



**ΟΝΤΟΓΕΝΕΣΗ ΤΟΥ ΠΕΠΤΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ
ΚΑΙ ΤΟΥ ΜΑΤΙΟΥ ΚΑΙ ΣΥΣΧΕΤΙΣΗ ΜΕ ΤΗΝ
ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΣΥΜΠΕΡΙΦΟΡΑ ΣΤΑ ΕΙΔΗ
Μαγιάτικο (*Seriola dumerili*)
Κρανιός (*Argyrosomus regius*)
Συναγρίδα (*Dentex dentex*)**

ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΙΩΑΝΝΗΣ Ε. ΠΑΠΑΔΑΚΗΣ



Δεκέμβριος 2011

Στα παιδιά μου
Λευτέρη και Άγγελο

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Με την ολοκλήρωση της διατριβής μου, θα ήθελα να απευθύνω ένα βαθύ, ειλικρινές και ολόψυχο ευχαριστώ σε όλους αυτούς που στάθηκαν δίπλα μου και που συνέβαλλαν ουσιαστικά, άμεσα ή και έμμεσα στην ολοκλήρωση της παρούσας διδακτορικής διατριβής.

Αρχικά επιθυμώ να ευχαριστήσω την Καθηγήτρια Κεντούρη Μαρουδιώ για τη συνεχή υποστήριξη, την καθοδήγηση, την επίβλεψη, την επιμονή, την υπομονή, τη γενικότερη συμπαράσταση καθώς επίσης και για την άψογη συνεργασία που είχα μαζί της. Την ευχαριστώ ιδιαίτερα για την εμπιστοσύνη που μου έδειξε κατά τη διάρκεια της πραγματοποίησης του διδακτορικού μου, καθώς επίσης και για την αμέριστη ενθάρρυνση, που μου παρείχε καθόλη τη διάρκειά του. Παράλληλα, θα ήθελα να ευχαριστήσω ιδιαίτερα τον διευθυντή του Ινστιτούτου Υδατοκαλλιεργειών του ΕΛ.ΚΕ.Θ.Ε. Δρ. Divanach Pascal, για την ευκαιρία που μου έδωσε να ασχοληθώ με ένα τόσο ενδιαφέρον θέμα, καθώς και για τις συμβουλές του και την αστείρευτη πηγή γνώσεων και ιδεών που απλόχερα μου έχει χαρίσει όλα αυτά τα χρόνια που έχω την τύχη να είμαι κοντά του. Επίσης θέλω να ευχαριστήσω την Αναπληρώτρια Καθηγήτρια στο τμήμα Βιολογίας του Πανεπιστημίου Πατρών Δικατερίνη για τις σημαντικές και εύστοχες συμβουλές της, τη συμπαράστασή της και την άμεση ανταπόκριση κάθε φορά που χρειάστηκα την βοήθειά της.

Η όμορφη αυτή περιπέτεια και η ενασχόληση με το συγκεκριμένο θέμα της διδακτορικής μου διατριβής ξεκίνησε με την πραγματοποίηση μιας εργασίας στα πλαίσια του μεταπτυχιακού μου, το οποίο πραγματοποιήθηκε στο εργαστήριο φυσιολογίας αναπαραγωγής ιχθύων του Δρ. Μυλωνά Κωνσταντίνου στο Ινστιτούτο Υδατοκαλλιεργειών του ΕΛ.ΚΕ.Θ.Ε.. Εν συνεχεία λοιπόν θα ήθελα να τον ευχαριστήσω θερμά για τη στήριξη που μου πρόσφερε σε συμβουλευτικό, επιστημονικό αλλά και προσωπικό επίπεδο καθώς και για την αμέριστη υλικότεχνική υποστήριξη που μου παρείχε, χωρίς την οποία δε θα είχαν προκύψει τα αποτελέσματα της διατριβής αυτής.

Ευχαριστώ επίσης και τον Δρ. Καθάριο Παντελή για τις πολύωρες συζητήσεις και συμβουλές που μου παρείχε, με τον οποίο είχα την τιμή να συνεργαστώ και να αποκομίσω σημαντικά οφέλη για την πρόοδο της διατριβής μου. Στο ίδιο μήκος κύματος, θα ήθελα να ευχαριστήσω βαθιά τον Δρ. Χατζηφώτη Σταύρο για την

απλόχερη βοήθεια που μου παρείχε και για τη συμπαράσταση που έδειξε κατά την πραγματοποίηση της διατριβής αυτής.

Επίσης θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Δρ. Παπαδάκη Βασίλη για τις χρήσιμες συμβουλές και τις μεταγενέστερες συζητήσεις που πραγματοποιήθηκαν με αποτέλεσμα τους νέους ορίζοντες που μου ανοίχτηκαν σε νέα επιστημονικά θέματα με τα οποία δεν είχα πρότερη επαφή καθώς επίσης και για την υπομονή που έδειξε προσφέροντάς μου λύσεις στα ερωτήματα που δημιουργούνταν.

Ακόμη θέλω να ευχαριστήσω την Παπαδάκη Μαρία, τεχνικό στο εργαστήριο αναπαραγωγής του Ινστιτούτου Υδατοκαλλιεργειών, για την βοήθειά της και τις γνώσεις που μου πρόσφερε στις τεχνικές της ιστολογίας ώστε να μάθω να τις πραγματοποιώ με επιτυχία.

Όμως δεν μπορώ να ξεχάσω κι όλους τους συναδέλφους μου από το Ινστιτούτο Υδατοκαλλιεργειών όσο και τα μέλη του Εργαστηρίου Υδατοκαλλιεργειών από το Πανεπιστήμιο Κρήτης, τους οποίους και ευχαριστώ για την ηθική υποστήριξη αλλά και την αμέριστη συμπαράσταση που έδειξαν στο πρόσωπό μου κατά την πραγματοποίηση της διδακτορικής μου διατριβής.

Οφείλω όμως να εκφράσω και την ευγνωμοσύνη μου στην σύντροφο μου Ζαμπακιώ για την υπομονή και την ανιδιοτελώς ανυπολόγιστη υποστήριξη και ενθάρρυνση που μου έδειξε όλο αυτό το διάστημα, και την ευχαριστώ που με ενθάρρυνε για να φέρω εις πέρας αυτή την εργασία. Αστείρευτη πηγή δύναμης για να συνεχίσω και να καταφέρω να επιτύχω τους στόχους μου ήταν τα παιδιά μου, ο Λευτέρης μου και ο Άγγελός μου, που ήρθαν στη ζωή κατά την διάρκεια της πραγματοποίησης της διδακτορικής μου διατριβής. Όμως δεν το κρύβω ότι θέλω να ζητήσω μια συγγνώμη από τα παιδιά μου για τις στιγμές που δεν ήμουν κοντά τους όταν οι υποχρεώσεις για την πραγμάτωση των εργασιών της διατριβής μου, μου επέβαλαν να είμαι μακριά τους.

Κλείνοντας, ένα μεγάλο ευχαριστώ στους γονείς μου, Λευτέρη και Αργυρή καθώς και στα αδέρφια μου Μανώλη και Νίκη, που με στήριξαν στις έως τώρα επιλογές της ζωής μου, γνωρίζοντας εκ των προτέρων ότι ο δρόμος που επέλεξα δε θα είναι και ο πιο εύκολος.

Σας ευχαριστώ από καρδιάς

Επιβλέπουσα επταμελής επιτροπή

Divanach Pascal

Κεντούρη Μαρουδιώ

Δερμών Αικατερίνη

Μυλωνάς Κωνσταντίνος

Παυλίδης Μιχάλης

Μήλιου Ελένη

Τσιλιμπάρης Μιλτιάδης

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ.....	4
ΠΕΡΙΛΗΨΗ.....	13
ΠΕΡΙΛΗΨΗ.....	13
ABSTRACT.....	15
1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	16
1.1. ΥΔΑΤΟΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΕΣ.....	16
1.2. ΣΥΝΤΟΜΗ ΙΣΤΟΡΙΚΗ ΑΝΑΔΡΟΜΗ ΤΗΣ ΥΔΑΤΟΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑΣ ΣΤΟΝ ΧΩΡΟ ΤΗΣ ΜΕΣΟΓΕΙΟΥ.....	17
1.3. ΚΡΙΤΗΡΙΑ ΓΙΑ ΤΗΝ ΕΚΤΡΟΦΗ ΤΩΝ ΝΕΩΝ ΕΙΔΩΝ.....	18
1.4. ΠΑΡΟΥΣΙΑΣΗ ΤΩΝ ΥΠΟ ΜΕΛΕΤΗ ΕΙΔΩΝ.....	20
1.4.1. Μαγιάτικο <i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810).....	20
1.4.2. Συναγρίδα <i>Dentex dentex</i> (Linnaeus, 1758).....	23
1.4.3. Κρανιός <i>Argyrosomus regius</i> (Asso, 1801).....	25
1.5. ΣΤΟΧΟΣ ΤΗΣ ΠΑΡΟΥΣΙΑΣ ΔΙΑΤΡΙΒΗΣ.....	27
2. ΟΝΤΟΓΕΝΕΣΗ ΤΟΥ ΠΕΠΤΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΚΑΙ ΔΕΙΚΤΕΣ ΠΟΥ ΣΧΕΤΙΖΟΝΤΑΙ ΜΕ ΤΗΝ ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΕΥΡΩΣΤΙΑ ΤΩΝ ΠΡΩΤΩΝ ΑΝΑΠΤΥΞΙΑΚΩΝ ΣΤΑΔΙΩΝ ΤΟΥ ΜΑΓΙΑΤΙΚΟΥ, ΤΟΥ ΚΡΑΝΙΟΥ ΚΑΙ ΤΗΣ ΣΥΝΑΓΡΙΔΑΣ.....	31
2.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	31
2.1.1 Το πεπτικό σύστημα των ψαριών.....	31
2.1.2 Στοματική- φαρυγγική κοιλότητα.....	31
2.1.3. Οισοφάγος.....	33
2.1.4. Στομάχι.....	33
2.1.5. Έντερο.....	34
2.1.6. Συκώτι.....	36
2.1.7. Πάγκρεας.....	36
2.2. ΥΛΙΚΑ & ΜΕΘΟΔΟΙ.....	38
2.2.1. Τεχνικά χαρακτηριστικά συνθηκών εκτροφής.....	38
2.2.2. Πρωτόκολλο διατροφής.....	38
2.2.3. Δειγματοληψίες.....	41
2.2.4. Εκτίμηση της εναπόθεσης λίπους στο συκώτι.....	42
2.2.5. Ανάλυση στομαχικού περιεχομένου.....	43
2.2.6. Στατιστική ανάλυση.....	43
2.3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	44
2.3.1. Κύρια αναπτυξιακά στάδια.....	44
2.3.2. Αύξηση μήκους.....	51
2.3.3. Οντογένεση του πεπτικού συστήματος.....	54
2.3.3.1. Μαγιάτικο.....	54
2.3.3.2. Κρανιός.....	63
2.3.3.3. Συναγρίδα.....	68
2.3.4. Εξέλιξη της εναπόθεσης λίπους στο συκώτι και στομαχικά περιεχόμενα.....	76
2.3.4.1. Μαγιάτικο.....	76
2.3.4.2. Κρανιός.....	81
2.3.4.3. Συναγρίδα.....	85
2.3.5. Συγκριτική οντογένεση πεπτικού συστήματος.....	88
2.3.6. Συγκριτικά αποτελέσματα της εξέλιξης του ποσοστού λίπους στο συκώτι.....	92
2.4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	95
3. ΣΥΓΚΡΙΤΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΗΣ ΟΝΤΟΓΕΝΕΣΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗΣ ΤΗΣ ΟΡΑΣΗΣ ΣΤΟ ΜΑΓΙΑΤΙΚΟ (SERIOLA DUMERILI), ΣΤΟΝ ΚΡΑΝΙΟ (ARGYROSOMUS REGIUS) ΚΑΙ ΣΤΗ ΣΥΝΑΓΡΙΔΑ (DENTEX DENTEX).....	112
3.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	112
3.1.2. Το ΦΩΣ ΣΤΟ ΘΑΛΑΣΣΙΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ.....	114
3.1.2.1. Το φώς από τον ήλιο στα μάτια των ψαριών.....	114
3.1.2.2. Η απορρόφηση του φωτός στο νερό.....	115
3.1.2.3. Οπτικός εντοπισμός των αντικειμένων σε νερό.....	116
3.1.3. Το οπτικό σύστημα των ψαριών.....	118
3.1.4. Οργάνωση του ματιού στα ψάρια – διαφορές με χερσαία σπονδυλωτά.....	118

