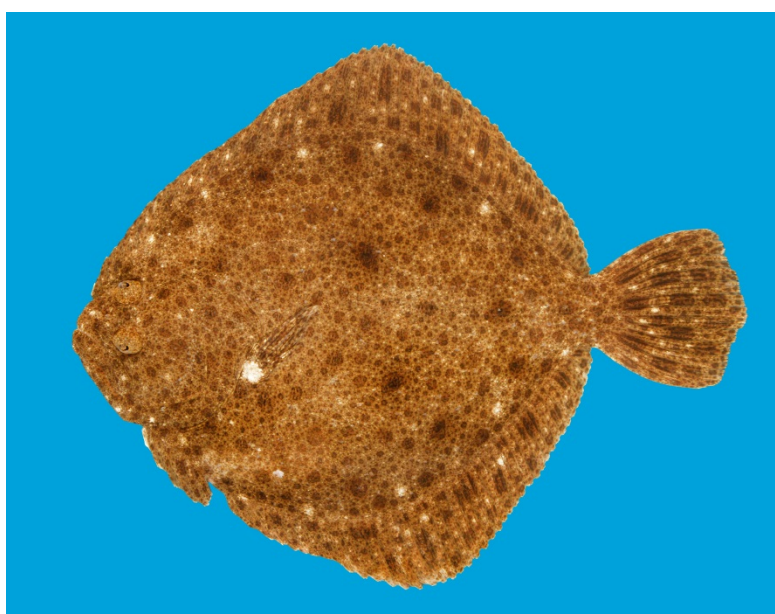


Atlas over danske saltvandsfisk

Pighvarre

Scophthalmus maximus (Linnaeus, 1758)

Af Henrik Carl & Quentin Josset



Pighvarre på 25,5 cm fanget nord for Helsingør, 20. august 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: Carl, H. & Josset, Q. 2019. Pighvarre. 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

Pighvarren blev oprindelig beskrevet som *Pleuronectes maximus* – altså som tilhørende rødspætteslægten. Senere blev den flyttet til slægten *Rhombus* Cuvier, 1816, men i litteratur fra 1800-tallet og begyndelsen af 1900-tallet ses den også regnet til slægten *Bothus* Rafinesque, 1810. I begge slægter er den beskrevet under flere forskellige artsnavne, der ikke længere bruges. På baggrund af benknuderne i huden blev pighvarren flyttet til slægten *Psetta* Swainson, 1839. Navnet *Psetta maxima* var meget brugt op gennem 1900-tallet, og selvom Norman (1931, 1934) argumenterede for, at *Psetta* var et synonym af *Scophthalmus* Rafinesque, 1810, vandt navnet *Scophthalmus maximus* aldrig fuldstændig indpas, og begge navne blev brugt i mange årtier. Først efter årtusindeskiftet har nye undersøgelser slået fast, at *Scophthalmus* er det korrekte slægtsnavn (Chanet 2003; Bailly & Chanet 2010). Slægten omfatter fire arter: amerikansk slethvarre (*S. aquosus*), europæisk slethvarre (*S. rhombus*), almindelig pighvarre (*S. maximus*), sortehavspighvarre (*S. maeoticus*) (Froese & Pauly 2019; Eschmeyer et al. 2019), af hvilke den almindelige pighvarre og den europæiske slethvarre findes i danske farvande. Tidligere blev sortehavspighvarren regnet som en underart af den almindelige pighvarre (Nielsen 1986), men muligvis bør sortehavspighvarren helt nedlægges som art, da den vigtigste forskel mellem arterne er størrelsen og placeringen af benknuderne – en karakter, der er meget variabel og ikke af alle tillægges større betydning (Bailly & Chanet 2010). Molekylære studier tyder også på, at fiskene i Sortehavet ikke bør opfattes som en selvstændig art (Suzuki et al. 2004). På grund af usikkerheden omkring artsadskillelsen er oplysninger fra Sortehavet så vidt muligt undgået i den følgende gennemgang.

Pighvarren er i stand til at danne hybrider med slethvarren – en krydsning som har været beskrevet under navnet *Rhombus hybridus* Malm, 1877. Hybriderne kendes både fra udlandet og Danmark, men det er ikke mange konkrete fangster, der kendes. Smitt (1892) nævner, at et eksemplar på 56 cm blev fanget ved Skagen i april 1871, og at et andet på 62 cm blev fanget samme sted i november 1880. Lönnberg (1894) skriver, at han i forbindelse med undersøgelser ved Anholt i juni 1894 fandt fem hybrider ud af en samlet fangst på ca. 400 pighvarrer og slethvarrer, så tilsyneladende var hybriderne ikke så sjældne, som man hidtil havde troet. En notesbog fra Biologisk Station med optegnelser over sjældne fangster nævner, at en hybrid på 37 cm blev fanget mellem Æbelø, Endelave og Juelsminde den 17. juli 1961. Nielsen (1994) omtaler en pighvarre på 44 cm med fortykkede skæl i stedet for benknuder – sandsynligvis også en hybrid. Fisken blev taget i trawl mellem Skagen og Strandby i 1993, og ifølge oplysninger fra Skagen var der i de foregående år fanget flere fisk af denne type nær Skagen. Omkring 2011 blev en hybrid fanget på Lappegrunden i Øresund (pers. komm. Martin Hubert). Fiskeatlasset har fra en af de frivillige snorklere også modtaget en hybrid på 38 cm fanget under UV-jagt ved Kikhavn nær Hundested den 11. oktober 2015. Krydsningerne er også lavet kunstigt, for at finde ud af, om de var egnede til opdræt. Det bedste resultat fik man ved at krydse hun-pighvarrer med han-slethvarrer (Liewes 1984), men hybriderne opdrættes så vidt vides ikke i kommerciel skala.

Det officielle danske navn er almindelig pighvarre, men i de fleste sammenhænge kaldes den blot pighvarre. Det er et navn, der blev brugt allerede i 1700-tallet (Müller 1776) og sandsynligvis også tidligere. Ganske ofte ser man den korte form ”pighvar” brugt, og ifølge Dansk Sprognævn er dette det korrekte. Set fra en zoologisk vinkel må det dog betragtes som uheldigt, da alle andre arter (slethvarren undtaget) i både hvarrefamilien (Bothidae), pighvarrefamilien (Scophthalmidae), storskællede hvarrer (Citharidae) og stortandede hvarrer (Paralichthyidae) har danske navne, hvor kun den lange form benyttes. I hovedparten af faglitteraturen er det da også den lange form, der bruges, mens den korte form er mere brugt i befolkningen. Diskussionen om, hvorvidt den korte eller lange form skal bruges, er for øvrigt heller ikke ny. Allerede Krøyer (1843-45) skriver, at begge former optræder, og at den korte er den mindst rigtige. Lokalt har den herhjemme tidligere også været kendt under navne som botte og trindbutte, men ingen af disse benyttes længere. Især tidligere så man også pighvarren omtalt som ”havets fasan” – et navn der stammer fra de gamle

romere og henviser til dens fremragende smag. Det latinske slægtsnavn *Scophthalmus* betyder ”ugleøjet”, hvilket sandsynligvis hentyder til de vidt adskilte øjne (Kullander & Delling 2012). Artsnavnet *maximus* hentyder til størrelsen.

