

# 大菱鲆引进亲鱼与国内累代繁养亲鱼群体的形态特征比较

关 健<sup>1</sup> 刘洪军<sup>1</sup> 官曙光<sup>1</sup> 雷霁霖<sup>2</sup> 陈志信<sup>3</sup> 高 翔<sup>1</sup> 郑永允<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup> 山东省海水养殖研究所, 青岛 266002)

(<sup>2</sup> 农业部海洋渔业可持续发展重点实验室 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071)

(<sup>3</sup> 烟台百佳水产有限公司, 265715)

**摘要** 使用方差分析、主成分分析和聚类分析方法, 分析和比较了法国、西班牙、丹麦3个引进亲鱼群体和国内莱州、海阳、日照3个累代繁养大菱鲆亲鱼群体的形态特征。单因子方差分析表明, 法国与日照群体形态具有较大差异, 日照群体同海阳群体形态趋同, 丹麦群体具高体型特征。主成分分析的第一、二、三主成分贡献率分别为47.07%、28.10%、15.45%, 三者累积贡献率为90.62%; 6个群体整体上形态差异显著, 但不存在无交集的隔离。聚类分析表明, 莱州群体与海阳群体形态最为接近, 二者与法国群体聚为一类; 日照耐高温群体与西班牙群体聚为一类。这两类聚为一大类。丹麦群体与另外5个群体形态差异最大。引进群体的形态学多样性总体高于国内累代繁养群体。

**关键词** 大菱鲆 亲鱼 群体 形态学

中图分类号 S961.3; S965 文献识别码 A 文章编号 1000-7075(2012)03-0048-06

## Analysis on morphological variations among introduced and Chinese farmed turbot *Scophthalmus maximus* parent fish populations

GUAN Jian<sup>1</sup> LIU Hong-jun<sup>1</sup> GUAN Shu-guang<sup>1</sup> LEI Ji-lin<sup>2</sup>  
CHEN Zhi-xin<sup>3</sup> GAO Xiang<sup>1</sup> ZHENG Yong-yun<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup> Mari-culture Institute of Shandong Province, Qingdao 266002)

(<sup>2</sup> Key Laboratory for Sustainable Development of Marine Fisheries, Ministry of Agriculture,  
Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071)

(<sup>3</sup> Yantai Baijia Fishery Limited Corporation, 265715)

**ABSTRACT** Statistical morphological characteristics among three European populations (French, Spanish and Danish) and three Chinese farmed populations (Lai-zhou, Hai-yang and Ri-zhao) of broodstock turbot, *Scophthalmus maximus* were revealed and compared on the basis of eight morphological indices using one-way ANOVA, principal components and clustering dendrogram analysis. The morphological difference among six populations was remarkable, but

山东省良种工程和国家鲆鲽类产业技术体系建设项目(nycytx-50)共同资助

\* 通讯作者。E-mail: zyy19541201@163.com, Tel: (0532)82677800

收稿日期: 2011-05-12; 接受日期: 2011-07-06

作者简介: 关 健(1982-), 男, 博士研究生, 助理研究员, 主要从事海水经济鱼类育种及增养殖研究。E-mail: guanjian35@gmail.com,

Tel: (0532)82655167

there was no isolation without overlap. The results of one-way ANOVA showed that there was notable difference between French and Ri-zhao population, Ri-zhao and Hai-yang population were similar in morphology, and Danish population had the high bodily form. In principal components analysis, three principal components were constructed, and the contribution from the first, second and third principal component were 47.07%, 28.10% and 15.45%, respectively. The cumulative contribution rate was 90.62%. The results of clustering dendrogram indicated that the morphological variations of Lai-zhou and Hai-yang populations were little, and they were similar to the French population. Ri-zhao and Spanish population were similar. The morphological variations between Danish population and other five populations were large. The morphological diversity of three European turbot populations was higher than the three farmed Chinese farmed populations.