3.1.5. Η οργάνωση του αμφιβληστροειδή	122
3.1.6. Η μετατροπή των φωτονίων σε οπτικό σήμα.....	130
3.1.7. Φωτοπική και σκοτοπική όραση.....	131
3.1.8. Έχουν τα ψάρια την ικανότητα να διακρίνουν διαφορετικά χρώματα;.....	132
3.2. ΥΛΙΚΑ & ΜΕΘΟΔΟΙ	134
3.2.1. Ανάλυση και στατιστική επεξεργασία των δεδομένων.	137
3.3 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	138
3.3.1 Μορφομετρία οφθαλμού	138
3.3.2 Οντογένεση οφθαλμού.	142
3.3.3 ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΟΥ ΑΡΙΘΜΟΥ ΤΩΝ ΔΙΑΦΟΡΩΝ ΤΥΠΩΝ ΚΥΤΤΑΡΩΝ ΣΤΙΣ ΔΙΑΦΟΡΕΤΙΚΕΣ ΣΤΟΙΒΑΔΕΣ ΤΟΥ ΑΜΦΙΒΛΗΣΤΡΟΕΙΔΗ.....	152
3.3.3.1. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων.....	152
3.3.3.2. Εξέλιξη του αριθμού των ραβδίων	156
3.3.3.3. Εξέλιξη του αριθμού των οριζόντιων κυττάρων.	158
3.3.3.4. Εξέλιξη του αριθμού των δίπολων κυττάρων.....	162
3.3.3.5. Εξέλιξη αριθμού βραχύνων κυττάρων.	165
3.3.3.6. Εξέλιξη του αριθμού των γαγγλιακών κυττάρων.	168
3.3.4 Βαθμοί σύγκλισης.....	172
3.3.4.1. Εξέλιξη του βαθμού σύγκλισης των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα (Κωνία / γαγγλιακά κύτταρα).....	172
3.3.4.2. Ραβδία / γαγγλιακά κύτταρα.....	174
3.3.4.3. Ραβδία / σύνολο κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα.	176
3.3.4.4. Εξέλιξη του λόγου κωνία / ραβδία.	178
3.3.4.5. Εξέλιξη του λόγου ραβδία / δίπολα κύτταρα.....	181
3.3.5. Αποτελέσματα εξέλιξης του πάχους των διαφορετικών στοιβάδων που συνιστούν τον αμφιβληστροειδή.....	184
3.3.5.1. Εξέλιξη του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ινών.....	184
3.3.5.2. Εξέλιξη του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας	186
3.3.5.3. Εξέλιξη του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδα	190
3.3.5.4. Εξέλιξη του πάχους της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων.....	194
3.3.5.5. Εξέλιξη του πάχους της έσωτερικής δικτυωτής στοιβάδα (IPL).....	197
3.3.6. Εξέλιξη της εκτίμησης της ιστολογικής οπτικής οξύτητας.	200
3.4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ	205
<i>Γενικά συμπεράσματα.....</i>	<i>215</i>
4 ΓΕΝΙΚΗ ΣΥΖΗΤΗΣΗ	217
5. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	233

ΛΙΣΤΑ ΕΙΚΟΝΩΝ

Εικόνα 1. Κύρια αναπτυξιακά στάδια στο μαγιάτικο	46
Εικόνα 2. Κύρια αναπτυξιακά στάδια στον κρανιό.	48
Εικόνα 3. Κύρια αναπτυξιακά στάδια στην συναγρίδα	50
Εικόνα 4. Κυριότερα αναπτυξιακά στάδια και μοντέλο αύξησης του μαγιάτικου κατά την διάρκεια της εκτροφής.	51
Εικόνα 5. Κυριότερα αναπτυξιακά στάδια και μοντέλο αύξησης του κρανιού κατά την διάρκεια της εκτροφής.	52
Εικόνα 6. Κυριότερα αναπτυξιακά στάδια και μοντέλο αύξησης της συναγρίδας κατά την διάρκεια της εκτροφής.	52
Εικόνα 7. Κατά μήκος τομές νυμφών μαγιάτικου την 1 ^η (Α), 13 ^η (Β), 13 ^η (Γ και Γ1) και 6 ^η (Δ) ημέρα εκτροφής.	54
Εικόνα 8. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 5 ^η (Α), 13 ^η (Β και Β1), 2 ^η (Γ και Γ1), 3 ^η (Δ) ημέρα εκτροφής.	57
Εικόνα 10. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 5 ^η (Α), 7 ^η (Β), 9 ^η (Γ), 11 ^η (Δ), 21 ^η (Ε Ε1 και Ε2) ημέρα εκτροφής.	58
Εικόνα 12. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 1 ^η (Α), 3 ^η (Β), 5 ^η (Γ) και 5 ^η (Δ) ημέρα εκτροφής.	60
Εικόνα 14. Τομή από νύμφη κρανιού την 3 ^η (Α), 7 ^η (Β), 15 ^η (Γ), 15 ^η (Γ1), 3 ^η (Δ), 3 ^η (Δ1), 24 ^η (Ε), 11 ^η (Ζ), 26 ^η (Η), 3 ^η (Θ), 4 ^η (Ι) ημέρα.	65
Εικόνα 15. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας την ημέρα 0 (ημέρα εκκόλαψης) (Α), 3 ^η (Β), 12 ^η (Γ) και 8 ^η (Δ) ημέρα εκτροφής.	69
Εικόνα 16. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας κατά την 7 ^η (Α) και 3 ^η (Β) ημέρα εκτροφής.	70
Εικόνα 17. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας κατά την 4 ^η (Α), 10 ^η (Β), 10 ^η (Γ), 18 ^η (Δ), 6 ^η (Ε), 38 ^η (Ζ) ημέρα εκτροφής.	72
Εικόνα 18. Εγκάρσιες τομές ιχθυονύμφης συναγρίδας κατά την 14 ^η (Α), 18 ^η (Β), 3 ^η (Γ) και 3 ^η (Δ) ημέρα.	73
Εικόνα 19. Εξέλιξη του ποσοστού λίπους που μετρήθηκε με την μέθοδο της ανάλυσης εικόνας στο συκώτι και πρωτόκολλο διατροφής που εφαρμόστηκε για το μαγιάτικο.	77
Εικόνα 20. Κατά μήκος τομές νυμφών μαγιάτικου την 8 ^η , 11 ^η , 15 ^η και 17 ^η ημέρα εκτροφής.	78
Εικόνα 21. Κατά μήκος τομές νυμφών μαγιάτικου την 27 ^η , 32 ^η , 35 ^η και 38 ^η ημέρα εκτροφής.	80
Εικόνα 22. Εξέλιξη του ποσοστού λίπους που μετρήθηκε με την μέθοδο της ανάλυσης εικόνας στο συκώτι και πρωτόκολλο διατροφής που εφαρμόστηκε για τον κρανιό.	81
Εικόνα 23. Κατά μήκος τομές νυμφών κρανιού την 8 ^η , 17 ^η , 23 ^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι.	83
Εικόνα 24. Κατά μήκος τομές νυμφών κρανιού την 30 ^η , 36 ^η , 44 ^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι.	84
Εικόνα 25. Εξέλιξη του ποσοστού λίπους που μετρήθηκε με την μέθοδο της ανάλυσης εικόνας στο συκώτι και πρωτόκολλο διατροφής (επισυναπτόμενος πίνακας) που εφαρμόστηκε για την συναγρίδα.	85
Εικόνα 28. Μεταβολή του ποσοστού λίπους στο συκώτι κατά την διάρκεια της εκτροφής των τριών ειδών.	92
Εικόνα 29. Ανατομία του οφθαλμού στα ψάρια.	119
Εικόνα 30. Εγκάρσια τομή αμφιβληστροειδούς όπου παρουσιάζονται σε σχηματική αναπαράσταση η πορεία του φωτός, η κάθετη και πλευρική μεταφορά των οπτικών σημάτων, καθώς και οι διάφορες στοιβάδες αλλά και οι διάφοροι τύποι κυττάρων που την αποτελούν σε αντιστοιχία με τομή από τον οφθαλμό νύμφης κρανιού.	123
Εικόνα 31. Εγκάρσια σχηματική αναπαράσταση της μορφολογίας των ραβδίων και των κωνίων σε αντιστοιχία με τομή από τον οφθαλμό νύμφης κρανιού.	125
Εικόνα 34. Εξέλιξη στο μαγιάτικο των τιμών της διαμέτρου του ματιού (Α) και του φακού (Β) και εξισώσεις που τις περιγράφουν.	138
Εικόνα 35. Εξέλιξη στον κρανιό των τιμών της διαμέτρου του ματιού (Α) και του φακού (Β) και εξισώσεις που τις περιγράφουν.	139
Εικόνα 36. Εξέλιξη στην συναγρίδα των τιμών της διαμέτρου του ματιού (Α) και του φακού (Β) και εξισώσεις που τις περιγράφουν.	140
Εικόνα 37. Εξέλιξη, για τα τρία είδη, στην πορεία του χρόνου: (Α) του λόγου του συνολικού μήκους σώματος προς τη διάμετρο του φακού και (Β) του λόγου της διαμέτρου του ματιού προς τη διάμετρο του φακού.	141