Udseende og kendetegn

Pighvarren hører til de venstrevendte fladfisk, idet højre øje ved forvandlingen til bundformen vandrer over på venstre side af kroppen. Højrevendte eksemplarer optræder dog i sjældne tilfælde. Kroppen er meget høj og bred. Tykkelsen er som regel ca. 10 % af længden (voksende med størrelsen), og største højde (uden finner) går mindre end to gange op i totallængden (Otterstrøm 1914). Selve kropsskiven er nærmest rombeformet. Med finner (uden halefinnen) er kroppen næsten cirkulær. Der er en tydelig halerod, der er bredere end lang. Hovedet er meget stort og indeholder ca. 3-3,5 gange i totallængden (Winther et al. 1907). Munden er påfaldende stor og kan spiles vidt op, så den danner et kort rør. Kæberne er kraftige, og underkæben er tydeligt længere end overkæben. Læberne er tynde. I både over- og underkæben findes et stort antal spidse og krumme tænder, der sidder i flere tætte rækker. På plovskærbenet sidder fortil nogle få, små tænder, mens der ikke er tænder på ganebenene (Winther et al. 1907). Der er ikke hul i skillevæggen mellem højre og venstre sides gællehuler. Øjnene er små (meget mindre end snudelængden), og de sidder langt fra hinanden. Fra øjets iris går en lille, men meget iøjnefaldende lap ind over pupillen. Øjesiden mangler næsten fuldstændig skæl, men er i stedet forsynet med et antal spidse benknuder, der varierer meget i antal og størrelse. Som regel er de meget mindre end øjets diameter, og især på hovedet er de meget små (Wheeler 1969). Der kan undertiden også være benknuder på blandsiden, men her er antallet ganske lavt. Mellem benknuderne er huden nubret og ujævn og minder nærmest om huden hos en skrubbetude. Hudens struktur kommer af, at den er forsynet med tomme skælsække (Smitt 1892). Ynglen mangler benknuder. Sidelinjen slår en stor bue over brystfinnerne, men er ellers lige. Den består af 76-90 rørformede benstrukturer (Andriashev 1954). På blandsiden er den undertiden uregelmæssig i sit forløb.

Finnerne består udelukkende af bløddstråler. Rygfinnen har 57-80 finnestråler (Nielsen 1986), og den begynder langt fremme et stykke foran det øverste (højre) øje. De forreste stråler i rygfinnen er ugreneede eller kun svagt greneede, og kun spidserne er fri af finnehuden. Rygfinnens bageste stråler når ikke ind på undersiden af haleroden. Gatfinnen består af 42-58 finnestråler, og ligesom rygfinnen fortsætter den ikke om på bagsiden af haleroden. Gatfinnen begynder langt fremme lige bag gattet, der sidder lidt inde på blandsiden. Der er ingen gatpig. Brystfinnerne er små – blandsidens en smule mindre end øjesidens. De består af 11-12 finnestråler. Bugfinnerne sidder noget længere fremme end brystfinnerne. De har hver 6 finnestråler, og basis af øjesidens bugfinne er kun en smule længere end basis af blandsidens. Øjesidens bugfinne sidder i bugranden (blandsidens lidt omme på blandsiden), og da strålerne ikke sidder tæt sammen ved basis, minder den nærmest om en forlængelse af gatfinnen, fra hvilken den dog er adskilt. Halefinnen er afrundet (konveks), men med tydelige hjørner.

Farven er meget variabel, og fiskene kan hurtigt ændre den efter omgivelserne, så de er godt kamuflerede. Øjesiden er oftest grålig, brunlig eller sandfarvet, og den kan være både næsten ensfarvet og stærkt plettet og mønstret. Ofte er der en mørkegrøn marmorering, men også brune og sorte pletter er som regel til stede. Undertiden er der også lyse eller hvide pletter. Blandsiden er normalt hvidlig, men den kan have mørkere partier.

Pighvarren er næst efter helleflynderen den største af vore fladfisk. De fleste forfattere angiver en maksimal længde på ca. 100 cm og en maksimal vægt på 25 kg. Udokumenterede oplysninger om meget større pighvarrer findes. Den franske naturhistoriker Guillaume Rondelet, skal have set et eksemplar på ca. 230 cm i 1500-tallet (Rondelet 1555; Yarrell 1836), og Curry-Lindahl (1985) skriver, at man i 1300-tallet ikke sjældent fangede pighvarrer på over to meter. Selvom det hårde fiskepres i nutiden uden tvivl har gjort de helt store og gamle eksemplarer mere fåtallige, tyder en

sådan størrelse på en forveksling med helleflynderen. Det samme gælder sikkert for to kæmpestore engelske pighvarrer, som nævnes af Yarrell (1836). Den første var på 70 pund (31,7 kg) og blev fanget ved Plymouth i 1730, og den anden på 190 pund (86 kg) blev fanget den 18. februar 1832 nær Whitby. Smitt (1892) skriver, at der er fanget en pighvarre på 16 kg ved Kullen, og at der er beretninger om et eksemplar på 20 kg fra Nordsøen eller Irland. I ICES-regi er der registreret pighvarrer op til 88 cm, men der er ingen angivelse af vægten (Velasco et al. 2015).

Krøyer (1843-45) nævner, at pighvarrerne ved Hirsholmene ikke sjældent nåede en vægt af 12 kg. Der er fundet oplysninger om større eksemplarer fra Danmark, men de allerstørste er desværre ikke dokumenterede. I Nordisk Tidsskrift for Fiskeri fra 1874 nævnes, at der i 1873 blev fanget en pighvarre på mellem 35 og 35 kg i Øresund. Også her kan man godt få mistanke om, at der er tale om en helleflynder. I Dansk Fiskeritidende nr. 5, 1905 står der, at der blev fanget pighvarrer op til 17 kg i Øresund i slutningen af 1800-tallet, og dette lyder mere troværdigt. I maj 1957 blev en pighvarre på godt 80 cm og 14,75 kg ifølge flere medier fanget ved Lundeberg på Østfyn. I Dansk Fiskeritidende nr. 30, 1989 er der et foto af en pighvarre på 15,5 kg, som blev landet i Thorsminde. Desværre er det præcise fangststed ikke oplyst. Den bedst dokumenterede af de store pighvarrer fra Danmark er en rogtung hun-pighvarre på 75 cm og 12,5 kg, der blev fanget ud for Ålsgårde den 22. maj 2010. Fisken blev leveret til Øresundsakvariet, der dog satte den ud igen samme år. Under erhvervsfiskeri er der registreret flere pighvarrer på 85-86 cm i Nordsøen og Kattegat i de seneste årtier, men vægten på fiskene er i de fleste tilfælde desværre ikke kendt. Den største pighvarre, der er registreret i nyere tid, er et eksemplar på 22 kg (renset vægt), som blev fanget i Nordsøen omkring 1990 (pers. komm. Per Jensen). Den officielle danske lystfiskerrekord er fanget i Øresund. Fisken, der målte 82 cm og vejede 11,2 kg, blev fanget den 6. marts 1999 ved Kobberværket (i svensk farvand). Nogle år senere skal en lystfisker have fanget en pighvarre på 11,1 kg nær Helsingør. I den egentlige Østersø bliver pighvarrerne ikke nær så store som i resten af udbredelsesområdet, og eksemplarer over 60 cm er meget sjældne.

Forvekslingsmuligheder

Fra de andre venstrevendte fladfisk i vore farvande kendes pighvarren let på, at øjesiden (ynglen undtaget) har tydelige spidse benknuder og mangler skæl. Den (og slethvarren) adskiller sig også fra de øvrige på kropsformen, der er næsten cirkelrund (ryg- og gatfinne medregnet), samt på de små og vidt adskilte øjne. Desuden kan pighvarren blive noget større end de øvrige hvarrer.

