapport. Statens Naturhistoriske Museum, Københavns Universitet.
- 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.
- Johansen, A.C. & Løfting, J.C. 1918. Fiskene i Randers Fjord. Randers Fjords Naturhistorie. Kapitel V.
- Kangur, M. 1999. Fishes of the North. Estonian rivers. Hydrobiological research in the Baltic countries. Part 1. Rivers and lakes 1: 363-368.
- Kloppmann, M. 2015. Lampreys (Petromyzontidae). P. 55-59 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.
- Kottelat, M. & Freyhof, J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany.
- Krøyer, H. 1852-1853. Danmarks Fiske. Tredje Bind, 2. del. S. Triers Officin, København.
- Kujawa, R., Fopp-Bayat, D., Cejko, B.I., Kucharczyk, D., Glińska-Lewczuk, K., Obolewski, K. & Biegaj, M. 2018. Rearing river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) larvae under controlled conditions as a tool for restitution of endangered populations. *Aquaculture International* 26(1): 27-36.
- Kullander, S.O., Stach, T., Nyman, L., Samuelsson, H., Hansson, H.G., Delling, B., Blom, H. & Jilg, K. 2011. Lansettfiskar-broskfiskar. Branchiostomatidae-Chondrichthyes. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.
- Laine, A., Kamula, R. & Hooli, J. 1998. Fish and lamprey passage in a combined Denil and vertical slot fishway. *Fisheries Management and Ecology* 5(1): 31-44.
- Larsen, L.O. 1980. Physiology of adult lampreys, with special regards to natural starvation, reproduction and death after spawning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1762-1779.
- Lemcke, R. & Winkler, H.M. 1998. Überwindung von Hindernissen durch wandernde Flussneunaugen. *Wasser-Boden* 50: 15-17.
- Maitland, P.S. & Campbell, R.N. 1992. Freshwater fishes of the British Isles. Harper Collins Publishers, London.
- Maitland, P.S., Morris, K.H. & East, K. 1994. The ecology of lampreys (Petromyzonidae) in the Loch Lomond area. *Hydrobiologia* 290: 105-120.
- Masters, J.E.G., Jang, M.-H., Ha, K., Bird, P.D., Frear, P.A. & Lucas, M.C. 2006. The commercial exploitation of a protected anadromous species, the river lamprey (*Lampetra fluviatilis* (L.)), in the tidal River Ouse, north-east England. *Aquatic Conservation* 16: 77-92.

- Mateus, C.S., Alves, M.J., Quintella, B.R. & Almeida, P.R. 2013a. Three new cryptic species of the lamprey genus *Lampetra* Bonnaterre, 1788 (Petromyzontiformes: Petromyzontidae) from the Iberian Peninsula. *Contributions to Zoology* 82(1): 37-53.
- Mateus, C.S., Stange, M., Berner, D., Roesti, M., Quintella, B.R. & Alves, M.J. 2013b. Strong genome-wide divergence between sympatric European river and brook lampreys. *Current Biology* 23: R649-R650.
- Mateus, C.S., Almeida, P.R., Mesquita, N., Quintella, B.R., Alves, M.J. 2016. European Lampreys: New Insights on Postglacial Colonization, Gene Flow and Speciation. *PLoS ONE* 11(2): e0148107.
- Morris, K.H. 1989. A multivariate morphometric and meristic description of a population of freshwater-feeding river lampreys, *Lampetra fluviatilis* (L.), from Loch Lomond, Scotland. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96(4): 357-371.
- Muus, B.J. & Dahlstrøm, P. 1967. Europas ferskvandsfisk. G.E.C. Gad.
- Olsen, N.Ø. & Koed, A. 2004. Skjern Å's lampretter. Statusrapport fra naturovervågningen efter restaureringen af Skjern Å. DFU-rapport 134-04.
- Otterstrøm, C.V. 1917. Danmarks Fauna bd. 20. Fisk III, Fastkæbede, buskgællede, ganoider, tværmunde og rundmunde. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Otterstrøm, C.V. 1924. Negeøjn. *Ferskvandsfiskeribladet* 10-12: 114-134.
- Pavlov, D.S., Nazarov, D.Y., Zvezdin, A.O. & Kucheryavyy, A.V. 2014. Downstream Migration of Early Larvae of the European River lamprey *Lampetra fluviatilis*. *Doklady Biological Sciences* 459: 344-347.