**KEY WORDS** *Scophthalmus maximus* Parents Population Morphology

大菱鲆 *Scophthalmus maximus* 原产于东北大西洋沿岸,是欧洲海域的特有鱼种,于1990年被引进到中国,在2000年突破规模化繁育、养殖技术后,大菱鲆立即成为中国北方主要的海水养殖鱼类之一(雷霁霖等2002、2005)。由于引进大菱鲆原种的数量较少、群体规模小、遗传背景不清晰,在苗种生产过程中没有设法避免近交现象;而10年余来较为混乱的累代养殖,又使得近交后代之间不断发生交配、繁殖,产生自交群体(雷霁霖等 2005),大菱鲆的国内累代繁养群体遂逐渐形成。多年来的人工养殖实际是一种对大菱鲆的人为无意识选择和养殖条件适应性筛选,因此可将目前国内累代繁养群体视为比较适应我国养殖条件的大菱鲆品系。但也有研究认为,部分国内大菱鲆越来越不能满足养殖需求,主要表现为生长率下降、养殖周期长和体态退化等(申雪艳等 2004; 雷霁霖等 2005)。

鱼类形态学性状是分类的重要依据,因而研究鱼类形态重要参数,掌握鱼类的外部形态特征,可为选育良种和检测原良种提供依据(于 飞等 2008)。在国内,于 飞等(2008)、马爱军等(2008)都研究了不同地理群体大菱鲆的形态特征,申雪艳等(2004)使用 RAPD 和 SSR 标记分析了法、英、西班牙 3 个大菱鲆群体的遗传多样性。国外的群体遗传研究表明,不同大菱鲆地理群体间,以及不同野生群体间的遗传距离小,遗传分化不显著(Blanquer *et al.* 1992; Bouza *et al.* 1997、2002; Coughlan *et al.* 1998; Nielsen *et al.* 2004)。而国内的养殖群体同引进原种亲鱼群体的形态比较,目前尚未见报道。本研究分别对大菱鲆 3 个引进亲鱼群体和 3 个国内累代繁养亲鱼群体进行了形态测定,使用方差分析、主成分分析和聚类等方法分析了各群体的形态特征,比较了新引进群体与若干年前引进后在国内累代繁养群体形态特征的差异,以期为大菱鲆良种选育提供理论基础和实践依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 亲鱼群体及培育条件

本研究于2008~2010年在山东龙口市烟台百佳水产有限公司进行,6个群体都在该公司养殖、培育。采用完全相同培育条件和管理措施:盐度24~27、全年地下海水温度范围13.4~16.3℃,24 h全黑暗,投喂鳀鱼 *Engraulis japonicus*、小黄鱼 *Pseudosciaena polyactis* 等鲜杂鱼,定期清底、倒池。所研究的大菱鲆亲鱼群体为3个引进群体和比较有代表性的3个国内累代繁养群体(表1)。其中莱州、海阳和日照群体是上述三地养殖的亲鱼群体,均为2001~2003年自法国、西班牙、丹麦引入我国的大菱鲆鱼卵、幼鱼经培育后繁殖的后代,都为子3代( $F_3$ )群体;2006~2008年自这3个国家直接引进的人工繁殖的苗种、人工养殖成鱼,为第一代亲鱼,引进后培育,养殖条件同国内累代繁养群体一致。分别在亲鱼全长生长至350~500 mm时,各群体随机取样30尾,进行形态测定。

## 1.2 形态学指标及测定方法

预先使用 MS-222 轻度麻醉大菱鲆亲鱼后,将其放置在操作平台上,使用钢尺测量全长(TL)、体长(BL)、总高(TH)、体高(BH)、头长(HL),精确至 mm。同一测量人测定全部指标以降低人为误差。使用 SONY H-50 相机逐尾拍照,并记录每尾亲鱼的 PIT 电子标签号(鱼类专用玻璃管标签,英国 Trovan 公司生产)。

## 1.3 统计与分析

将每个个体测量数据之间的比值作为形态度量分析的性状,以消除样本大小差异对形态特征的影响,共 8 个比例性状用于分析(魏开建等 2003)。使用 Excel 2003 对数据进行预处理,所有数据在作统计分析前检验其正态性(Kolmogorov-Smirnov test)和方差同质性(F-max test)。使用 SPSS 11.5 进行以下统计分析。1)单因子方差分析:使用 One-Way ANOVA,并采用 Duncan 法多重比较分析,分别比较 6 个亲鱼群体之间的形态差异,差异的显著性设置为  $P < 0.05$ ;2)主成分分析:对 8 个比例性状进行主成分分析,获得综合指标,绘制第 1、2 主成分散分布图;3)聚类分析:采用欧氏距离的最短距离法进行系统聚类分析,绘制反映形态相似性的树形图。

## 2 结果与分析

### 2.1 6 个大菱鲆群体的样本数量及个体规格

6 个大菱鲆亲鱼群体的观测样本规格见表 1。

表 1 6 个大菱鲆亲鱼群体的观测样本全长规格

Table 1 The total length of six turbot broodstock populations ( $n=30$ )