Εικόνα 38. Τομή ματιού νύμφης μαγιάτικου: (Α) στην εκκόλαψη (ημέρα 0), (Β) την 1 ^η ημέρα, (Γ) την 3 ^η ημέρα, (Δ) την 13 ^η ημέρα, (Ε) την 35 ^η ημέρα (Ζ) και την 41 ^η ημέρα.....	142
Εικόνα 39. Εγκάρσια τομή στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδή όπου διακρίνεται ο τρόπος διεύθετης των μονών και διπλών κωνίων σε ιχθύδιο μαγιάτικου την 34 ^η ημέρα.	144
Εικόνα 40. Τομή ματιού νύμφης κρανιού: (Α)μία μέρα πριν την εκκόλαψη, (Β) κατά την ημέρα της εκκόλαψης (ημέρα 0), Γ) την 1 ^η , και (Δ) την 3 ^η ημέρα.....	145
Εικόνα 41. Τομή από μάτι νύμφης κρανιού (Α) την 3 ^η ημέρα (Β) την 6 ^η ημέρα, (Γ) και την 44 ^η ημέρα.	146
Εικόνα 42. Εγκάρσια τομή στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδή όπου φαίνεται ο τρόπος διεύθετης των μονών και των διπλών κωνίων σε ιχθύδιο κρανιού την 34 ^η ημέρα.....	148
Εικόνα 43. Τομή από μάτι νύμφης συναγρίδας, (Α) μία μέρα πριν την εκκόλαψη, (Β) κατά την ημέρα της εκκόλαψης ημέρα 0, (Γ) μια ημέρα μετά την εκκόλαψη (1 ^η ημέρα) και (Δ) την 3 ^η ημέρα..	149
Εικόνα 44. Τομή από μάτι νύμφης συναγρίδας (Α) την 3 ^η ημέρα, (Β) την 14 ^η ημέρα, (Γ) την 44 ^η ημέρα.	150
Εικόνα 45. Διεύθετη των κωνίων στον αμφιβληστροειδή σε νύμφη συναγρίδας την 34 ^η ημέρα. (....	151
Εικόνα 46. Εγκάρσια τομή ματιού νύμφης μαγιάτικου την 41 ^η ημέρα.....	152
Εικόνα 47. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυσσικού του σταδίου).	153
Εικόνα 48. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του κρανιού σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκος και του αναπτυσσικού του σταδίου.....	154
Εικόνα 49. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυσσικού τους σταδίου.....	154
Εικόνα 50. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41 ^η ημέρα εκτροφής.	156
Εικόνα 51. Εξέλιξη του αριθμού των ραβδίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στην πορεία του χρόνου στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν και εξισώσεις που την περιγράφουν.....	157
Εικόνα 52. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41 ^η ημέρα.	158
Εικόνα 53. Εξέλιξη του αριθμού των οριζοντίων κυττάρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση με τον χρόνο, το συνολικό μήκος και το αναπτυσσικό στάδιο. .	159
Εικόνα 54. Εξέλιξη του αριθμού των οριζοντίων κυττάρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του κρανιού σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυσσικού του σταδίου.....	160
Εικόνα 55. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των οριζοντίων κυττάρων στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυσσικού τους σταδίου.	160
Εικόνα 56. Εγκάρσια τομή από μάτι μαγιάτικου την 41 ^η ημέρα..	162
Εικόνα 57. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των δίπολων κυττάρων στα τρία είδη στην πορεία του χρόνου εκτροφής..	163
Εικόνα 58. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41 ^η ημέρα.....	165
Εικόνα 59. Εξέλιξη του αριθμού των βραχύνων κυττάρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) και στα τρία είδη στην πορεία του χρόνου εκτροφής).	166
Εικόνα 60. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41 ^η ημέρα.	168
Εικόνα 61. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυσσικό του στάδιο.	168
Εικόνα 62. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό του κρανιού σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυσσικό τους στάδιο.....	169
Εικόνα 63. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυσσικό τους στάδιο.....	170
Εικόνα 64. Εξέλιξη του λόγου (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) μεταξύ των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα.	172
Εικόνα 65. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κύτταρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν στην πορεία του χρόνου.....	174
Εικόνα 66. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των ραβδίων προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα (οριζόντια, δίπολα και βραχύνια) στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν.....	177

Εικόνα 67. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού των κωνίων προς τον αριθμό των ραβδίων στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο	179
Εικόνα 68. Εξέλιξη του λόγου κωνία/ραβδία στον οφθαλμό του κρανιού σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυξιακού τους σταδίου.....	179
Εικόνα 69. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού των κωνίων προς τα ραβδία στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	180
Εικόνα 70. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) των ραβδίων προς τον αριθμό των δίπολων κύτταρων στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν.....	182
Εικόνα 71. Εξέλιξη του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ινών (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν	184
Εικόνα 72. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	186
Εικόνα 73. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του κρανιού σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	187
Εικόνα 74. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	189
Εικόνα 76. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	190
Εικόνα 77. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του κρανιού σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	191
Εικόνα 78. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	192
Εικόνα 79. Εξέλιξη του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας των νυμφών-ιχθυδίων μαγιάτικου, κρανιού και συναγρίδας στην πορεία του χρόνου εκτροφής.....	193
Εικόνα 80. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων στην πορεία του χρόνου στο μαγιάτικο, κρανιό και συναγρίδα.....	195
Εικόνα 81. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας στην πορεία του χρόνου στο μαγιάτικο, κρανιό και συναγρίδα.....	198
Εικόνα 82. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) σε μοίρες ($^{\circ}$) στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση με τον χρόνο εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	200
Εικόνα 83. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) σε μοίρες ($^{\circ}$) στον οφθαλμό του κρανιού στην πορεία του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο.....	201
Εικόνα 84. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) σε μοίρες ($^{\circ}$) στον οφθαλμό της συναγρίδας στην πορεία του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο).....	201
Εικόνα 85. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) των νυμφών-ιχθυδίων μαγιάτικου, κρανιού και συναγρίδας στην πορεία του χρόνου εκτροφής.....	202
Εικόνα 86. Αναλυτική παρουσίαση του υπολογισμού της μεγίστης απόστασης αντίληψης αντικειμένων από το μάτι της νύμφης (d) και ενός θηράματος μήκους X	219
Εικόνα 87. Μέγιστη απόσταση αντίληψης αντικειμένων μήκους: A) 150 (μm) και B) 450 (μm) για το μαγιάτικο, κρανιό και συναγρίδα.....	220
Εικόνα 88. Σχηματική συγκριτική αναπαράσταση του σφαιρικού οπτικού πεδίου που μπορεί να ανιληφθεί μια νύμφη Τροχόζωα και ναυπλίους <i>Artemia</i> sp. καθώς και του όγκου εκτροφής (1ml και 3ml αντίστοιχα).....	222

ΛΙΣΤΑ ΠΙΝΑΚΩΝ

- Πίνακας 1.** Πρωτόκολλο διατροφής που χρησιμοποιήθηκε για κάθε είδος ξεχωριστά.
- Πίνακας 2.** Πρωτόκολλο δειγματοληψιών.
- Πίνακας 3.** Ολικό μήκος (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 4.** Χρόνος εμφάνισης, σε βαθμομέρες (A) και ημέρες εκτροφής (B), των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν στο μαγιάτικο
- Πίνακας 5.** Εμφάνιση ανά θερμοκρασιακή βαθμομέρα (A) και ημέρα εκτροφής (B) των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν στον κρανίο.
- Πίνακας 6.** Εμφάνιση ανά θερμοκρασιακή βαθμομέρα (A) και ημέρα εκτροφής (B) των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν στην συναγρίδα.
- Πίνακας 7.** Εμφάνιση ανά θερμοκρασιακή βαθμομέρα (A) και ημέρα εκτροφής (B) των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν και στα τρία είδη αντίστοιχα.
- Πίνακας 8.** Διατροφικά πρωτόκολλα που ακολουθήθηκαν και προτίμηση από το κάθε είδος αντίστοιχα. Με το γραμματικό σύμβολο (X) παρουσιάζεται ο τύπος τροφής που εντοπίστηκε στο στομαχικό περιεχόμενο και στα τρία είδη ανάλογα με το πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε σε κάθε είδος αντίστοιχα.
- Πίνακας 9.** Αριθμός κωνίων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 10.** Αριθμός ραβδίων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 11.** Αριθμός οριζόντιων κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 12.** Αριθμός των δίπολων κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 13.** Αριθμός των βραχύνων κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 14.** Αριθμός γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 15.** Λόγος του αριθμού των κωνίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 16.** Λόγος αριθμού κωνίων προς αριθμό γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 17.** Λόγος του αριθμού των κωνίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 18.** Λόγος του αριθμού των ραβδίων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα (οριζόντια, δίπολα και βραχύνια) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 19.** Κωνία/ραβδία (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 20.** Λόγος του αριθμού των ραβδίων προς τα δίπολα (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 21.** Πάχος της στοιβάδας των νευρικών ινών (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα πρώτα αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 22.** Πάχος της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 23.** Πάχος της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 24.** Πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 25.** Πάχος της εσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 26.** Ιστολογική οπτική οξύτητα (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια.
- Πίνακας 27.** Ιστολογική οπτική οξύτητα (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε στις διαφορετικές περιόδους A, B Γ, Δ.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Στην παρούσα διατριβή μελετάται η οντογένεση του πεπτικού και οπτικού συστήματος καθώς και η πλαστικότητα των οργάνων των παραπάνω συστημάτων στην συναγρίδα (*Dentex dentex*), στον κρανιό (*Argyrosomus regius*) και στο μαγιάτικο (*Seriolla dumerili*), με στόχο την βελτιστοποίηση των πρωτοκόλλων διατροφής τους για την επίτευξη των βέλτιστων παραγωγικών αποτελεσμάτων.

Και τα τρία είδη εκτράφηκαν με την τεχνολογία του μεσοκόσμου. Τα κύρια διατροφικά συστατικά τα οποία εμπεριέχονταν στο πρωτόκολλο εκτροφής που χορηγήθηκε ήταν, τα Τροχόζωα του γένους *Brachionus plicatilis*, οι ναύπλιοι *Artemia sp.* και η βιομηχανική τροφή.

Από τη συγκριτική περιγραφή της οντογένεσης των οργάνων τόσο του πεπτικού όσο και του συστήματος όρασης, προκύπτει ότι ο κρανιός παρουσιάζει ταχύτερο ρυθμό οντογένεσης των περισσοτέρων δομών σε σχέση με τα άλλα δύο είδη.

Ο δείκτης διατροφικής καταπόνησης, δηλαδή το ποσοστό εναπόθεσης λίπους στο συκώτι, έδειξε ότι η συναγρίδα και το μαγιάτικο εμφανίζουν μεγαλύτερη καταπόνηση σε σχέση με τον κρανιό. Μια περίοδος διατροφικής καταπόνησης εμφανίστηκε στον κρανιό και αυτή κατά την μετάβαση από την ζωντανή τροφή στην βιομηχανική τροφή. Αντιθέτως στην συναγρίδα και στο μαγιάτικο εμφανίστηκε μια ακόμη περίοδος διατροφικής καταπόνησης κατά την οποία γινόταν κατανάλωση κυρίως ζωοπλακτονικών οργανισμών. Το αποτέλεσμα αυτό συσχετίζεται με το πρωτόκολλο διατροφής που χρησιμοποιήθηκε και τους ρυθμούς οντογένεσης του πεπτικού συστήματος. Όσον αφορά την ικανότητα όρασης κάτω από υψηλές εντάσεις φωτός (φωτοπική όραση) μεγαλύτερη ευαισθησία παρουσίασε η συναγρίδα, ακολουθούν το μαγιάτικο και ο κρανιός. Ο κρανιός είναι το είδος με την μεγαλύτερη ικανότητα όρασης κάτω από χαμηλές εντάσεις φωτός (σκοτοπική ευαισθησία) και ακολουθούν το μαγιάτικο και η συναγρίδα. Το μαγιάτικο και η συναγρίδα παρουσιάζουν μεγαλύτερη οπτική οξύτητα από τον κρανιό μετά το στάδιο της μεταμόρφωσης. Και τα τρία είδη που μελετήθηκαν παρουσίασαν διαφορετική προτίμηση - επιλεκτικότητα για τις τροφές που συμπεριλήφθηκαν στο πρωτόκολλο διατροφής τους. Ο κρανιός κατανάλωσε σε σύντομο σχετικά χρονικό διάστημα όλες τις τροφές που το χορηγήθηκαν. Η συναγρίδα εμφάνισε καθυστέρηση στην κατανάλωση της βιομηχανικής τροφής όπως και το μαγιάτικο το οποίο όμως εμφάνισε μια επιπλέον καθυστέρηση κατά την διάρκεια της κατανάλωσης των