Fra slethvarren, som pighvarren minder mest om og særligt som yngel forveksles med, kendes den på de førnævnte benknuder, hvor slethvarren er skælklædt og glat. Et andet godt kendetegn er de forreste rygfinnestråler, der hos pighvarren er svagt grenede og kun fri fra finnehuden i den yderste del, mens de er stærkt forgrenede og har karakteristiske trævlede forlængelser hos slethvarren. Pighvarren er endvidere lidt højere i kroppen og noget tykkere end slethvarren.

Fra bestandene i Sortehavet og den tilstødende del af Middelhavet, der for tiden regnes som en selvstændig art (sortehavspighvarre), men som måske blot bør kaldes en geografisk variant, kendes den almindelige pighvarre på, at benknuderne som regel er meget mindre end øjets diameter, mens de normalt er større end øjets diameter hos sortehavspighvarren. Desuden har den almindelige pighvarre sjældent benknuder på blindside, mens sortehavspighvarren som regel har benknuder på begge sider. Der findes dog talrige eksempler på afvigelse af begge karakterer.

Udbredelse

Generel udbredelse

Pighvarren er udbredt i Nordøstatlanten fra Island og Nordnorge til Marokko i Nordvestafrika (Jónsson & Pálsson 2006). Desuden findes den i Middelhavet. Mange forfattere skriver, at arten også findes i Sortehavet, men her drejer det sig som nævnt muligvis om en anden art. Ved New Zealand har man ifølge Muus (1970) udsat arten med succes, men om den stadig findes her er uvist,

for den nævnes ikke i det seneste bogværk om New Zealands fisk (Roberts et al. 2015). Der er også foretaget udsætninger ved bl.a. Chile, Kina og Det Kaspiske Hav, men her er der ikke opstået ynglebestande.

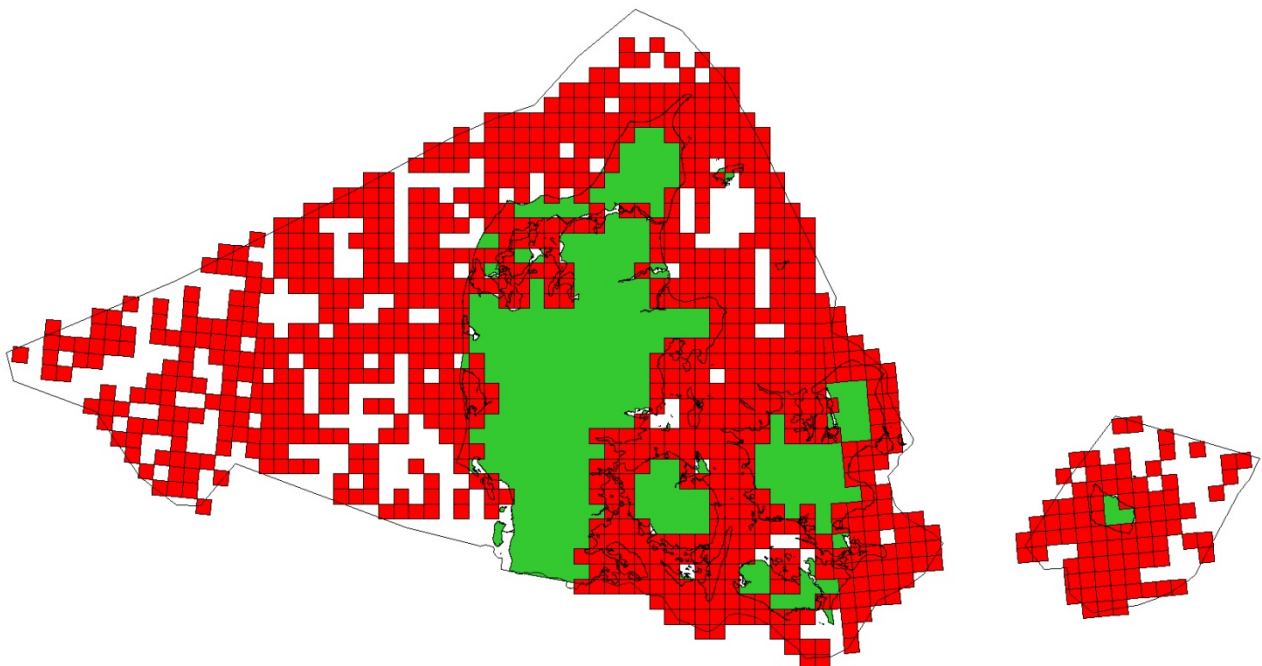
Ved Sydszkandinavien er den vidt udbredt, og udbredelsen strækker sig langt ind i Østersøen, og selv et stykke nord for Gotland er den almindelig. Den er dog ret fåtallig i Den Botniske Bugt (Kullander & Delling 2012).

Man ved ikke meget om populationsstrukturen, men studier har vist genetiske forskelle mellem pighvarrer fra bestemte områder, især mellem Nordsø- og Østersø-populationer (Nielsen et al. 2004). Denne adskillelse kan skyldes, at bestandene er blevet isolerede fra hinanden, eller som følge af at pighvarrer i Østersøen er bedre tilpasset til at kunne leve ved lave saltholdigheder. Tilpasningen er dog sandsynligvis mere baseret på en såkaldt fænotypisk plasticitet end på egentlig selektion (Florin & Höglund 2007).

Udbredelse i Danmark

Krøyer (1843-45) kommer ikke med nogen detaljeret beskrivelse af pighvarrens udbredelse i vore farvande, men han omtaler fangster fra flere områder og skriver, at pighvarren går langt ind i Østersøen. Winther (1879) skriver, at pighvarren er almindelig udbredt gennem alle vore farvande helt ind til den inderste del af Østersøen. Atlasdatabasen rummer kun ret få oplysninger om konkrete fangster fra før 1950, men herfra og indtil 2019 er der til gengæld mere end 10.000 registreringer. Fangsterne er spredt nærmest overalt i vore farvande, og de viser tydeligt, at der er tale om en vidt udbredt art. Pighvarren findes både langt til havs og helt kystnært. Den er almindelig i mange af vore fjorde og brakvandsområder.

Det er kun i de dybeste dele af Skagerrak, at arten ikke er fundet, og at man ikke kan forventes at finde den. Også i det dybe område øst for Bornholm er den fåtallig. Herudover findes der områder meget få registreringer (fx syd for Læsø og et mindre område sydvest for Bornholm), hvor arten givetvis er almindelig, men hvor kortlægningen er utilstrækkelig, da der sjældent fiskes her.



Figur 1. Udbredelse af pighvarre i danske farvande.

Kortlægning

I kraft af sin store udbredelse og popularitet som spisefisk, stammer fangstdata fra mange forskellige kilder. Hovedparten af registreringerne fra åbent hav stammer fra undersøgelser udført af DTU Aqua og lignende institutioner i vore nabolande, og dækningen har været så god, at der ikke er brugt tid på at skaffe data fra erhvervsfiskeriet i større stil. Hvad angår de kystnære områder er registreringerne af en mere blandet oprindelse. Mange registreringer stammer fra fritidsfiskere – bl.a. DTU Aquas såkaldte Nøglefiskerprojekt, hvor udvalgte fritidsfiskere registrerer deres fangster. Lystfiskere har også bidraget med vigtige oplysninger, og herudover har snorklere og UV-jægere været en vigtig kilde til information. I forbindelse med Fiskeatlassets eget feltarbejde med især rejehov og snorkling, er pighvarren fundet mange steder.