群体 Population	缩写 Abbreviation	全长 Total length (mm)	
		平均 Mean	范围 Range
法国引进群体 French population	FP	526±30	450~590
西班牙引进群体 Spanish population	SP	385±14	358~417
丹麦引进群体 Danish population	DP	568±36	490~630
莱州养殖群体 Lai-zhou culture population	LP	464±11	450~458
海阳养殖群体 Hai-yang culture population	HP	466±16	440~490
日照养殖群体 Ri-zhao culture population	RP	519±36	470~590

### 2.2 可比性状比较及单因子方差分析

6 个大菱鲆亲鱼群体的数据均符合正态分布,可以用于本研究中的分析。6 个群体的可比性状比值的平均值、标准差及单因子方差分析差异显著性的结果见表 2。6 个大菱鲆亲鱼群体所比较的 8 个量度特征中有 6 个存在 4 个差异水平,两个量度特征存在 3 个差异水平,表明亲鱼群体两两间的差异性较为显著;两两比较表明,丹麦群体有 3 个量度特征(体高/体长、全长/体高、总高/全长)与其余群体都存在显著差异,而这 3 个量度特征均与体高、总高相关,丹麦群体的体高/体长比值显著大于其余 5 个群体,具有高体型的特征。

两两间比较群体间差异显著性,发现丹麦与海阳群体的量度特征都存在显著差异,日照与海阳群体的全部量度特征均无显著性差异;而丹麦同法国、西班牙、莱州群体都有 6 个参数显著差异,法国-日照群体也有 6 个参数存在显著差异。说明丹麦群体同海阳、法国、西班牙、莱州 4 个群体的形态都具有差异;日照与法国群体形态具有较大差异,与海阳群体相近。

### 2.3 主成分分析

对大菱鲆 180 个个体变量进行了主成分分析,并得到其特征值和累积贡献率,6 个群体的 8 个可比性状的

主成分载荷见表 4。结果表明,第 1 主成分贡献率为 47.07%,对其载荷量较大的是总高/体高、全长/体高和头长/体高;第 2 主成分贡献率为 28.10%,对其载荷量较大的是总高/全长和总高/体长;第 3 主成分贡献率为 15.45%,对其载荷量较大的是全长/体长和头长/体长。到第 3 主成分的累积贡献率为 90.62%,达到累积贡献率超过 85%的要求,表明这 3 个因子可以较好地概括 6 个亲鱼群体的形态差异。

表 2 6 个大菱鲆亲鱼群体的可比性状比较及单因子方差分析结果

Table 2 Morphological characteristics comparision and One-way ANOVA of six turbot breeding populations

量度特征 Morphometrical characteristics	$F_{5,174}$	1 法国引进群体 French population	2 西班牙引进群体 Spanish population	3 丹麦引进群体 Danish population	4 莱州养殖群体 Lai-zhou culture population	5 海阳养殖群体 Hai-yang culture population	6 日照养殖群体 Ri-zhao culture population
全长/体长 TL/BL	19.63	$1.234 \pm 0.019^a$	$1.224 \pm 0.020^{ab}$	$1.180 \pm 0.020^c$	$1.214 \pm 0.046^b$	$1.197 \pm 0.018^d$	$1.192 \pm 0.018^{cd}$
体高/体长 BH/BL	9.084	$0.732 \pm 0.054^a$	$0.749 \pm 0.030^{ab}$	$0.774 \pm 0.053^c$	$0.708 \pm 0.040^d$	$0.715 \pm 0.038^{ad}$	$0.745 \pm 0.043^{ab}$
总高/体长 TH/BL	5.142	$1.012 \pm 0.045^a$	$0.967 \pm 0.053^b$	$1.000 \pm 0.064^{ac}$	$0.978 \pm 0.048^{bcd}$	$0.957 \pm 0.043^{bd}$	$0.979 \pm 0.039^{bcd}$
头长/体长 HL/BL	4.911	$0.354 \pm 0.019^a$	$0.355 \pm 0.012^{ab}$	$0.354 \pm 0.020^{ab}$	$0.361 \pm 0.019^{ab}$	$0.344 \pm 0.014^c$	$0.344 \pm 0.015^c$
总高/体高 TH/BH	16.526	$1.385 \pm 0.072^a$	$1.291 \pm 0.062^b$	$1.293 \pm 0.040^b$	$1.382 \pm 0.038^a$	$1.339 \pm 0.037^c$	$1.317 \pm 0.076^{bc}$
全长/体高 TL/BH	18.827	$1.693 \pm 0.110^a$	$1.635 \pm 0.067^b$	$1.530 \pm 0.097^d$	$1.718 \pm 0.067^{ac}$	$1.677 \pm 0.081^{abc}$	$1.605 \pm 0.088^b$
头长/体高 HL/BH	14.151	$0.485 \pm 0.027^a$	$0.475 \pm 0.022^{ab}$	$0.459 \pm 0.033^c$	$0.510 \pm 0.016^d$	$0.482 \pm 0.031^{ab}$	$0.462 \pm 0.029^{bc}$
总高/全长 TH/TL	8.929	$0.819 \pm 0.029^a$	$0.790 \pm 0.045^b$	$0.848 \pm 0.052^d$	$0.805 \pm 0.025^{abc}$	$0.799 \pm 0.035^{bc}$	$0.821 \pm 0.033^{ac}$