Τροχόζωων. Ο βαθμός επιλεκτικότητας διέφερε επίσης μεταξύ των διαφορετικών αναπτυξιακών σταδίων του ίδιου είδους γεγονός που συσχετίζεται με τον βαθμό ανάπτυξης και λειτουργικότητα της όρασης και του πεπτικού συστήματος. Βάση των παραπάνω αποτελεσμάτων φαίνεται ότι ο σχεδιασμός του διατροφικού πρωτοκόλλου εκτροφής στο μαγιάτικο και την συναγρίδα χρήζει βελτιώσεων. Στο μαγιάτικο θα πρέπει πριν την χορήγηση των τροχόζωων να χορηγούνται μικρότερου μεγέθους ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί. Στην συναγρίδα θα πρέπει να καθυστερήσει η χορήγηση των ναύπλιων *Artemia sp.* και να αυξηθεί ο χρόνος διατροφής της με τροχόζωα. Αντιθέτως, το διατροφικό πρωτόκολλο εκτροφής του κρانيού δεν χρειάζεται περαιτέρω αλλαγές. Και για τα τρία είδη που μελετήθηκαν απαιτείται περισσότερη μελέτη στις αβιοτικές συνθήκες που σχετίζονται με τις φωτεινές καταστάσεις που επικρατούν στο χώρο της εκτροφής. Οι πληροφορίες που παρέχει αυτή η μελέτη μπορούν να χρησιμοποιηθούν κατάλληλα και με στοχευόμενες πλέον παρεμβάσεις τόσο στα πρωτόκολλα διατροφής και εκτροφής όσο και στην διαχείριση του ζωικού κεφαλαίου προκειμένου να επιτευχθούν βέλτιστα παραγωγικά αποτελέσματα.

ABSTRACT

The ontogeny of the digestive and the vision system was examined along with the plasticity of their related organs in three farmed species - meagre (*Argyrosomus regius*), greater amberjack (*Seriola dumerili*) and common dentex (*Dentex dentex*). The main objective of this study was to provide enhanced rearing protocols for a better biological and productive performance. All species were reared with mesocosm technology.

The comparison of the two systems (digestive and vision) has shown that meagre has higher ontogeny rates than that of the other two species. The percentage of fat deposits on the liver, as an indicator for feeding malnutrition, had lower values for meagre, compared to these of common dentex and greater amberjack. The above statement is closely related to the feeding protocol used as well as to the ontogenetic rate of the digestive system. Considering the photopic sensitivity, common dentex presented the highest value, followed by greater amberjack and meagre.

Meagre was the species with the highest scotopic sensitivity compared to the other two species. Greater amberjack and common dentex presented the highest visual acuity after the metamorphosis. Differences were also observed in food preferences, between different feeding protocols, but also among the various developmental stages, indicating a connection with the development and efficiency of both vision and digestive system. Based on the above results, it can be concluded that the feeding protocols used in greater amberjack and common dentex rearing process need to be reconsidered, while the rearing protocol for meagre is efficient enough.

Further research is still missing, focusing on the abiotic factors, associated with the light conditions on the larvae rearing procedure.

The results of this study can be used for the modification of the rearing practices through targeted changes in order to obtain optimum production results.

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1. Υδατοκαλλιέργειες.

Ο κλάδος των υδατοκαλλιεργειών συμμετέχει στην παγκόσμια παραγωγή πρωτεΐνης ζωικής προελεύσεως η οποία, κατά κοινή ομολογία, έχει υψηλή διατροφική αξία δεδομένου ότι είναι εξαιρετικά πλούσια σε πολυακόρεστα λιπαρά οξέα (Brown et al., 2002). Επιπρόσθετα, οι υδατοκαλλιέργειες αποτελούν σημαντική πηγή πλούτου για πολλούς λαούς, ενισχύοντας ιδιαίτερα την οικονομία τους λόγω της μεγάλης εμπορικής αξίας που έχουν τα προϊόντα τους. Σε παγκόσμια κλίμακα, το ένα τρίτο των ψαριών που καταναλώνονται προέρχεται από την υδατοκαλλιέργεια, γεγονός που υποδηλώνει τη σημασία του κλάδου αυτού και σε εμπορικό επίπεδο (FAO, 2010). Δεδομένης δε της γενικότερης παγκόσμιας μείωσης της διαθεσιμότητας των αλιευμάτων, η υδατοκαλλιέργεια προσφέρει μια πραγματική εναλλακτική λύση για την προμήθεια θαλάσσιων αλιευμάτων στις παγκόσμιες αγορές και ειδικότερα στην Ευρώπη. Παρόλα αυτά αντιμετωπίζει σημαντικά προβλήματα όπως είναι, ο αυξημένος ανταγωνισμός για εξεύρεση χώρου σε παράκτιες περιοχές, η απόλυτη εξάρτηση από την ποιότητα του θαλάσσιου περιβάλλοντος, η έλλειψη επίδοξων επενδυτών και επιπλέον η αναγνώριση - αποδοχή από την αγορά (Raquette, 2001). Επιπλέον, το γεγονός ότι ο κλάδος αυτός αποτελεί ένα πολύ νεότερο παραγωγικό τομέα αλιευμάτων σε σχέση με τον αλιευτικό τομέα, πρέπει να λαμβάνεται υπόψη στον σχεδιασμό και τη χάραξη της πολιτική που πρέπει να εφαρμοστεί, ώστε να γίνουν περισσότερο αποδεκτά τα προϊόντα του.

Ειδικότερα, τα προϊόντα της υδατοκαλλιέργειας αντιπροσωπεύουν το 15 με 35% της αλιευτικής παραγωγής που καταναλώνονται στην νότια Ευρώπη (ανάλογα με την χώρα αναφοράς). Αυτή η ποσότητα θα συνεχίσει να αυξάνεται λόγω της συνεχώς μειωμένης παραγωγικότητας της αλιείας. Συνεπώς, τα προϊόντα υδατοκαλλιέργειας, αν κατορθώσουν να παρουσιάσουν χαρακτηριστικά μεγάλης εμπορικής αξίας όπως ελκυστικότητα, άμεση διαθεσιμότητα, ποικιλότητα και υψηλή ποιότητα, θα μπορέσουν να επιβληθούν στην καταναλωτική κοινωνία. Αυτό μπορεί να επιτευχθεί μόνο με υπεύθυνες, οργανωμένες και φιλικές προς το περιβάλλον πρακτικές παραγωγής που συνδυάζονται με έξυπνες δράσεις ποιοτικής

διαφοροποίησης των παραγόμενων προϊόντων. Η διαφοροποίηση μπορεί να προσφέρει πρόσθετες ευκαιρίες για χάραξη στρατηγικής για την υδατοκαλλιέργεια, αλλά δεν πρέπει να θεωρείται ως η απόλυτη και η άμεση λύση για την αποκατάσταση της κερδοφορίας σε ένα σύστημα παραγωγής που τα τελευταία χρόνια αντιμετωπίζει μείωση των τιμών. Όμως, η διαφοροποίηση σε συνδυασμό με την ανταγωνιστικότητα της παραγωγής θα παραμείνει η κύρια πρόκληση για την αειφόρο ανάπτυξη της υδατοκαλλιέργειας (Harache, 2001).

1.2. Σύντομη ιστορική αναδρομή της υδατοκαλλιέργειας στον χώρο της Μεσογείου.

Σε παγκόσμια κλίμακα η ιστορία των υδατοκαλλιεργειών ξεκινάει από πολύ παλιά. Στην Κίνα και την Ινδονησία οι υδατοκαλλιέργειες είναι γνωστές από το 4000 π.Χ. (Παπουτσόγλου, 1985). Οι Αιγύπτιοι δραστηριοποιούνταν στον τομέα αυτό από το 2000 π.Χ. ενώ από διάφορες αναφορές προκύπτει ότι οι αρχαίοι Έλληνες ασχολούνταν με την εκτροφή των οστρακόδερμων τον 5^ο π.Χ. αιώνα. Κατά τη διάρκεια των Ρωμαϊκών χρόνων υπάρχουν επίσης αναφορές ότι είδη, όπως η τσιπούρα (*Sparus aurata*) και το λαβράκι (*Dicentrarchus labrax*), εκτράφηκαν ή απλώς διατηρήθηκαν ζωντανά σε ακτές της Ιταλίας (Basurco and Abellan, 1999). Το 12^ο αιώνα μ.Χ. άρχισαν να αναπτύσσονται οι υδατοκαλλιέργειες εσωτερικών υδάτων, ενώ, το 19^ο αιώνα, άρχισε να επεκτείνεται η εκτροφή των οστρακόδερμων ιδιαίτερα στη δυτική Μεσόγειο και στην Αδριατική (Basurco and Abellan, 1999).

Τα τελευταία 25 χρόνια η Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια εισήλθε σε μια νέα εποχή δίνοντας ιδιαίτερη έμφαση στη θαλάσσια ιχθυοκαλλιέργεια με κυρίαρχα είδη την τσιπούρα και το λαβράκι. Η παραγωγή ειδικότερα την τελευταία δεκαετία αυξήθηκε κατά 150 % (FAO, 2010). Η Ελλάδα έχει πρωταγωνιστικό ρόλο στην Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια αφού το 2008 η συνολική παραγωγή τσιπούρας και λαυρακιού έφτασε τους 145.000 τόνους σε σύνολο 268.000 τόνων που παράγονται στην περιοχή της Μεσογείου (FAO, 2010).

Η σχεδόν απόλυτη εστίαση της Μεσογειακής ιχθυοκαλλιέργειας σε δύο μόνο είδη (τσιπούρα, λαβράκι) οδήγησε σε υπερπαραγωγή και κορεσμό της αγοράς, με αποτέλεσμα την μείωση της τιμής του παραγόμενου προϊόντος (FAO, 2010), αλλά χωρίς αντίστοιχη μείωση του κόστους παραγωγής. Αυτό προκάλεσε κρίση στη

Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια και είχε αρνητικά αποτελέσματα τόσο σε επίπεδο κερδοφορίας των επιχειρήσεων, αφού μειώθηκε η ανταγωνιστικότητα, όσο και σε επίπεδο αξιοπιστίας του κλάδου.

Διέξοδος στην κρίση αυτή αναζητήθηκε σε δράσεις που σχετίζονται με την ανάπτυξη νέων τεχνολογιών εκτροφής και κυρίως με την εισαγωγή νέων ειδών που χαρακτηρίζονται από υψηλότερους ρυθμούς ανάπτυξης και έχουν μεγάλη εμπορική αξία.

1.3. Κριτήρια για την εκτροφή των νέων ειδών.

Η εισαγωγή και η εκτροφή νέων ειδών στην Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια αποτελεί σημαντική στρατηγική που ωθεί σε διαφοροποίηση του τελικού προϊόντος αλλά αποτελεί και ένα τρόπο ανακούφισης των αγορών από τον ανταγωνισμό μεταξύ των χωρών της Μεσογείου οι οποίες κατά βάση παράγουν τσιπούρα και λαβράκι.