Biologi

Levesteder og levevis

Pighvarrer tåler store udsving i både temperatur og saltholdighed og findes i både saltvand og brakvand. De lever fortrinsvis på et substrat af sand og grus, hvor de kan grave sig ned. Ofte kan man se et svagt omrids af fisken, men typisk er det hovedsagelig øjnene, der er helt synlige. Denne adfærd giver både beskyttelse mod rovdyr og mulighed for at lave overraskelsesangreb mod deres bytte. De undgår normalt områder med udelukkende større sten og alger, men de er almindelige i områder med blandet bund. Ifølge Winther (1879) tilbringer de vinteren på blød bund. Pighvarrer er ifølge Westin & Aneer (1987) overvejende nataktive. Dette stemmer godt overens med resultaterne af Fiskeatlassets snorkling, hvor der er en stor overvægt af natobservationer, men måske hænger det også sammen med, at fiskene ofte kommer tættere på land om natten. Under lystfiskeri fanges pighvarrer nemlig normalt om dagen, så de kan tilsyneladende være aktive på alle tider af døgnet.

Pighvarrer findes helt inde fra kysten og som regel ud til ca. 80 meters dybde (sjældent mere end 30 meter i Østersøen). Velasco et al. (2015) skriver, at arten er registreret ud til 190 meters dybde i ICES-regi, men der er meget få fangster på mere end 125 meters dybde. Der sker både en ændring af opholdsdybden gennem opvæksten, henover døgnet og henover året. De nyforvandlede larver slår sig ned på bunden på lavt på omkring en meters dybde, og generelt forekommer de dybere, jo ældre de bliver. Det er som hovedregel kun de største eksemplarer, der træffes på mere end 100 meters dybde (Velasco et al. 2015). I store dele af vore farvande svømmer pighvarrerne mod kysten om foråret og tilbage mod dybere vand om efteråret. Krøyer (1843-45) nævner dog, at pighvarrerne flere steder også trækker ud på dybere vand i den varmeste periode om året, hvilket passer godt med lystfiskerierfaringer fra fx Vestkysten. Herudover har pighvarrer et bestemt vandringmønster over døgnet, hvor de vandrer mod kysten i skumringen og holder sig på dybere vand om dagen. Pighvarrer er ofte mest almindelige i områder med markant vind- og bølgeeksponering, hvor den begrænsede sigtbarhed kan give bedre beskyttelse mod rovdyr. Dette ser man bl.a. ved Vestkysten.

Pighvarrer er ret hårdføre og tåler håndtering godt. Krøyer (1843-45) nævner, at når fiskerne i Kattegat fangede en stor pighvarre, de ikke solgte med det samme, blev den fortøjet til en pæl eller stor sten med et reb om halen eller gennem munden/gællerne, og her kunne den holde sig levende i lang tid, hvis blot det ikke var for varmt. Krøyer nævner også, at dens sejlivethed blev sat på prøve under transport i fiskekvaserne. Her blev den nemlig hængt lodret i kvasedammen med en snor gennem gælleåbning og mund, så den ikke beskadigede de andre fladfisk på bunden af dammen med sine pigge.

Pighvarrer er generelt meget stationære, og fiskene synes at kunne stedbestemme ud fra bestemte strukturer på bunden. I et udsætningsforsøg fra Østersøen fandt man således 90 % af de genfangne fisk indenfor en radius af 20 km fra udsætningsstedet (Aneer & Westin 1990). Ved et mærkningsforsøg i Skagerrak blev alle genfangster gjort indenfor 50 km fra udsætningsstedet (Bergstad & Folkvord 1997). Dette står i kontrast til den tidligere opfattelse af arten som meget

mobil. Petersen (1894) skriver således i Beretning fra Den danske biologiske Station for 1893, at manglen på større pighvarrer i Østersøen og Bælterne formentlig skyldtes udvandring til Kattegat. Han skriver også, at ynglen, der er talrig i Stockholms Skærgård, formentlig kom langvejs fra, da man ikke mente, at pighvarrer kunne yngle i nærheden.

Fødevalg

Pighvarren er et aktivt rovdyr i alle livets stadier, og den kan fange relativt hurtige byttedyr. Den er både adræt og hurtig i sine angreb og har en flad og kamufleret krop, der giver mulighed for overraskelsesangreb. I modsætning til de fleste andre fladfisk er pighvarren meget aktiv oppe i vandsøjlen, hvor den kan forfølge et bytte i længere tid. Jagten baserer sig ifølge Holmes & Gibson (1983) mere på bevægelighed og hastighed end på overraskelse, men undervandsoptagelser har ofte vist, at nedgravede pighvarrer lynhurtigt griber forbigående bytte (eller eventuelt agn i forbindelse med lystfiskeri).

Pighvarrer er opportuniste, og fødevalget varierer med størrelse, årstid og habitat samt tilgængelighed af bytte (Link et al. 2005). Der er ikke særligt stort overlap i fødevalg fra et livsstadie til et andet, hvilket mindsker den intraspecifikke konkurrence. Den pelagiske yngel æder for det meste planktonorganismer som vandløpper, tangløpper, pungrejer og larver af forskellige andre dyr. Den bundlevende yngel på mere end 30 mm æder hovedsagelig pungrejer, hesterejer og småfisk. De lidt større pighvarrer æder bl.a. sandkutlinger, smelt, brislinger og tobiser (Braber & De Groot 1973; Stankus 2000; Sparrevohn & Støttrup 2008). Fra en størrelse på ca. 20 cm æder pighvarrer næsten udelukkende fisk, og størrelsen af byttefiskene stiger med deres egen størrelse. Vigtige byttefisk er tobiser, brislinger, sild, smelt og skrubber samt yngel af fx hornfisk (Krøyer 1843-45; Braber & De Groot 1973), men der er store lokale forskelle, og nogle forfattere nævner, at også torskefisk og tangnåle samt større krebsdyr er på menuen. Wheeler (1969) skriver, at man nogle få gange har fundet muslinger og orme i maverne, men at pighvarrer ellers sjældent æder hvirvelløse dyr. De kønsmodne fisk tager normalt ikke føde til sig i gydeperioden (Stankus 2000).

Reproduktion og livscyklus

Pighvarrer bliver kønsmodne i en alder på 1-6 år alt efter vækstforhold, og hannerne bliver ofte kønsmodne 1-2 år tidligere end hunnerne (Muus 1970; Munk & Nielsen 2005; Velasco et al. 2015). Modenheden nås i højere grad på baggrund af fiskens størrelse end dens alder, men der er store lokale forskelle. I Kattegat og Skagerrak er hunnerne typisk omkring 30 cm, når de bliver kønsmodne, mens hannerne er ca. 25 cm. I Østersøen bliver hunnerne kønsmodne ved en størrelse på ca. 20 cm, mens hannerne kun er ca. 14-15 cm (Muus 1970; Kullander & Dellling 2012). I Nordsøen har man observeret et stort fald i størrelse og alder ved kønsmodning siden 1960'erne (Jones 1974; van der Hammen et al. 2013). Dette er formentlig et resultat af overfiskeri, ligesom man har set det hos mange andre arter. Hannerne synes for øvrigt alle steder at være i stærkt overtal. I Nordsøen er der fx dobbelt så mange hanner som hunner, og i Østersøen er forholdet nogle steder 10:1 (Poulsen 1950).