注:英文字母上标表示群体间的差异程度。上标相同或包含关系表示差异不显著,上标不同或交集关系表示差异显著

Note: The superscript represents the difference among populations. The same superscripts or containing relation means the differences are not significant; different superscripts or intersection relation means the differences are significant

表 3 大菱鲆亲鱼群体的 8 个形态性状组合的主成分载荷

Table 3 Loadings of three principal components for eight morphological characteristics of turbot populations

性状 Characteristics	主成分 Principle component		
	Pc1	Pc2	Pc3
全长/体长 TL/BL	0.080	-0.050	0.848
体高/体长 BH/BL	-0.842	0.473	0.249
总高/体长 TH/BL	-0.120	0.910	0.352
头长/体长 HL/BL	0.029	0.278	0.833
总高/体高 TH/BH	0.929	0.329	0.033
全长/体高 TL/BH	0.855	-0.477	0.069
头长/体高 HL/BH	0.815	-0.241	0.368
总高/全长 TH/TL	-0.175	0.979	-0.065
各主成分贡献率 Variance explained(%)	47.07	28.10	15.45
累积贡献率 Cumulative percentage(%)	47.07	75.17	90.62

根据各群体个体的第 1、第 2 主成分绘制散点图(图 1),6 个群体均形成相对集中的区域,且相互间交合区域较多,几乎两两之间都有交集。其中重合区域较多的有:法国群体与莱州群体、西班牙群体与海阳群体、丹麦群体与西班牙群体;两两间交集较少的有:丹麦群体与莱州群体、法国与西班牙群体;而海阳群体、日照群体与其余各群体都有较大的交集。

## 2.4 聚类分析

图 2 为大菱鲆群体聚类分析,可见莱州群体与海阳群体形态最为接近,二者与法国群体聚为一类,而日照耐高温群体与西班牙群体聚为一类,这两类聚为一大类,丹麦群体与另外 5 个群体形态差异最大。6 个群体两两间,欧氏距离最小的群体组合是莱州-法国,为 0.060,其次为西班牙-日照(0.063)、莱州-海阳(0.074)、西班