Τα νέα είδη μπορούν να προσφέρουν νέες ευκαιρίες για την περαιτέρω ανάπτυξη της υδατοκαλλιέργειας. Αυτή η νέα αρχή, με νέα είδη, πρέπει να λαμβάνει υπόψη τα ακόλουθα τρία δεδομένα: (i) το ιστορικό της υδατοκαλλιέργειας, τις γνώσεις και τις τεχνικές που χρησιμοποιήθηκαν και που χρησιμοποιούνται, αλλά και την εμπειρία από τα προβλήματα που υπήρξαν στην έως τώρα πορεία του τομέα, (ii) η διαδικασία επιλογής των νέων υποψήφιων ειδών για υδατοκαλλιέργεια, πρέπει να επιτρέπει ικανοποιητικά και βιώσιμα παραγωγικά αποτελέσματα σε όλα τα στάδια της παραγωγής και (iii) η ανάπτυξη μιας νέας δραστηριότητας είναι απαραίτητο να εκπληρώνει και κοινωνικοοικονομικές ανάγκες μέσω ενός ποιοτικού και οικονομικότερου παραγόμενου προϊόντος (Suquet et al., 2001).

Λόγω του ότι πολλοί πιστεύουν ότι η υπάρχουσα παραγωγή τσιπούρας και λαυρακιού καλύπτει τις έως τώρα ανάγκες της Ευρωπαϊκής αγοράς, πιθανώς τα νέα προτεινόμενα είδη αναγκαστικά θα πρέπει να «κλέψουν» μερίδιο από την αγορά τους ή ακόμα καλύτερα από άλλα προϊόντα ζωικής παραγωγής. Συνεπώς τα υποψήφια για τις υδατοκαλλιέργειες νέα είδη για να εδραιωθούν στην διαδικασία εκτροφής οφείλουν να συνδυάζουν σειρά κριτηρίων όπως: η ύπαρξη επαρκούς γνώσης όσον αφορά τις βιολογικές ανάγκες τους, η δυνατότητα σύλληψης από τη φύση, η προσαρμοστικότητα σε περιβάλλον ιχθυοκαλλιέργειας, η ικανότητα αναπαραγωγής και εκτροφής, οι υψηλοί ρυθμοί αύξησης, η εύκολη διαχείριση, η καλή εμπορική εικόνα, η υψηλή διατροφική αξία, η υψηλή εμπορική αξία, το μειωμένο κόστος

εκτροφής και οι υψηλές βιολογικές επιδόσεις (Quèmèner, 2002). Η συμβολή της επιστημονικής έρευνας είναι καθοριστική για την επίλυση των προβλημάτων που προκύπτουν στην διάρκεια της παραγωγικής της διαδικασίας.

Τα νέα είδη που επιλέχθηκαν να μελετηθούν σε αυτήν την διατριβή είναι το μαγιάτικο (*Seriola dumerili*), ο κρانيός (*Argyrosomus regius*) και η συναγρίδα (*Dentex dentex*). Πρόκειται για είδη για τα οποία γίνονται σημαντικές προσπάθειες να ενταχθούν στην Μεσογειακή, ενώ συγγενικά τους είδη ενδιαφέρουν και την παγκόσμια υδατοκαλλιέργεια, επειδή εκτιμάται ότι παρέχουν ανταγωνιστικό πλεονέκτημα έναντι των παραδοσιακά εκτρεφόμενων ειδών λόγω της υψηλής διατροφικής και οικονομικής τους αξίας, των καλλίτερων παραγωγικών αποδόσεων τους (αύξηση) και της υψηλής αποδοχής στον Ευρωπαϊκό και στον διεθνή χώρο. Παρόλα αυτά παρουσιάζουν σημαντικά προβλήματα που αφορούν κυρίως στον έλεγχο της αναπαραγωγής τους, την ευαισθησία τους στις ασθένειες και την χαμηλή επιβίωση στα αρχικά αναπτυξιακά τους στάδια (νυμφική εκτροφή). Η παρούσα μελέτη φιλοδοξεί να συμβάλει στην διαμόρφωση της απαραίτητης βασικής γνώσης που θα βοηθήσει στην επίλυση προβλημάτων που σχετίζονται με την εκτροφή των αρχικών σταδίων των τριών αυτών ειδών.

1.4. Παρουσίαση των υπό μελέτη ειδών

1.4.1. Μαγιάτικο *Seriola dumerili* (Risso, 1810)

Βασίλειο	Animalia
Φύλο	Chordata
Κλάση	Actinopterygii
Τάξη	Perciformes
Οικογένεια	Carangidae
Γένος	<i>Seriola</i>
Είδος	<i>S. dumerili</i>



Το μαγιάτικο βρίσκεται στην Μεσόγειο θάλασσα, στον Ατλαντικό ωκεανό, στον Ειρηνικό ωκεανό και στις ακτές της Ινδίας (Andaloro and Pipitone, 1997; Cummings et al., 1999; Fischer, 1978; Liu, 2001; Manooch and Potts, 1997a; b; Manooch, 1984; Thompson et al., 1999). Χαρακτηρίζεται ως πελαγικό και επιπελαγικό είδος (Manooch and Potts, 1997a). Διαβιεί σε βάθη από 18 έως 72 μέτρα (m) (Fischer, 1978; Manooch and Potts, 1997b). Το μέγιστο μέγεθος (σε συνολικό μήκος σώματος) που έχει παρατηρηθεί μέχρι σήμερα είναι 180 εκατοστά (cm) και 80,6 κιλά (Kg) σωματικό βάρος και το σύνηθες μέγεθος ατόμων που αλιεύονται φτάνει τα 110 cm και 25-40 Kg (Fischer, 1973; Fisher et al., 1987; Smith-Vaniz, 1986).

Το μαγιάτικο παρουσιάζει αναπαραγωγική ωριμότητα στον 3^ο χρόνο της ζωής του όμως, οι γεννητικοί αδένες είναι πλήρως λειτουργικοί τον 4^ο και τον 5^ο χρόνο της ζωής τους για τα αρσενικά και τα θηλυκά άτομα αντίστοιχα (Micale et al., 1993). Στη φύση, η απελευθέρωση αυγών και σπέρματος γίνεται κατά τη διάρκεια της άνοιξης και του καλοκαιριού (Grau et al., 1996; Micale et al., 1999; Poortenaar et al., 2001). Οι γονάδες όταν είναι σε πλήρη ωρίμανση οριοθετούνται στα 2/3 του μήκους της σωματικής κοιλότητας. Ο γοναδοσωματικός δείκτης ποικίλλει, ανάλογα με την ηλικία, από 0,51 έως 15,56 (σε % ποσοστό του βάρους του σώματος τους) στα θηλυκά και 0,05-8,23 στα αρσενικά, με ολική γονιμότητα 600 αυγά / γραμμάριο (g) σωματικού βάρους στα ώριμα νεαρά θηλυκά άτομα, βάρους περίπου 15 Kg, και 130 αυγά/g στα μεγαλύτερα θηλυκά, βάρους πάνω από 30 Kg (Grau, 1992). Τα αυγά του

μαγιάτικου είναι πελαγικά, το σχήμα τους είναι σφαιρικό με διάμετρο 1,0-1,2 χιλιοστά (mm) και έχουν μία λιπιδιακή σταγόνα διαμέτρου 0,2-0,3 mm. (Lazzari, 1991; Masuma et al., 1990; Mylonas et al., 2004; Tachihara et al., 1993). Η λέκιθος είναι κυκλικά τοποθετημένη και διαθέτουν στενό περιβιτελινικό χώρο (Masuma et al., 1990).

Η γνώση της διατροφικής συμπεριφοράς που παρουσιάζει το μαγιάτικο (*S. dumerili*), κατά την διάρκεια των διαφόρων σταδίων της ζωής του στο φυσικό του περιβάλλον, είναι ιδιαίτερα σημαντική για την ανάπτυξη της σχετικής με την διατροφή του τεχνογνωσίας και ιδιαίτερα τον προσδιορισμό τεχνητών σιτηρεσιών που θα ανταποκρίνονται στις μεταβολικές του απαιτήσεις σε συνθήκες εκτροφής (Garcia, 2000). Αναφέρεται ότι, κατά τα αρχικά αναπτυξιακά στάδια και έως το στάδιο των νεαρών ιχθυδίων, το μαγιάτικο τρέφεται με ζωοπλαγκτόν καταναλώνοντας Κωπήποδα, νύμφες Δεκάποδων, Καρκινοειδών κ.τ.λ. (Badalamenti et al., 1995). Τα νεαρά ιχθύδια του μαγιάτικου, από τα πρώτα ακόμη στάδια της ζωής τους, είναι αξιόλογοι θηρευτές άλλων μικρών ψαριών (Pipitone and Andaloro, 1995). Σε μήκος 20 cm τα νεαρά άτομα εγκαταλείπουν τις παραθαλάσσιες περιοχές για να πάνε σε ακόμα πιο αβαθείς περιοχές αλλάζοντας συγχρόνως και τις διαιτητικές τους προτιμήσεις (Pipitone and Andaloro, 1995). Τέλος, η διατροφή των ενήλικων ατόμων βασίζεται σε Τελεόστεους ιχθύες, όπως, *Scomber scombrus*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardu*, *Merluccius merluccius* αλλά συχνά συνοδεύεται από Κεφαλόποδα (*Loligo vulgaris* και *Sepiola sp*), καθώς και από Καρκινοειδή *Squilla mantis* (Lazzari and Barbera, 1988; Lazzari and Barbera, 1989; Matallanas et al., 1995).

Η εκτροφή του μαγιάτικου έχει ξεκινήσει στην Ευρώπη από το δεύτερο μισό της δεκαετίας του '80 με την σύλληψη και πάχυνση νεαρών άγριων ψαριών. Το είδος παρουσιάζει υψηλούς ρυθμούς αύξησης, φτάνοντας τα 6 κιλά σε 2,5 χρόνια εκτροφής (Jover et al., 1999; Mazzola et al., 2000; Pastor et al., 2000) όταν η τσιπούρα σε 18 μήνες φτάνει τα 330 g, έχει εξαιρετική ποιότητα σάρκας (Nakada, 2000) και ικανοποιητική εμπορική αξία. Παρόλα αυτά η παραγωγή του αντιμετωπίζει σοβαρό πρόβλημα που εστιάζεται στον περιορισμένο αριθμό των νεαρών ατόμων που διατίθενται για πάχυνση (Lazzari et al., 2000). Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι η εκτροφή μέχρι πρόσφατα στηρίχτηκε στην συλλογή άγριου γόνου, όπως

προαναφέρθηκε, ή στην πρόκληση της ωοτοκίας μέσω ορμονικής διαχείρισης άγριων γεννητόρων, αναπαραγωγικά ώριμων, οι οποίοι είχαν διατηρηθεί σε συνθήκες εκτροφής (Jover et al., 1999; Lazzari et al., 2000; Mazzola et al., 2000; Nakada, 2000; Pastor et al., 2000; Tachihara et al., 1993). Νέες μελέτες με τη χρήση εμφυτευμάτων γοναδοτροπίνης, αγωνιστικής εκλυτικής ορμόνης (gonadotropin releasing-hormone agonist (GnRHa)), μπορεί να προάγει την ολοκλήρωση της βιτελογένεσης και να προκαλέσει τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων με αποτέλεσμα την παραγωγή αυγών σε θηλυκούς γεννήτορες στα μέσα της βιτελογένεσης που έχουν μέγιστη διάμετρο ωοκυττάρου 350 μm (Mylonas et al., 2004). Την τελευταία εξαετία υπήρξε επιτυχής εκτροφή των νυμφών με την μέθοδο του μεσοκόσμου (Papandroulakis et al., 2005). Παρόλα αυτά η επιβίωση που παρουσιάζει το είδος σε συνθήκες εκτροφής εξακολουθεί να είναι μικρή. Οι μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί μέχρι σήμερα εστιάζονται κυρίως σε θέματα όπως οι διατροφικές συνήθειες (Hamasaki et al., 2009), η ανάπτυξη της νηκτική κύστης (Hirata et al., 2009) και η περιγραφή της οντογένεσης του σκελετού των πρώιμων αναπτυξιακών σταδίων (Laggis et al., 2010; Liu, 2001). Επίσης έχουν παρατηρηθεί και μελετηθεί διάφορα προβλήματα που συσχετίζονται και με την παθολογία του είδους (Crespo et al., 1990; Grau and Crespo, 1991; Grau et al., 2003; Hirayama et al., 2009; Ji et al., 2008; Lia et al., 2007; Manooch and Potts, 1997a; Montero et al., 1999; Montero et al., 2009; Montero et al., 2003a; b; Montero et al., 2004). Όμως, μελέτες που να εστιάζονται σε θέματα οντογένεσης οργάνων που συσχετίζονται με την διατροφική συμπεριφορά όπως το πεπτικό σύστημα ή το σύστημα της όρασης κατά τα πρώιμα –κρίσιμα- αναπτυξιακά στάδια του είδους δεν υπάρχουν.