Arten gyder overalt i udbredelsesområdet, hvor forholdene er passende, og et mærkningsforsøg fra Østersøen nær Gotland har vist, at pighvarrerne er ret standfaste og gyder i nogenlunde samme område år efter år (Florin & Franzén 2010). Der er variation i gydetidspunkt alt efter området, og temperaturen kan endvidere have betydning for, hvornår gydning finder sted (Marshall & Elliott 1998). I Nordsøen gyder pighvarrerne fra sidst i marts til august (ofte fra maj til august) (Velasco et al. 2015), mens gydning finder sted i Østersøen fra sidst i maj til juli (Stankus 2000). I Adriaterhavet yngler de fra marts til maj (Caputo et al. 2001). Æggene gydes i portioner over flere uger, og gydningen foregår frit i vandsøjlen – ifølge de fleste forfattere oftest på 5-40 meters dybde. De mange danske observationer af gydemodne pighvarrer på helt lavt vand om foråret tyder på, at fiskene også yngler helt kystnært.

Pighvarren er en meget frugtbar fisk med en gennemsnitlig produktion på 8-10 mio. æg, og de fleste forfattere skriver, at der kan være op til 15 mio. æg i hver hun. Generelt er frugtbarheden større i Østersøen end i Nordsøen med henholdsvis 2.034 og 1.078 æg i gennemsnit pr. gram kropsvægt (Stankus 2003). Æggene måler 0,91-1,2 mm i diameter (Ehrenbaum (1905-1909)). De er normalt pelagiske og har en relativt stor oliedråbe, der giver opdrift. De kan dog kun holde sig flydende i vandsøjlen ved saltholdigheder over 20 ‰, så i Østersøen synker de ned på bunden, og de er derfor afhængige af, at bundvandet ikke er iltfattigt. Man har set gydning helt inde i Den Finske Bugt (Otterstrøm 1914), og ifølge Bagge (1981) kan gydning ske med succes ned til 6-7 ‰ salt.

Klækning kan kun foregå ved temperaturer over 10 °C (Iglesias et al. 1995), og selv ved konstant temperatur er der stor variation i ægudviklingen. Larverne måler 2,14-2,8 mm ved klækningen, der normalt sker efter 7-9 dage (Ehrenbaum 1905-1909; Andriashev 1954; Miller & Loates 1997). Indtil en størrelse på ca. 10 mm er larverne symmetriske, og herefter begynder forvandlingen (metamorfosen), så de får den "typiske" fladfiskeform. Samtidig bliver de ført med strømmen mod lavvandede områder ved kysten, hvor de slår sig ned. For larver fra Nordsøen er forvandlingen færdig, når de er nået en gennemsnitslængde på ca. 30 mm, hvilket kan ske efter 68 dage ved 16 °C (Jones 1972, 1973). Den spæde yngel træffes ved kysterne mange steder i vore farvande, hvilket tyder på gydning mange forskellige steder i vore farvande.

Pighvarrer kan opnå en høj alder – ifølge flere forfattere op til ca. 50 år. I Nordsøen har man fundet op til 38 år gamle pighvarrer (Jones 1974), men kun en meget lille andel af fiskene bliver mere end 10 år. Allerede som 8-årige er aldersgruppen nede på omkring 5 % af totalbestanden (ICES 2017).

Vækst og økologi

Pighvarren er en hurtigt voksende fladfisk med stærkt temperaturafhængig vækst, hvilket betyder, at væksten fortrinsvis finder sted fra maj til oktober (Støttrup et al. 2002). Den optimale temperatur ligger på 16-20 °C, og væksten er dårlig ved temperaturer på 8-11 °C (Imslund et al. 1996), men optimum kan variere fra område til område (Burel et al. 1996). Pighvarrer fra Nordsøen har optimal vækst ved 20-35 ‰ (Karås & Klingsheim 1997). I Bælthavet ligger optimum omkring 15 ‰ (Kuhlmann og Quantz 1980), mens fisk i Østersøen trives (og yngler) ved saltholdigheder helt ned til 6-7 ‰ (Nissling et al. 2006, 2013). Vækstraten hos pighvarrer fra Atlanterhavet og Nordsøen er højere end i Østersøen, Middelhavet (og Sortehavet) (Robert & Vianet 1988; Kullander & Delling 2012). Den hurtigste vækst finder sted i de første tre år, hvor pighvarrer i det nordlige Kattegat fx vokser 8-10 cm om året. I den mellemste Østersø måler pighvarrerne kun 13-16 efter tre år (Muus 1970). Day (1884) skriver, at nogle pighvarreunger i akvariet i Southport i England opnåede en vægt på 10 kg på kun 4 ½ år. Hunnerne vokser hurtigere end hannerne, og de opnår en større maksimalstørrelse.

Pighvarren optræder normalt ikke i så store tætheder, at den kan formodes at have en væsentlig regulerende betydning for sine byttedyr. Der er dog et næsten fuldkomment sammenfald af levested og levevis med slethvarren, hvilket umiddelbart kunne tyde på stor konkurrence mellem arterne. Et studie af fødesøgningsadfærden hos de to arter viste dog, at hele 70 % af pighvarrens angreb på bytte foregik oppe i vandsøjlen, mens det tilsvarende tal for slethvarren kun var 6 %, så formentlig er der også forskel i artsfordelingen af byttefiskene, hvilket er med til at begrænse konkurrencen (Holmes & Gibson 1983). En undersøgelse fra Portugal viste en større diversitet i føden for de to arter, end man tidligere har fundet, og det blev konkluderet, at fødekonkurrencen var lav (Vinagre et al. 2011). Konkurrencen mellem larverne minimeres ved lidt forskudte yngletider og forskelle i larvernes størrelser (van der Hammen et al. 2013). Ved Irland blev slethvarreynglen primært bundlevende i marts-april, mens det samme skete i juni-juli for pighvarrerne (Haynes et al. 2011). Pighvarren og skrubben, som ofte lever i samme område, har et endnu mere begrænset fødeoverlap (ca. 5,6 %), for mens pighvarren går efter relativt hurtige byttedyr i vandsøjlen, æder skrubben

fortrinsvis langsomme dyr, der lever ved bunden (Florin & Lavados 2010). Der er ingen viden om, at pighvarren er et vigtigt bytte for andre arter.

Forvaltning, trusler og status

Der er ikke foretaget en international rødlistevurdering af IUCN, så det overordnede trusselsniveau er ikke kendt. Lokalt har man dog set store udsving. Nordsøbestanden havde sit højdepunkt i de tidlige 1980'ere, hvor gydebestanden var på ca. 15.000 ton. I 2017 var gydebestanden på 10.000 ton, efter at den har været nede på 5.000 ton omkring år 2000 (ICES 2017). I Skagerrak og Kattegat er gydebestanden ikke fastlagt, men den synes umiddelbart at være stabil. Heller ikke for Østersøbestanden er gydebestanden fastlagt, men denne synes at vise en svag stigning de senere år efter at have været nedadgående i en årrække som følge af intensiveret fiskeri (se *Menneskets udnyttelse*). Rekrutteringen til alle bestande er meget variabel uden nogen gennemgående tendens. Muus (1970) skriver, at pighvarren tåler det intensive trawlfiskeri bedre end mange andre fladfisk, da den ofte holder til på steder med store sten og klipper, hvor der sjældent fiskes.

Da der ikke eksisterer et specifikt fiskeri efter pighvarre, er der ikke særlige forvaltningsplaner for arten. I Nordsøen forvaltes den sammen med slethvarren, da begge arter hovedsagligt landes som bifangst. Reguleringer af fiskeri, der har pighvarrer som bifangst (fx bomtrawlere), påvirker naturligvis bestanden, og dette fiskeri er blevet begrænset gennem en række forordninger.