- Pavlov, D.S., Zvezdin, A.O., Kostin, V.V., Tsimbalov, I.A. & Kucheryavyy, A.V. 2017. Temporal characteristics of downstream migration of smolts of the European river lamprey *Lampetra fluviatilis* in the Chernaya River. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 44(3): 290-295.
- Pethon, P. 1985. Aschehous store Fiskebok. Alle norske fisker i farger. Aschehoug.
- Pfaff, J.R. 1950. Lampretordenen (Hyperoartii). S. 12-15 i: Brædstrup, F.W., Thorson, G. & Wesenberg-Lund, E. (red.). *Vort Lands Dyreliv. Andet bind. Fisk, Hvirvelløse dyr, Urstyr.* Gyldendalske Boghandel – Nordisk Forlag.
- Potter, I.C. & Hilliard, R.W. 1987. A proposal for the functional and phylogenetic significance of differences in the dentition of lampreys (Agnatha: Petromyzontiformes). *Journal of Zoology* 212: 713-737.
- Potter, I. C. & Huggins, R.J. 1973. Observations on the morphology, behaviour and salinity tolerance of downstream migrating river lampreys (*Lampetra fluviatilis* L.). *Journal of Zoology* 169: 365-379.
- Purnell, G., Yates, A. & Dawn, C. 2004. *Lystfiskerhåndbogen.* Parragon.

- Saat, T., Tambets, J. & Kangur, M. 2003. Lampern, river lamprey, *Lampetra fluviatilis* (L.). P. 48-51 in: Ojaveer, E., Pihu, E. & Saat, T. (eds.). Fishes of Estonia. Estonian Academy Publishers, Tallinn.
- Salewski, V. 2003. Satellite species in lampreys: a worldwide trend for ecological speciation in sympatry? *Journal of Fish Biology* 63: 267-279.
- Silva, S., Gooderham, A., Forty, M., Morland, B. & Lucas, M.C. 2015. Egg drift and hatching success in European river lamprey *Lampetra fluviatilis*: is egg deposition in gravel vital to spawning success? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25(4): 534-543.
- Sjöberg, K. 1980. Ecology of the European river lamprey (*Lampetra fluviatilis*) in northern Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 1974-1980.
- Terslin, H.C. 1946. Nogle Fiskearter i det sydøstlige Kattegat og nordligste Øresund. *Flora og Fauna* 52: 21-24.
- Tsimbalov, I.A., Kucheryavyi, A.V., Veselov, A.E. & Pavlov, D.S. 2015. Description of the European River Lamprey *Lampetra fluviatilis* (L., 1758) from the Lososinka River (Onega Lake Basin). *Doklady Biological Sciences* 462: 124-127.
- Tsimbalov, I.A., Kucheryuavyi, A.V. & Pavlov, D.S. 2018. Results of Hybridization between Anadromous and Resident Forms of European River Lamprey *Lampetra fluviatilis*. *Journal of ichthyology* 58(1): 122-125.
- Tutman, P., Freyhof, J., Dulčić, J., Glamuzina, B. & Geiger, M. 2017. *Lampetra soljani*, a new brook lamprey from the southern Adriatic Sea basin (Petromyzontiformes: Petromyzontidae). *Zootaxa* 4273(4): 531-548.
- Tuunainen, P., Ikonen, E. & Auvinen, H. 1980. Lampreys and lamprey fisheries in Finland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37(11): 1953-1959.
- Vladykov, V.D. 1984. Petromyzonidae. P. 64-67 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 I. Unesco.
- Vladykov, V.D. & Kott, E. 1979. Satellite species among the holarctic lampreys (Petromyzonidae). *Canadian Journal of Zoology* 57: 860-867.
- Wheeler, A. 1969. The Fishes of the British Isles and North-West Europe. MacMillian and Co Ltd., London.
- Winther, G., Hansen, H.J. & Jensen A.S. 1907. *Zoologia Danica*. 2. bind. Fiske. H.H. Thieles Bogtrykkeri.
- Witkowski, A. & Jesior, M. 2000. Fecundity of river lamprey *Lampetra fluviatilis* (L.) in Drweca River (Vistula basin, northerne Poland). *Archives of Polish Fisheries* 8(2): 225-232.
- Wuenstel, A., Mellin, A. & Greven, H. 1996. On the reproductive biology of the river lamprey, *Lampetra fluviatilis* (L.), in the river Dhuenn, NRW (FRG). *Fischoekologie* 10: 11-46.