1.4.2. Συναγρίδα *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758)

Βασίλειο	Animalia
Φύλο	Chordata
Κλάση	Actinopterygii
Τάξη	Perciformes
Οικογένεια	Sparidae
Γένος	<i>Dentex</i>
Είδος	<i>D. dentex</i>



Η συναγρίδα απαντά στην Μεσόγειο θάλασσα, στον Ατλαντικό ωκεανό - από τον Βискаϊκό κόλπο έως την νήσο Μαδεΐρα - και σπάνια και στην Μαύρη θάλασσα (Bauchot and Hureau, 1986). Είναι βενθοπελαγικό ψάρι και διαβιεί σε σχετικά ρηχά νερά (50–100 m) με βραχώδεις συνήθως πυθμένες (Morales-Nin and Moranta, 1997) καθώς και σε λιβάδια *Posidonia* sp. (Machias et al., 2002). Είναι σαρκοφάγο είδος το οποίο συνηθίζει να τρέφεται από μικρότερα ψάρια και μαλάκια (Bauchot and Hureau, 1986).

Λόγω της υψηλής εμπορικής του αξίας, του υψηλού ρυθμού αύξησης που παρουσιάζει (συγκρινόμενο με το λαυράκι και την τσιπούρα), της ικανότητάς του να αναπαράγεται σε συνθήκες αιχμαλωσίας και της προσαρμοστικότητάς του στις συνθήκες εκτροφής με την τεχνολογία που χρησιμοποιείται για την παραγωγή τσιπούρας και λαυρακιού, αποτελεί ένα νέο είδος κατάλληλο για τη Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια (Efthimiou et al., 1994; Glamuzina et al., 1989; Pavlidis et al., 1999b; Rueda and Martinez, 2001).

Οι απόψεις σχετικά με την καθορισμό του φύλου στην συναγρίδα και τον αναπαραγωγικό κύκλο των εκτρεφόμενων ατόμων υπήρξαν για μεγάλο χρονικό διάστημα αντικρουόμενες. Αρχικά θεωρήθηκε ότι επρόκειτο για ένα γονοχωριστικό είδος (D'ancona, 1949), ενώ σύμφωνα με άλλους μελετητές (Bauchot and Hureau, 1986; Glamuzina et al., 1989) η συναγρίδα ήταν πρότανδρο ερμαφρόδιτο είδος χωρίς η αλλαγή του φύλου να είναι υποχρεωτική. Νεότερες μελέτες στην φύση (Morales-Nin and Moranta, 1997) αλλά και σε συνθήκες αιχμαλωσίας (Loir et al., 2001) υποστηρίζουν την άποψη του D'ancona (1949) ότι η συναγρίδα είναι γονοχωριστικό είδος. Η χρονολογική σειρά του αναπαραγωγικού κύκλου όπως και οι

ενδοκρινολογικές αλλαγές που συσχετίζονται με την ανάπτυξη των γονάδων σε εκτρεφόμενους πληθυσμούς έχουν μελετηθεί (Pavlidis et al., 2004; Pavlidis et al., 1999a; Pavlidis et al., 2001; Pavlidis et al., 2000). Η φωτοκία αναφέρεται ότι πραγματοποιείται σταδιακά, για μια μεγάλη χρονική περίοδο 40-50 ημερών (Gimenez et al., 2006) και συμβαίνει κατά την δύση του ήλιου ή το ξημέρωμα (Abellan, 2000).

Όμως, παρόλο που η ελεγχόμενη αναπαραγωγή και η εκτροφή του είδους είναι εφικτές, σε εγκαταστάσεις ιχθυογενετικών σταθμών, η μαζική παραγωγή του είναι ακόμη περιορισμένη. Αυτό συμβαίνει λόγω των μεγάλων θνησιμοτήτων που παρατηρούνται κατά το νυμφικό στάδιο αλλά και κατά την μετάβαση των νεαρών ιχθυδίων από την ζωντανή (διατροφή με ζωοπλαγκτονικούς οργανισμούς) στην βιομηχανική τροφή ξηρού τύπου. Επίσης, στο είδος αυτό παρατηρούνται θνησιμότητες που οφείλονται στην επιθετική συμπεριφορά του, τη μικρή αντοχή σε χειρισμούς κατά την διαδικασία εκτροφής, αλλά και την μεγάλη ευαισθησία του σε διάφορες ασθένειες (Abellan, 2000; Efthimiou et al., 1994; Koumoundouros et al., 2004; Rueda and Martinez, 2001; Tibaldi et al., 1996). Επιπροσθέτως, έχουν πραγματοποιηθεί αξιόλογες μελέτες που αφορούν στις διατροφικές απαιτήσεις και την ανάπτυξη του είδους αυτού σε αιχμαλωσία (Chatzifotis et al., 2005; Company et al., 1999; Efthimiou et al., 1994; Espinos et al., 2003; Skalli et al., 2004; Tibaldi et al., 1996) καθώς και στην εκτίμηση της γονιμότητας, της εξέλιξης των αυγών αλλά και της ανάπτυξης των νυμφών υπό πειραματικές συνθήκες εκτροφής (Bibiloni et al., 1993; Efthimiou et al., 1994; Franicevic, 1991; Gimenez et al., 2006; Glamuzina et al., 1989; Jugdujakovic et al., 1995; Kentouri et al., 1992; Riera et al., 1993) οι οποίες δείχνουν ότι το είδος αυτό είναι δυνατό να εκτραφεί υπό συνθήκες εντατικής εκτροφής. Παρόλα αυτά τα ιχθύδια που προέρχονται από συνθήκες εντατικής εκτροφής παρουσιάζουν συχνά σκελετικές ανωμαλίες (Efthimiou, 1996) πολλές από τις οποίες έχουν ταυτοποιηθεί (Koumoundouros, 1998; Koumoundouros et al., 1999a; b). Μελέτες της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος και των ενζύμων κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια έχουν αρχίσει να δίδουν σημαντικές πληροφορίες για την επιτυχή εκτροφή του είδους αυτού (Gisbert et al., 2009; Santamaría et al., 2004).

1.4.3. Κρανιός *Argyrosomus regius* (Asso, 1801)

Βασίλειο: Animalia

Φύλο: Chordata

Κλάση: Actinopterygii

Τάξη: Perciformes

Οικογένεια: Sciaenidae

Γένος: *Argyrosomus*

Είδος: *A. regius*



Ο κρανιός συναντάται στην Μεσόγειο, στην Μαύρη θάλασσα και στις ακτές της Ευρώπης στον Ατλαντικό Ωκεανό. Διαβιεί σε παράκτια οικοσυστήματα, κοντά στην υφαλοκρηπίδα νησιώτικων και παράκτιων περιοχών, σε λιμνοθάλασσες καθώς και σε δέλτα ποταμών (Griffiths and Heemstra, 1995). Κολυμπά συνήθως κοντά στον πυθμένα, σε ένα εύρος βάθους που κυμαίνεται από 15 έως 200 m (Whitehead et al., 1986). Το μεγαλύτερο μέγεθος που μπορεί να φτάσει είναι τα 50 Kg στην φύση, παρότι έχει αναφερθεί ότι έχει αλιευθεί κρανιός μεγέθους 103 Kg και συνολικού μήκους 182 cm (Quéro and Vayne, 1997). Η ποιότητα της σάρκας του αξιολογείται ως ιδιαίτερα γευστική και θρεπτική (Poli et al., 2003; Quèmèner, 2002).

Ο κρανιός προσαρμόζεται εύκολα σε συνθήκες εκτροφής παρουσιάζοντας υψηλούς ρυθμούς ανάπτυξης (Quèmèner, 2002; Quéro and Vayne, 1997) και έχει την δυνατότητα να διαβιεί σε μεγάλο εύρος θερμοκρασίας και αλατότητας (Chatzifotis et al., 2010). Προς το παρόν, αν και το είδος αυτό εκτρέφεται σε πολλές περιοχές της Ευρώπης υπάρχουν λίγες δημοσιευμένες εργασίες και αναφέρονται σε εκτροφές που έχουν πραγματοποιηθεί σε εκτροφεία της Γαλλίας (Poli et al., 2003), στις πειραματικές εγκαταστάσεις του Ινστιτούτου Υδατοκαλλιεργειών του Ελληνικού Κέντρου Θαλασσίων Ελ.Κε.Θ.Ε. στο Ηράκλειο Κρήτης, στις εγκαταστάσεις της εταιρίας Σελόντα-Περσεύς (προσωπικά δεδομένα), και σε δυο μονάδες πάχυνσης στην Ιταλία (Poli et al., 2003). Λίγες ερευνητικές εργασίες αναφέρονται στην αναπαραγωγή (Duncan et al., 2008), στη νυμφική εκτροφή και στην πάχυνση υπό συνθήκες εκτροφής (Morales-Nin et al., 2010), με αποτέλεσμα η συνολική γνώση για όλα τα στάδια εκτροφής να κρίνεται ελλιπής για το είδος αυτό. Ιδιαίτερα προβλήματα υπάρχουν στην αναπαραγωγή του είδους, αφού δεν αναπαράγεται επιτυχώς υπό συνθήκες αιχμαλωσίας χωρίς την χρήση ορμονών, (Mylonas et al.,

2011). Συγκεκριμένα, ενώ η λεκιθογένεση και η σπερματογένεση διεξάγονται κανονικά, τα ωοκύτταρα δεν ωριμάζουν, με αποτέλεσμα να μην είναι δυνατή η παραγωγή γονιμοποιημένων αυγών από εκτρεφόμενους πληθυσμούς. Η επαγωγή της ωρίμανσης ωοκυττάρων είναι δυνατή μόνο μετά από χρήση εμφυτευμάτων αναπαραγωγικών ορμονών σε θηλυκά στο στάδιο της λεκιθογένεσης. Στη συνέχεια ανάλογης διαχείρισης επετεύχθη η παραγωγή γονιμοποιημένων αυγών στο Ελ.Κε.Θ.Ε. ενώ τα αποτελέσματα εκτροφής των νυμφών, με την μέθοδο των μεσοκόσμων, που προέκυψαν, έδειξαν ότι το είδος αυτό:

1. μπορεί εύκολα να προσαρμοσθεί σε συνθήκες εκτροφής,
2. δίδει πολύ ικανοποιητικά αποτελέσματα όσον αφορά την επιβίωση και τους ρυθμούς αύξησης κατά την νυμφική εκτροφή,
3. προσαρμόζεται σε συνθήκες πάχυνσης σε κλωβούς στην θάλασσα όπου συνεχίζει να διατηρεί υψηλούς ρυθμούς αύξησης.