De fleste lande har fastsat mindstemål for arten. Herhjemme har der været fastsat mindstemål siden 1907 (Otterstrøm 1914). I en længere årrække har der været et mindstemål på 30 cm i alle danske farvandsområder, men det blev ændret i 2018, så det nu kun gælder for Østersøen og Bælterne. I de øvrige farvande er der nu intet mindstemål. Arten er ikke beskyttet af en fredningstid i danske farvande.

Menneskets udnyttelse

Pighvarren er en højt estimeret spisefisk, og Krøyer (1843-1845) skriver, at den anses for at være (og har været det i årtusinder) den fortrinligste af alle fladfisk, som ofte bliver tildelt samme plads blandt fiskene, som fasanen har blandt fuglene. Da den er forholdsvis fåtallig de fleste steder, har fangsterne dog aldrig været i nærheden af andre populære fladfisk som fx rødspætten, og de fleste steder må pighvarren blot opfattes som en kærkommen bifangst – typisk i trawlfiskeriet. Også blandt fritidsfiskere er pighvarren en meget populær fisk, og mange fritidsfiskere sætter garn målrettet efter pighvarrer.

I Nordsøen var det fra 1950'erne og nogle årtier frem især fiskere fra Storbritannien, der landede pighvarrer, og de stod dengang for ca. 50 % af landingerne. I de senere år har Holland taget over, og i 2017 er Holland det land, der lander de største mængder (50-60 %). Samlet landes typisk 5-7.000 ton om året. I Danmark, der de senere år har landet næstflest, findes der et målrettet fiskeri efter pighvarrer med garn. I 2017 var den danske fangst fx 490 ton fra Nordsøen, 110 ton fra Skagerrak og 40 ton fra Kattegat. I Østersø-området var der før jerntæppets fald i 1989 ikke stor afsætning af pighvarrer og dermed ikke et direkte fiskeri. Dette ændrede sig med de nye afsætningsmuligheder og stigende priser, og fiskeriet i De Baltiske Lande intensiveredes kraftigt (Draganik et al. 2005). Bestanden blev overfisket, og landingerne faldt fra 1.210 ton i 1996 til kun 310 ton i 2006 og er fortsat på lavt niveau. I 2017 blev der landet 264 ton, hvoraf Danmark landede de 100 ton.

Som følge af det generelt lave fiskeriudbytte af den ellers meget værdsatte fisk, er der sket en massiv udvikling af pighvarreopdræt (Ruyet 2010). Udviklingen af dette opdræt startede i Skotland 1970'erne (Danancher & Garcia-Vazquez 2007), og arten er velegnet til opdræt, da den er let at få til at yngle, vokser godt, tåler stress godt og indbringer en høj pris. I 1986 var mængden af opdrættede pighvarrer i Europa omkring 1.000 ton, og det er steget til ca. 5.000 ton i de senere år – samme størrelsesorden som fiskeriudbyttet. Spanien er med ca. 50 % af mængden den største

europæiske producent. I Kina er produktionen imidlertid mange gange højere end i Europa (Larsen et al. 2012). I Danmark startede produktionen i 1980'erne, og der er produceret fisk både i spisestørrelse og små udsætningsfisk til opdræt i andre lande som fx Tyskland og Spanien (Anon. 1982; Anon. 1990; Støttrup & Sparrevohn 2010). Det blev dog ikke den succes, som man havde regnet med i 1990'erne – bl.a. fordi opdrætsanlæggene er meget dyre at etablere (Larsen et al. 2012). Under opdræt kan pighvarrer opnå kommerciel salgsstørrelse på 13 måneder (Robert & Vianet 1988), og opdrættet kan ske med tilførsel af ca. 20 % vegetabiliske ingredienser til foderet, hvilket sparer på fiskemelet, som udgør en stigende omkostning (Regost et al. 1999).

Noget andet, man har gjort for at forøge mængden af pighvarrer til konsum, er en egentlig ophjælpning af bestanden ved udsætning af opdrættet yngel. Dette er sket både herhjemme og i Norge, Belgien og Spanien (Delbare & De Clerck 2000; Danancher & Garcia-Vazquez 2007). Arten har vist sig at være velegnet til udsætning, da den kan skaffes fra opdræt og som nævnt er robust og ikke bliver stresset af ved håndteringen. Desuden er den god til at tilpasse sig nye forhold (Paulsen & Støttrup 2004; Lazhar et al. 2012). Atlasdatabasen rummer oplysninger om udsætninger i danske farvande tilbage til fra 1989, og samlet er der udsat langt over 1. mio. pighvarrer. Udsætningerne har fundet sted mange forskellige steder i de indre farvande, og de udsatte fiske har typisk været mellem 3 og 20 cm. Nogle af de udsatte fisk er produceret i Danmark, men der er også udsat pighvarrer fra Norge, Skotland og Tyskland, hvilket må betragtes som uheldigt, da det som nævnt har vist sig, at der er genetisk forskel på stammerne i forskellige dele af vore farvande. De undersøgelser, der er lavet i forbindelse med udsætningerne, har vist, at der kan være en høj dødelighed blandt de udsatte fisk (op til 14 % pr. dag i de første dage efter udsætning), og det har vist sig vigtigt at de juvenile gennemgår en tilvænningsperiode, hvor de tilpasser sig fødevilkår og bundforhold afskærmet fra rovdyr (Støttrup & Sparrevohn 2007, 2010). Ellers viser de udsatte fisk samme vækstrate som de oprindelige pighvarrer i områderne, og udvandring fra udsætningsområderne er begrænset. Cirka 8 % af de udsatte juvenile skal kunne genfanges, for at et sådant udsætningsprogram er økonomisk rentabelt (Støttrup & Sparrevohn 2007).

I de seneste årtier er pighvarren blevet en populær sportsfisk, der fiskes målrettet efter, mens den tidligere hovedsagelig optrådte som en kærkommen bifangst. Små eksemplarer fanges jævnligt under fiskeri med fx sandorm og børsteorm, men det målrettede lystfiskeri foregår som regel med tobiser eller fiskestrimler som agn. Agnene fiskes aktivt, da pighvarrerne som nævnt ofte jager frit i vandet. Oftest fiskes fra båd, men nogle steder i landet (fx ved Vestkysten) kan man især forår og efterår fange fiskene helt inde på knædybt vand.

Pighvarren er også en af de mest værdsatte arter under såkaldt UV-jagt, hvor snorkeldykkere jager fisk med harpun, kniv eller blot hænderne – en fritidsbeskæftigelse der er vundet meget frem de seneste år. Pighvarren er en af de arter, der ofte fanges med hænderne, for fiskene stoler nemlig så meget på deres egen kamuflage, at de ofte bliver liggende, når en snorkedykker nærmer sig. De fleste UV-jægere er meget hemmelighedsfulde, når det kommer til de specifikke fangstpladser, for ofte kan den samme lille grusplet kaste flotte fisk af sig gang på gang.

Referencer

- Andriashev, A.P. 1954. Fishes of the Northern Seas of the U.S.S.R. (Ryby severnykh morei SSSR). Translated from Russian, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1964.
- Aneer, G. & Westin, L. 1990. Migration of turbot (*Psetta maxima* L.) in the northern Baltic proper. Fisheries Research 9: 307-315.
- Anon. 1982. Ensted-projektet: Ørreder i kølevandet. Dansk Fiskeri Tidende 50-51: 52.
- Anon. 1990. Fiskeopdræt i kølevand. Dansk Fiskeri Tidende 9: 6.