牙-海阳(0.079);欧氏距离最大的群体组合为丹麦-莱州(0.232),其次为法国-丹麦(0.203)。3个国内累代繁养群体间形态相似程度较高。

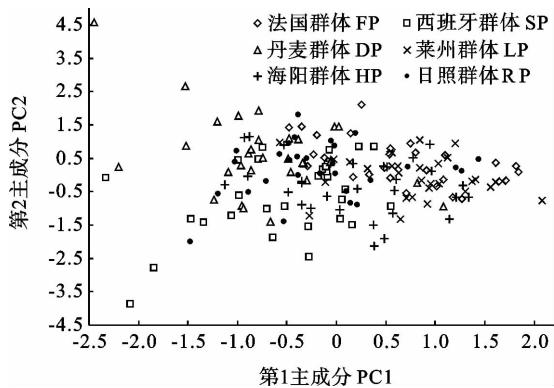


图1 6个大菱鲆亲鱼群体的第1、第2主成分的散布

Fig. 1 Scatter diagram for PC1 and PC2 of turbot from different populations

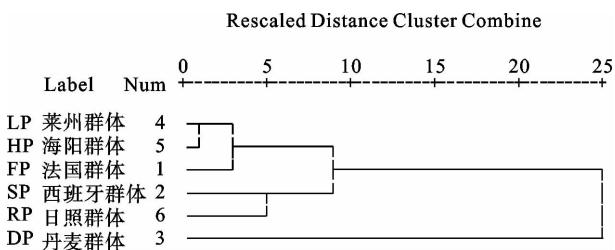


图2 6个大菱鲆亲鱼群体的聚类分析

Fig. 2 Clustering dendrogram of turbot from different populations

### 3 讨论

#### 3.1 聚类分析结果讨论

聚类分析表明3个国内累代繁养群体间形态相似程度较高;莱州、海阳群体同法国群体形态近似,可能与2000~2004年引种大菱鲆高峰期我国自法国引种所占的比重较高有关。单因子方差分析与聚类分析所得出的结论比较一致,如丹麦群体与其他群体存在显著差异;但也有一些结论存在较大差异,如两种分析方法比较海阳与日照群体,所得到的结论差别较大,聚类分析的结论中两个群体形态的相似程度远没有单因子方差分析那样高。方差分析是分析控制变量给观测变量带来的差异程度如何,而聚类分析是按照在性质上的亲疏程度,在没有先验知识的情况下进行自动分类,聚类对“亲疏程度”的测定有两个角度,一是相似程度,二是差异程度(薛薇 2010)。海阳和日照群体的全部参数均无显著差异,表明二者差异程度低,聚类结果显示,两个群体相似程度远稍低,则表明可能整体相似性不高。二者相比较,聚类分析对群体间形态相似性的判定可能更加全面。

#### 3.2 主成分分析结果讨论

主成分分析能够在丢失最少信息的条件下,将原有众多变量浓缩成较少的能够反映原有变量绝大部分信息的综合指标(薛薇 2010)。水生生物中,高天翔等(2003)发现日本绒螯蟹 *Eriocheir japonica* 10个群体和中华绒螯蟹 *E. sinensis* 上海群体的前3个主成分的累积贡献率为75.72%;邹曙明等(2005)发现团头鲂 *Megalobrama amblycephala* 人工同源四倍体、自繁后代、倍间交配后代的前两个主成分累计贡献率为77.97%;魏开建等(2003)发现5种蚌类(Unionidae)的前两个主成分累积贡献率为88.25%。众多学者认为,主成分分析法能够较稳定地反映群体间形态差异。

国内学者使用主成分法分析大菱鲆群体形态差异,对于能否使用较少因子概括群体的形态差异,观点迥异。于飞等(2008)对1个英国群体和3个法国群体进行研究,得到的前两个主成分的累积贡献率为95.41%,认为主成分法较为适用;马爱军等(2008)对英国、法国、丹麦、挪威4个群体进行研究,得到前3个主成分的累积贡献率为61.76%,认为主成分法不能完全反映形态差异。本研究中前3个主成分的累积贡献率为90.62%,处于二者之间,达到累积贡献率超过85%的要求。究其原因,可能本研究同于飞等(2008)研究的大菱鲆群体,形态多样性较低,因此该方法能够较好反映形态差异。

有研究发现在主成分散布图上,尽管丹麦和挪威群体以及英国和法国群体重叠交错态势明显,但各群体形

态特征仍具有细微差异(马爱军等 2008),本研究也发现相同的现象。由图1可见,整体上,6个大菱鲆亲鱼群体在第1、2主成分的散布中相互都存在重叠(图1),表明整体上形态分化不非常显著,不存在完全隔离。对各群体进行观察,发现在主成分1轴上,丹麦、西班牙群体的分布范围最大,并且几乎完全重叠,但这两个群体在主成分2轴上的重叠范围较小,差异较大,表明丹麦群体与西班牙群体的群体内部形态可能差异较大,其余法国、莱州、海阳、日照4个群体在主成分1轴和2轴上差异不显著,重叠交错明显,但各群体都存在较明显的偏离,说明虽然4个群体形态差异相对较小,但却具有各自的特点。

### 3.3 大菱鲆引进亲鱼群体与国内累代繁养亲鱼群体的形态特征比较

整体比较本研究中引进与国产亲鱼群体的主成分散布(图1),发现引进亲鱼群体的整体分布尺度较国内累代繁养群体大,其形态多样性可能在一定程度上高于国内群体。于飞等(2008)认为我国引进的英国群体和3个法国群体已产生一定程度差异,集中表现于全长、体长、头长、吻长和尾柄长5个指标;马爱军等(2008)认为英国与法国群体、挪威与丹麦群体之间形态差异不显著,其余两两群体之间形态差异显著。国内累代繁养群体在形态上与新近引进的群体可能存在一定差异,但尚不能定论,仍需通过分子遗传学研究加以进一步确认。