1.5. Στόχος της παρούσας διατριβής

Στην παρούσα διατριβή μελετήθηκε η οντογένεση του πεπτικού και οπτικού συστήματος καθώς και η πλαστικότητα των οργάνων των παραπάνω συστημάτων στα τρία προαναφερθέντα είδη.

Ο στόχος της παρούσας διατριβής ήταν:

1. Να περιγραφεί η οντογένεση των οργάνων των παραπάνω συστημάτων.
2. Να μελετηθούν οι μεταβολές σε βασικές δομές των οργάνων αυτών στις διαφορετικές φάσεις ανάπτυξής τους.
3. Να γίνει σύγκριση μεταξύ των τριών ειδών ως προς τις παραπάνω παραμέτρους.
4. Να επισημανθούν οι κρίσιμες φάσεις προκειμένου να γίνουν βελτιωτικές παρεμβάσεις στις συνθήκες εκτροφής (π.χ. πρωτόκολλο εκτροφής) στηριζόμενες στις μορφολογικές δυνατότητες του κάθε είδους στα διάφορα αναπτυξιακά του στάδια.

Οι λόγοι για τους οποίους επιλέχθηκαν τα παραπάνω είδη είναι οι ακόλουθοι:

1. Η διαφοροποίηση της υδατοκαλλιέργειας με εισαγωγή νέων ειδών που θα διευρύνει τον κύκλο εργασιών των μονάδων εξασφαλίζοντας μεγαλύτερα κέρδη είναι επιβεβλημένη για μια ανταγωνιστική εθνική αλλά και Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια.
2. Τα ενήλικα άτομα των ειδών αυτών ζουν σε διαφορετικά ενδιαίτηματα (κρانيός: βενθικό, συναγρίδα: μεσοπελαγικό-βενθικό, μαγιάτικο: πελαγικό). Όμως, υπό συνθήκες εκτροφής, καλούνται να διαβιώσουν σε κοινό τεχνητό ενδιαίτημα, που διαμορφώνεται με γνώμονα τις απαιτήσεις των ευρέως εκτρεφόμενων ειδών (τσιπούρα λαυράκι), γεγονός που σημαίνει ότι είναι πιθανή μια διαφορετική ανταπόκρισή τους στις συνθήκες εκτροφής. Η πληροφορία που θα συλλεχθεί αναμένεται να βοηθήσει στην ορθολογική τροποποίηση των συνθηκών εκτροφής για κάθε είδος ξεχωριστά.
3. Τα είδη αυτά αναμένεται να αποτελέσουν σημείο αναφοράς για άλλα υποψήφια είδη για τη Μεσογειακή υδατοκαλλιέργεια των οποίων τα ενήλικα άτομα διαβιούν σε παρόμοια φυσικά ενδιαίτηματα (όπως ο τόνος (*Thunnus thynnus*) που είναι πελαγικό είδος, ή ο βλάχος (*Polyprion americanus*) που

είναι βενθικό. Απαντήσεις σε ερωτήματα που τίθενται κατά την διαδικασία εκτροφής τους, πιθανό να προκύψουν από τα συμπεράσματα της παρούσας μελέτης.

Οι λόγοι για τους οποίους μελετώνται το πεπτικό και οπτικό σύστημα.

Το πεπτικό σύστημα και το σύστημα της όρασης αποτελούν δύο σημαντικά συστήματα για την επιβίωση των ψαριών. Μέσω του πεπτικού συστήματος ο οργανισμός εφοδιάζεται με τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά που θα του επιτρέψουν να επιβιώσει και στην συνέχεια να αυξηθεί και να αναπαραχθεί. Όμως, για να φτάσει η τροφή στο πεπτικό σύστημα θα πρέπει προηγουμένως να εντοπιστεί. Ο οπτικός εντοπισμός αποτελεί την κύρια αίσθηση για την σύλληψη της τροφής στα περισσότερα είδη ψαριών.

Ειδικότερα, όσον αφορά στο πεπτικό σύστημα των ψαριών, κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια, από την εκκόλαση των αυγών έως την μεταμόρφωση των νεαρών ιχθυδίων, παρατηρείται πλήθος μεταβολών τόσο στις δομές που το απαρτίζουν όσο και στις λειτουργίες που σχετίζονται με αυτό (Przybył et al., 2006). Εργασίες που, βασιζόμενες σε ιστολογικές μελέτες, περιγράφουν λεπτομερέστερα την οντογένεση του πεπτικού συστήματος παρέχουν θεμελιώδεις πληροφορίες για την οργάνωση του σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο. Μελέτες που εστιάζονται σε μεταβολές στις οποίες υπόκεινται κύρια και βοηθητικά όργανα του πεπτικού συστήματος, όπως το συκώτι ή το έντερο, δίνουν πληροφορίες για την επίδραση εξωτερικών παραγόντων, όπως είναι για παράδειγμα το πρωτόκολλο εκτροφής στα όργανα αυτά και κατ' επέκταση στην φυσιολογική λειτουργία του οργανισμού. Το συκώτι και το έντερο αποτελούν όργανα δείκτες για τη διατροφική και την φυσιολογική κατάσταση του ψαριού (Caballero et al., 1999) διότι ανταποκρίνονται άμεσα στις διάφορες διατροφικές συνθήκες που επικρατούν. Μεταβολές στο συκώτι μπορούν να προκληθούν (α) από αλλοίωση της ποιότητας των τροφών, λόγω κακών θερμοκρασιακών συνθηκών συντήρησης (Godino et al., 1990), (β) από την προέλευση των λιπαρών στις τροφές (Tucker et al., 1997), (γ) από παθολογικές καταστάσεις που οφείλονται σε δυσαναλογία των λιπών στην τροφή σε σχέση με άλλα θρεπτικά συστατικά (Bautista and De la Cruz, 1988; Watanabe et al., 1989) ή (δ) ακόμα από την χρήση διαφορετικών πρωτοκόλλων διατροφής (Papadakis et al., 2009). Οι μεταβολές αυτές συνδέονται με το διατροφικό πρωτόκολλο που ακολουθείται και αναδεικνύουν περιόδους υποσιτισμού που πιθανόν υπάρχουν κατά

την διαδικασία της εκτροφής (Margulies, 1993; Papadakis et al., 2009). Η συσχέτιση της οντογένεσης των οργάνων στον χρόνο καθώς και των μορφολογικών μεταβολών σε συγκεκριμένα όργανα του πεπτικού συστήματος πιστεύουμε, ότι μπορεί να αναδείξει τις αδυναμίες αλλά και να προτείνει συγκεκριμένες λύσεις, τόσο όσον αφορά το χρόνο εφαρμογής, όσο και την σύσταση των πρωτοκόλλων εκτροφής.

Η διατροφική συμπεριφορά των ψαριών διαμορφώνεται από την επεξεργασία στον εγκέφαλο ενός συνόλου σημάτων τα οποία λαμβάνονται από διάφορα όργανα. Πολλοί παράγοντες συνεισφέρουν στη διατροφική επιτυχία ενός είδους υπό συνθήκες εκτροφής. Μερικοί από αυτούς είναι η συγκέντρωση και ο τύπος της τροφής (Hunter, 1981), η θερμοκρασία και οι συνθήκες φωτισμού (Blaxter, 1986; Miner and Stein, 1993). Καθώς οι νύμφες των ψαριών αναπτύσσονται, ένα μεγάλο εύρος των δραστηριοτήτων τους αυξάνει ενώ οι λειτουργίες των αισθητήριων οργάνων που συσχετίζονται με την θήρευση ή με την αποφυγή των θηρευτών τους, συνεχώς βελτιώνονται (Osse and van den Boogaart, 1995). Τα μάτια αποτελούν ένα από τα κυριότερα αισθητήρια όργανα στα ψάρια διότι με αυτά εντοπίζουν φωτεινά σήματα και εικόνες από το περιβάλλον τα οποία στην συνέχεια τα εντυπώνουν και τα επεξεργάζονται στον εγκέφαλό τους (Bond, 1996). Συγχρόνως εμφανίζουν ένα μεγάλο εύρος δομικών διαφοροποιήσεων ανάλογα με το περιβάλλον διαβίωσης και τον τρόπο ζωής των ψαριών. Οι νύμφες των περισσότερων Τελεόστεων ψαριών είναι οπτικοί θηρευτές. Η ανταπόκριση των νυμφών των ψαριών σε ιδιαίτερα χαρακτηριστικά του φωτός εξαρτάται κυρίως από το είδος και μεταβάλλεται ανάλογα με την ηλικία ή το αναπτυξιακό στάδιο του ψαριού (Puvanendran and Brown, 1998). Οι πλέον σημαντικές αλλαγές στην δομή του ματιού παρουσιάζονται κατά το αυτότροφο στάδιο, ειδικότερα από την εκκόλαψη έως και το τέλος του προνυμφικού σταδίου (έως τότε το στόμα δεν έχει σχηματιστεί). Αυτό επιτρέπει στις νύμφες με το άνοιγμα του στόματος τους, να έχουν τις απαραίτητες οπτικές ικανότητες για να εντοπίσουν επιτυχώς το θήραμα τους (Kawamura et al., 1984; Pankhurst and Eagar, 1996). Σε μεταγενέστερα αναπτυξιακά στάδια οι αλλαγές δεν είναι τόσο έντονες, όμως η τελική διαμόρφωση και οργάνωση των ματιών συσχετίζονται περισσότερο με την οπτική ικανότητα του κάθε είδους. Η οπτική ικανότητα κάθε είδους, δηλαδή πόσο μακριά μπορεί να δει, πότε μπορεί να δει αντικείμενα κάτω από χαμηλές εντάσεις φωτός και η γενικότερη οργάνωση του ματιού, εξαρτάται από το αναπτυξιακό στάδιο του ψαριού αλλά και από τις φωτεινές συνθήκες που επικρατούν στο περιβάλλον που διαβιεί. Ένα λόγος που στην φύση οι νύμφες κινούνται σε

διαφορετικά βάθη είναι για να εναρμονιστούν οι οπτικές τους δυνατότητες με τις φωτεινές συνθήκες που επικρατούν σε εκείνα τα βάθη. Όμως, σε συνθήκες εκτροφής το περιβάλλον είναι ορισμένο και προκαθορισμένο και θα πρέπει να διαμορφώνεται από τον άνθρωπο με γνώμονα την οπτική ικανότητα και τις απαιτήσεις του είδους. Η μελέτη της οντογένεσης των βασικών δομών του ματιού καθώς και των μεταβολών που υπόκεινται σε αυτές τις δομές, συνδέεται άμεσα με την ικανότητα της όρασης που έχει το κάθε εκτρεφόμενο είδος ψαριού κατά τα πρώτα αναπτυξιακά του στάδια. Η γνώση για θέματα όρασης στα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια συσχετίζεται, τόσο με το είδος, το μέγεθος και ποσότητα της τροφής που συνιστούν το διατροφικό πρωτόκολλο, όσο και με τις αβιοτικές συνθήκες και συγκεκριμένα με τις φωτεινές συνθήκες που επικρατούν στο περιβάλλον εκτροφής, θέματα που ελλιπώς έχουν μελετηθεί έως σήμερα.