- Bagge, O. 1981. Demersal fishes. P. 311-333 in: Voipio, A. (ed.) The Baltic Sea. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York.
- Bailly, N. & Chanet, B. 2010. *Scophthalmus* Rafinesque, 1810: The valid generic name for the turbot, *S. maximus* (Linnaeus, 1758) (Pleuronectiformes: Scophthalmidae). *Cybium* 34(3): 257-261.
- Bergstad, O.A. & Folkvord, A. 1997. Dispersal of tagged juvenile turbot *Scophthalmus maximus* on the Norwegian Skagerrak coast. *Fisheries Research* 29: 211-215.
- Braber, L. & De Groot, S.J. 1973. The food of five flatfish species (Pleuronectiformes) in the southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 6: 163-172.
- Burel, C., Person-Le Ruyet, J., Gaumet, F., Le Roux, A., Sévère, A. & Boeuf, G. 1996. Effects of temperature on growth and metabolism in juvenile turbot. *Journal of Fish Biology* 49: 678-692.
- Caputo, V., Candi, G., Colella, S. & Arneri, E. 2001. Reproductive biology of turbot (*Psetta maxima*) and brill (*Scophthalmus rhombus*) (Teleostei, Pleuronectiformes) in the Adriatic Sea. *Italian Journal of Zoology* 68: 107-113.
- Chanet, B., 2003. Interrelationships of scophthalmid fishes (Pleuronectiformes: Scophthalmidae). *Cybium* 27(4): 275-286.
- Curry-Lindahl, K. 1985. Våra fiskar. Havs- och sötvattensfiskar i Norden och övriga Europa. P.A. Norstedt & Söners Förlag.
- Danancher, D. & Garcia-Vazquez, E. 2007. Genetic effects of domestication, culture and breeding of fish and shellfish, and their impacts on wild populations. Turbot – *Scophthalmus maximus*. P. 55-61 in: Svåsand, T., Crosetti, D., Garzía-Vásquez, E. & Verspoor, E. (eds.). Genetic impact of aquaculture activities on native populations. 6th Framework plan of the European Commission.
- Day, F. 1880-1884. The fishes of Great Britain and Ireland. Vol I-II. Williams & Norgate.
- Daan Delbare and Rudy De Clerck 2000. Release of reared turbot in Belgian coastal waters as a tool for stock Enhancement. Sustainable Aquaculture Development. CM 2000/O:02.
- Danancher, D. & Gracia-Vazquez, E. 2007. Turbot - *Scophthalmus maximus*. P. 55-61 in: Svåsand, T., Crosetti, D., Gracia-Vázquez, E. & Verspoor, E. (lead editors). Genetic impact of aquaculture activities on native populations. European network (EU contract n. RICA-CT-2005-022802). Final scientific report, July 2007.
- Draganik, B., Maksimov, Y., Ivanov, S. & Psuty-Lipska, I. 2005. The status of the turbot *Psetta maxima* (L.) stock supporting the Baltic fishery. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* 1: 23-53.
- Ehrenbaum, E. 1905-1909. Eier und Larven von Fischen des Nordischen Planktons. Verlag von Lipsius & Tischer.
- Eschmeyer, W.N., Fricke, R. & van der Laan, R. (eds.) 2019. Catalog of Fishes: Genera, species, references. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Florin, A.-B. & Höglund, J. 2007. Absence of population structure of turbot (*Psetta maxima*) in the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 16: 115-126.

- Florin, A.-B. & Franzén, F. 2010. Spawning site fidelity in Baltic Sea turbot (*Psetta maxima*). Fisheries Research 102: 207-213.
- Florin, A.-B. & Lavados, G. 2010. Feeding habits of juvenile flatfish in relation to habitat characteristics in the Baltic Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 86: 607-612.
- Froese, R. & Pauly, D. (eds.) 2019. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.
- Haynes, P.S., Brophy, D. de Raedemaeker, F. & McGrath, D. 2011. The feeding ecology of 0 year-group turbot *Scophthalmus maximus* and brill *Scophthalmus rhombus* on Irish west coast nursery grounds. Journal of Fish Biology 79: 1866-1882.
- Holmes, R.A. & Gibson, R.N. 1983. A comparison of predatory behaviour in flatfish. Animal Behaviour 31: 1244-1255.
- ICES WGNSSK 2017. Report of the ICES Advisory Committee. ICES CM 2017/ACOM:21.
- Iglesias, J., Rodríguez-Ojea, G. & Peleteiro, J.B. 1995. Effects of light and temperature on the development of turbot eggs (*Scophthalmus maximus*, L.). ICES Marine Sciences Symposium 201: 40-44.
- Imsland, A.K., Sunde, L.M., Folkvord, A. & Stefansson, S.O. (1996). The interaction of temperature and fish size on growth of juvenile turbot. Journal of Fish Biology 49: 926-940.
- Jones, A. 1972. Studies on egg development and larval rearing of turbot, *Scophthalmus maximus* L., and brill, *Scophthalmus rhombus* L., in the laboratory. Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom 52: 965-986.
- Jones, A. 1973. The ecology of young turbot, *Scophthalmus maximus* (L.), at Borth, Cardiganshire, Wales. Journal of Fish Biology 5: 367-383.
- Jones, A. 1974. Sexual maturity, fecundity and growth of the turbot *Scophthalmus maximus* L. Journal of the Marine Biology Association of the United Kingdom 54: 109-125.
- Jónsson, G. & Pálsson, J. 2006. Íslenskir fiskar. Vaka-Helgafell.
- Karås, P. & Klingsheim, V. 1997. Effects of temperature and salinity on embryonic development of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) from the North Sea, and comparisons with Baltic populations. Helgoländer Meeresuntersuchungen 51: 241-247.
- Krøyer, H. 1843-1845, Danmarks Fiske, Andet Bind. S. Triers Officin, København.
- Kuhlmann, D. & Quantz, G. 1980. Some effects of temperature and salinity on the embryonic development and incubation time of the turbot, *Scophthalmus maximus* L., from the Baltic Sea. Meeresforschung 28: 172-178.
- Kullander, S.O. & Delling, B. 2012. Ryggsträngsdjur: Strålfeniga fiskar, Chordata: Actinopterygii. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet.

Larsen, V.J., Lund, I., Nielsen, R. & Nielsen, M. 2012. Udredning om det aktuelle biologiske og det produktionstekniske vidensniveau samt de forventede relaterede økonomiske konsekvenser ved etablering af produktion af udvalgte nye mulige arter i dansk fiskeopdræt. (Nye arter i dansk akvakultur). Faglig rapport fra Dansk Akvakultur nr. 2012-1.

Lazhar, M., Hela, T., Moncef, B. & Néji, A. 2012. Toxicity of three selected pesticides (Alachlor, Atrazine and Diuron) to the marine fish (turbot *Psetta maxima*). African Journal of Biotechnology 11: 11321-11328.

Liewes, E.W. 1984. Culture, Feeding and Diseases of Commercial Flatfish Species. A.A.Balkema/Rotterdam/Boston.

Link, J.S., Fogarty, M.J. & Langton, R.W. 2005. The trophic ecology of flatfishes. P. 185-212 in: Gibson, R.N. (ed.). Flatfishes. Biology and Exploitation. Blackwell Publishing.

Lönnerberg, E. 1894. Observations on certain Flat-fishes. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 1894. No. 10: 571-588.

Marshall, S. & Elliott, M. 1998. Environmental influences on the fish assemblage of the Humber estuary, U.K. Est. Coast. Estuarine, Coastal and Shelf Science 46: 175-184.

Miller, P.J. & Loates, M.J. 1997. Fish of Britain & Europe. Collins Pocket Guide. HarperCollinsPublishers.