形态学特征是受遗传因子和环境因子共同作用的结果(Mayr *et al.* 1953),国外的大菱鲆群体遗传研究表明,大菱鲆不同野生种群(Blanquer *et al.* 1992)及养殖群体(Bouza *et al.* 1997、2002)之间的遗传距离都很小,遗传多样性非常低(Coughlan *et al.* 1998; Nielsen *et al.* 2004)。申雪艳等(2004)使用RAPD和SSR标记分析,发现我国引进的法、英、西班牙3个群体的遗传多样性均较低,群体间遗传分化很弱,认为我国引进的大菱鲆种质较为单一。因而,原本群体数量较小的国内大菱鲆养殖群体,经过累代养殖中近似环境因子的持续选择,形成更为接近的种质遗传,可能是国内累代繁养群体出现形态近似的原因之一。

## 参 考 文 献

- 于飞,张庆文,孔杰,栾生. 2008. 大菱鲆4个进口群体的形态差异分析. 海洋水产研究, 29(5): 27~31
- 于红霞,唐文乔,李思发. 2010. 长江鮰、鱊个体发育过程中的表型变化. 动物学研究, 31(2): 169~176
- 马爱军,王新安,雷霁霖,杨志,曲江波,许可. 2008. 大菱鲆四个不同地理群体数量形态特征比较. 海洋与湖沼, 39(1): 24~29
- 申雪艳,宫庆礼,雷霁霖,孔杰,翟介明,李波. 2004. 进口大菱鲆 *Scophthalmus maximus* L. 苗种的遗传结构分析. 海洋与湖沼, 35(4): 332~341
- 李思发,王成辉,程起群. 2005. 红鲤四品系的形态差异和种系关系. 水产学报, 29(5): 606~611
- 李晨虹,李思发. 1999. 中国大陆沿海六水系绒螯蟹(中华绒螯蟹和日本绒螯蟹)群体亲缘关系形态判别分析. 水产学报, 23(4): 337~342
- 邹曙明,李思发,蔡完其,杨怀宇. 2005. 团头鲂人工同源四倍体、自繁后代、倍间交配后代的染色体组型及形态遗传特征. 动物学报, 51(3): 455~461
- 高天翔,张秀梅,柳广东,渡边精一. 2003. 10个日本绒螯蟹群体与中华绒螯蟹形态的主成分分析. 大连水产学院学报, 18(4): 273~277
- 雷霁霖,门强,王印庚,王秉新. 2002. 大菱鲆“温室大棚+深井海水”工厂化养殖模式. 海洋水产研究, 23(4): 1~7
- 雷霁霖,马爱军,陈超,庄志猛. 2005. 大菱鲆(*Scophthalmus maximus* L.)养殖现状与可持续发展. 中国工程科学, 7(5): 30~34
- 薛薇. 2010. SPSS统计分析方法及应用(第二版). 北京: 电子工业出版社
- 魏开建,熊邦喜,赵小红,龙良启,王明学,王卫民,赵振山. 2003. 五种蚌的形态变异与判别分析. 水产学报, 27(1): 13~18
- Blanque,R. A., Alayse, J. P. *et al.* 1992. Allozyme variation in turbot(*Psetta maxima*) and brill(*Scophthalmus rhombus*) (Osteichthyes, pleuronectiformes, Scophthalmidae) throughout their range in European. J. Fish Biol. 41(5): 725~736
- Bouza, C., Presa, P., Castro, J. *et al.* 2002. Allozyme and microsatellite diversity in natural and domestic populations of turbot(*Scophthalmus maximus*) in comparison with other Pleuronectiformes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1~14
- Bouza, C., Sanchez, L., and Martinez, P. 1997. Gene diversity analysis in natural populations and cultured stock of turbot(*Scophthalmus maximus* L.). Animal Genetics, 28(1): 28~36
- Coughlan, J. P., Imsland, A. K., Galvin, P. T. *et al.* 1998. Microsatellites DNA variation in wild populations and farmed strains of turbot from Ireland and Norway: A preliminary study. J. Fish Biology, 52(5): 916~922
- Mayr, E., Linsley, E. G., and Usinger R. L. 1953. Methods and principles of systematic zoology. New York and London, McGraw Hill
- Nielsen, E. E., Nielsen, P. H., Meldrup, D., and 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(3): 585~595