Munk, P. & Nielsen, J.G. 2005. Eggs and larvae of North Sea fishes. Biofolia.

Muus, B.J. 1970. Fisk I+II. I: Hvass, H. (red.). Danmarks Dyreverden Bind 4+5. Rosenkilde og Bagger.

Muus, B.J. & Nielsen, J.G. 1998. Havfisk og fiskeri. Gads Forlag.

Müller, O.F. 1776. Zoologiae Danicae prodromus, seu animalium Daniae et Norvegiae indigenarum characteres, nomina et synonyma imprimis popularum. Hafniae.

Nielsen, J.G. 1986. Scophthalmidae. P. 1287-1293 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 III. Unesco.

Nielsen, J.G. 1994. Forkerte fladfisk. Dyr i Natur og Museum: 30-31.

Nielsen, E.E. Nielsen, P.H., Meldrup, D. & Hansen, M.M. 2004. Genetic population structure of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) supports the presence of multiple hybrid zones for marine fishes in the transition zone between the Baltic Sea and the North Sea. Molecular Ecology 13: 585-595.

Nissling, A., Johansson, U. & Jacobsson, M. 2006. Effects of salinity and temperature conditions on the reproductive success of turbot (*Scophthalmus maximus*) in the Baltic Sea. Fisheries Research 80(2): 230-238.

Nissling, A., Florin, A.-B., Thorsen, A. & Bergström, U. 2013. Egg production of turbot, *Scophthalmus maximus*, in the Baltic Sea. Journal of Sea Research 84: 77-86.

- Norman, J.R. 1931. Notes on the flatfishes (Heterosomata). II. The generic name of the turbot and brill. *Annals and Magazine of Natural History*, series 10, 8(47): 511-513.
- Norman, J.R. 1934. A systematic monograph of the flatfishes (Heterosomata). Vol. 1. Psettodidae, Bothidae, Pleuronectidae. British Museum of Natural History.
- Otterstrøm, C.V. 1914. Danmarks Fauna bd. 15. Fisk II, Blødfinnekisk. G.E.C. Gads Forlag, København.
- Paulsen, H. & Støttrup, J.G. 2004. Growth rate and nutritional status of wild and released reared juvenile turbot in southern Kattegat, Denmark. *Journal of Fish Biology* 65: 210-230.
- Petersen, C.G.J. 1894. Beretning fra Den danske biologiske Station IV. 1893. Kjøbenhavn, Centraltrykkeriet.
- Poulsen, E.M. 1950. Fladfisk (Heterosomata). S. 112-120 i: Brædstrup, F.W., Thorson, G. & Wesenberg-Lund, E. (red.). *Vort Lands Dyreliv*. Andet bind. Fisk, Hvirvelløse dyr, Urdyr. Gyldendalske Boghandel – Nordisk Forlag.
- Regost, C., Arzel, J. & Kaushik, S.J. 1999. Partial or total replacement of fish meal by corn gluten meal in diet for turbot (*Psetta maxima*). *Aquaculture* 180: 99-117.
- Robert, F. & Vianet, R. 1988. Age and growth of *Psetta maxima* (Linné, 1758) and *Scophthalmus rhombus* (Linné, 1758) in the Gulf of Lion (Mediterranean). *Journal of Applied Ichthyology* 4: 111-120.
- Roberts, C.D., Stewart, A.L. & Struthers, C.D. (eds.) 2015. *The Fishes of New Zealand*. Te Papa Press.
- Rondelet, G. 1555. *Libri de Piscibus marinis, in quibus veræ Piscium effigies expressæ sunt*. Lugduni, 1554. fol. *Universæ Aquatiliæ historiæ pars altera, cum veris ipsorum imaginibus*. Ibid.
- Ruyet, J.P.-L. 2010. Turbot culture. P. 125-139 in: Daniels, H.V. & Watanabe, W.O. (eds.). *Practical flatfish culture and stock enhancement*. Blackwell Publishers.
- Smitt, P.A. 1892. *Skandinaviens Fiskar*, Text I. P.A. Norstedt & Söners Förlag, Stockholm.
- Sparrevohn, C.R. & Støttrup, J.G. 2008. Diet, abundance, and distribution as indices of turbot (*Psetta maxima* L.) release habitat suitability. *Reviews in Fisheries Science* 16(1): 338-347.
- Stankus, S. 2000. The nutrition of turbot (*Psetta maxima* L.) in the summer-autumn period. *Acta Zoologica Lituanica* 10: 68-73.
- Stankus, S. 2003. The peculiarities of turbot (*Psetta maxima* L.) biology and their role in the ecosystem of the Baltic Sea coastal zone of Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 13: 217-238.
- Støttrup, J.G. & Sparrevohn, C.R. 2007. Can stock enhancement enhance stocks? *Journal of Sea Research* 57: 104-113.
- Støttrup, J.G. & Sparrevohn, C.R. 2010. Stock enhancement: Europe – Turbot, *Psetta maxima*. P. 219-236 in: Daniels, H.V. & Watanabe, W.O. (eds.). *Practical flatfish culture and stock enhancement*. Blackwell Publishers.

- Støttrup, J.G., Lehmann, K. & Nicolajsen, H. 1998. Turbot, *Scophthalmus maximus*, stocking in Danish coastal waters. P. 301-318 in: Cowx, I.G. (ed.). Stocking and Introduction of Fish. Vol. 26 in: Freshwater and Marine Ecosystems. Wiley-Blackwell.
- Støttrup, J.G., Sparrevohn, C.R., Modin, J. & Lehmann, K. 2002. The use of releases of reared fish to enhance natural populations: a case study on turbot *Psetta maxima* (Linné, 1758). Fisheries Research 59: 161-180.
- Suzuki, N., Nishida, M., Yoseda, K., Üstündag, C. Sahin, T. & Amaoka, K. 2004. Phylogeographic relationships within turbot inferred by mitochondrial DNA haplotype variation. Journal of Fish Biology 65: 580-585.
- van der Hammen, T., Poos, J.J., van Overzee, H.M.J., Heessen, H.J.L. Magnusson, A. & Rijnsdorp, A.D. 2013. Population ecology of turbot and brill: What can we learn from two rare flatfish species? Journal of Sea Research 84: 96-108.
- Velasco, F., Heessen, H., Rijnsdorp, A. & de Boois, I. 2015. Turbots (Scophthalmidae). P. 429-446 in: Heesen, H.J.L, Daan, N. & Ellis, J.R. (eds.). Fish atlas of the Celtic Sea, North Sea, and Baltic Sea. Wageningen Academic Publishers.
- Vinagre, C., Silva, A., Lara, M. & Cabral, H.N. 2011. Diet and niche overlap of southern populations of brill *Scophthalmus rhombus* and turbot *Scophthalmus maximus*. Journal of Fish Biology 79: 1383-1391.
- Wheeler, A. 1969. The Fishes of the British Isles and North-West Europe. MacMillian and Co Ltd., London.
- Westin, L. & Aneer, G. 1987. Locomotory activity patterns of nineteen fish and five crustacean species from the Baltic Sea. Environmental Biology of Fishes 20: 49-65.
- Winther, G. 1879. Prodrömus Ichthyologiæ Danicæ Marinæ. Fortegnelse over de i danske farvande hidtil fundne Fiske. Naturhistorisk Tidsskrift 3. R. 12. B 1-2. H.
- Winther, G., Hansen, H.J. & Jensen A.S. 1907. Zoologia Danica. 2. bind. Fiske. H.H. Thieles Bogtrykkeri.
- Yarrell, W. 1836. A History of British Fishes. John Van Voorst, 3, Paternoster Row.