2. ΟΝΤΟΓΕΝΕΣΗ ΤΟΥ ΠΕΠΤΙΚΟΥ ΣΥΣΤΗΜΑΤΟΣ ΚΑΙ ΔΕΙΚΤΕΣ ΠΟΥ ΣΧΕΤΙΖΟΝΤΑΙ ΜΕ ΤΗΝ ΔΙΑΤΡΟΦΙΚΗ ΕΥΡΩΣΤΙΑ ΤΩΝ ΠΡΩΤΩΝ ΑΝΑΠΤΥΞΙΑΚΩΝ ΣΤΑΔΙΩΝ ΤΟΥ ΜΑΓΙΑΤΙΚΟΥ, ΤΟΥ ΚΡΑΝΙΟΥ ΚΑΙ ΤΗΣ ΣΥΝΑΓΡΙΔΑΣ.

2.1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

2.1.1 Το πεπτικό σύστημα των ψαριών.

Το πεπτικό σύστημα των ψαριών αποτελείται από τον πεπτικό σωλήνα και τους προσαρτημένους σε αυτόν αδένες το συκώτι και το πάγκρεας. Ο πεπτικός σωλήνας αποτελείται από το στοματική σχισμή, την στοματική κοιλότητα, τον φάρυγγα, τον οισοφάγο, τον στόμαχο, το έντερο και καταλήγει στην έδρα. Ο πεπτικός σωλήνας κατά κανόνα είναι απλός στην κατασκευή και διαφορετικού μήκους, ανάλογα με το είδος του ψαριού και την τροφή που αυτό καταναλώνει. Συνάμα, σε γενικές γραμμές, ο πεπτικός σωλήνας είναι ευθύς και βραχύς στα αρπακτικά, ενώ είναι μακρύς στα ψάρια που δεν έχουν στομάχι και που, κατά κανόνα, είναι φυτοφάγα (Xie et al., 2001). Αναλυτικότερα, η οργάνωση και λειτουργία του πεπτικού συστήματος των ενήλικων ψαριών περιγράφεται παρακάτω.

2.1.2 Στοματική- φαρυγγική κοιλότητα.

Η στοματική κοιλότητα των ψαριών ορίζεται από τα χείλη, τις δύο παρειές, την υπερώα και προς τα πλάγια και πίσω τα βραγχιακά τόξα. Συνεχίζει χωρίς κάποιο συγκεκριμένο όριο με τον φάρυγγα και εκτείνεται έως τον οισοφαγικό σφιγκτήρα. Φάρυγγας καλείται το πίσω τμήμα της στοματικής κοιλότητας κοντά στον οισοφάγο και τα βράγχια.

Η κατασκευή του στόματος συσχετίζεται άμεσα με τις διατροφικές συνήθειες του οργανισμού, με το είδος της τροφής και τον τρόπο πρόσληψης της (Rust, 2002). Στα ψάρια επίσης εμφανίζεται ποικιλομορφία ανάλογα με την θέση του στόματος στο κεφάλι. Το μέγεθος του στόματος φαίνεται να εξαρτάται από το μέγεθος των τεμαχίων της τροφής που καταναλώνει. Στη βάση της στοματικής κοιλότητας

υπάρχει μια επιμήκης πτυχή που περιβάλλει το γλωσσικό οστό και αποτελεί ομόλογο μόρφωμα της γλώσσας των τετράποδων σπονδυλωτών (Rust, 2002).

Η στοματική κοιλότητα και ο φάρυγγας καλύπτονται από πολύστιβο πλακώδες επιθήλιο και στους τελεόστεους χαρακτηρίζονται από την παρουσία δοντιών που διακρίνονται σε γναθιαία, στοματικά και φαρυγγικά (Rust, 2002). Τα γναθιαία δόντια χρησιμοποιούνται για το δάγκωμα, την πρόσληψη της τροφής ή την απόξυσή της από τους βράχους στους οποίους είναι προσκολλημένα. Τα στοματικά δόντια παρατηρούνται σε σαρκοφάγα είδη ψαριών και χρησιμεύουν για την συγκράτηση της τροφής και την αποτροπή της διαφυγής της. Τα φαρυγγικά δόντια είναι τα πλέον συνήθη. Χαρακτηριστικό σε αυτά είναι ότι στερούνται σμάλτου (αδαμαντίνη) και ανανεώνονται περιοδικά. Η διάταξη και ο αριθμός των δοντιών αυτών ποικίλει στα διάφορα είδη. Ανάλογα με τη λειτουργία και την μορφή τους τα δόντια διακρίνονται σε κυνοδοντόμορφα, κοπυρόμορφα και επίπεδα μασητικά (Rust, 2002). Η παρουσία των φαρυγγικών δοντιών δεν είναι καθολική, αλλά σε όσους τελεόστεους παρατηρούνται, συνδέονται με την σύνθλιψη και τον τεμαχισμό της τροφής. Γενικά η παρουσία των φαρυγγικών δοντιών συνδέεται με το διατροφικό πρότυπο των ψαριών και η μορφολογική και λειτουργική παρουσία τους ενισχύεται από τα φυτοφάγα προς τα σαρκοφάγα. Η διαφοροποίηση των φαρυγγικών δοντιών έχει να κάνει με την τύπο της τροφής που καταναλώνουν. Αναφέρεται ότι τα φαρυγγικά δόντια των ψαριών που καταναλώνουν φυτικούς και βενθικούς ζωικούς οργανισμούς (οστρακοειδή) χαρακτηρίζονται από επίπεδες, αποστρογγυλωμένες (ημισφαιρικές) επιφάνειες, ενώ τα φαρυγγικά δόντια των ψαριών που καταναλώνουν Καρκινοειδή είναι αιχμηρά, κωνικά και μεγαλύτερα. Η παρουσία των φαρυγγικών δοντιών στα παμφάγα και τα φυτοφάγα ψάρια είναι περισσότερο ουσιαστική απ' ό,τι στα σαρκοφάγα. Σε ορισμένα απ' αυτά ο ρόλος τους περιορίζεται στο σπάσιμο των εξωσκελετών (οστρακοειδή, καρκινοειδή) της λείας τους (Παπουτσόγλου, 2008). Ας σημειωθεί ότι τα δόντια αποτελούν και εργαλείο για τη συστηματική κατάταξη των ψαριών, ειδικότερα δε για τα είδη της οικογένειας των Κυπρινοειδών. Τόσο ο αριθμός τους, όσο και η θέση τους ποικίλει ανάλογα με το είδος. Σε πολλά είδη ψαριών που δεν έχουν δόντια στην θέση τους υπάρχουν άλλα μορφώματα που βοηθούν στην λήψη και στην συγκράτηση της τροφής (Παπουτσόγλου, 2008).

Η γεύση στα ψάρια εξασφαλίζεται από τους γευστικούς κάλυκες, οι οποίοι είναι διάσπαρτοι στα χείλια, τη στοματική και την φαρυγγική κοιλότητα, στα βραγχιακά τόξα αλλά ακόμη και στο δέρμα (Gomahr et al., 1992; Ishimaru et al., 2005). Τα

γευστικά κύτταρα (γευστικοί κάλυκες) δεν είναι νευρικής προέλευσης κύτταρα αλλά τροποποιημένα επιθηλιακά κύτταρα (Fishelson et al., 2004). Τα ψάρια ανταποκρίνονται στα διάφορα χημικά συστατικά που είναι διαλυμένα στο νερό, όπως τα διάφορα αμινοξέα, οργανικά οξέα, σάκχαρα και νουκλεοτίδια, με μεγαλύτερη ευαισθησία από ότι στα Θηλαστικά (Hara, 1994). Οι πληροφορίες από τους γευστικούς κάλυκες μεταβιβάζονται για επεξεργασία στον εγκέφαλο με τους νευρώνες του κρανιακού νεύρου, του γλωσσοφαρυγγικού νεύρου και του βραγχιογαστρικού νεύρου (Παπουτσόγλου, 2008).

2.1.3. Οισοφάγος

Ο οισοφάγος αναφέρεται ως η μετάβαση από το στόμα στο υπόλοιπο πεπτικό σύστημα. Πρόκειται για ένα βραχύ σωλήνα με χοντρά τοιχώματα. Χαρακτηριστικό γνώρισμα του οισοφάγου των ψαριών είναι η ικανότητα σημαντικής αυξήσεως της διαμέτρου του, (έως και τρεις φορές πλησιάζοντας αρκετά ή εξισούμενος με την διάμετρο του φάρυγγα), με αποτέλεσμα την εύκολη προώθηση προς το στομάχι τροφών με μεγάλο όγκο. Η ιδιότητα αυτή οφείλεται στην ελαστικότητα των γραμμωτών μυών αλλά και στην παρουσία πλούσιας ποσότητας βλέννας που παράγεται από τα βλεννογόνα κύτταρα (goblet cells) που βρίσκονται σε αυτόν. Τα κύτταρα αυτά οριοθετούνται στο πρόσθιο τμήμα του οισοφάγου και η βλέννα που εκκρίνουν λειτουργεί ως λιπαντικό στον πεπτικό σωλήνα (Rust, 2002). Ο βλεννογόνος ιστός του οισοφάγου σχηματίζει ευδιάκριτες πτυχές οι οποίες αναπτύσσονται παράλληλα με τον επιμήκη άξονα του οισοφάγου. Διαθέτει ισχυρό σφικτήρα (οισοφαγικός σφικτήρας) αν και σε μερικά είδη η μετάβαση του οισοφάγου στο στομάχι είναι ασαφής (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008)

2.1.4. Στομάχι

Το στομάχι είναι ένας μυώδης σάκος ο οποίος στενεύει προς τον πυλωρό. Το σχήμα ποικίλει στα διάφορα είδη ψαριών. Έτσι διακρίνονται, ανάλογα με την εξωτερική διαμόρφωση του, τρία είδη στομάχου: ο ευθύς στόμαχος τύπου J, ο ημικυκλικός ή τοξοειδής στόμαχος τύπου U και ο υψιλοειδής η έμμισχος διχαλωτός στόμαχος τύπου Y (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008).

Το πρόσθιο τμήμα του στομάχου αποτελεί την συνέχεια του οισοφάγου (γνωστό ως καρδιακό τμήμα) συνεχίζει στο μεσαίο τμήμα, το οποίο δεν υπάρχει σε όλα τα ψάρια και τελειώνει στο τρίτο τμήμα του στομαχιού, (ή αλλιώς οπίσθιο τμήμα, ή πυλωρικό τμήμα του στομαχιού) το οποίο άμεσα γειτνιάζει με τον πυλωρικό σφικτήρα. Ο πυλωρικός σφικτήρας ταυτίζεται με το τέλος του στομάχου. Είναι ένας πολύ ισχυρός σφικτήρας ο οποίος αποτελείται από έναν κυκλικού σχήματος μυ που ελέγχει την διέλευση της επεξεργασμένης τροφής (χυμού) από το στομάχι στο έντερο και συγχρόνως αποτρέπει την παλινδρόμηση της τροφής από το έντερο στο στομάχι. Ο βλεννογόνος του στομάχου αποτελείται από τυπικό μονόστιβο κυλινδρικό επιθήλιο το οποίο διαμορφώνεται σε πτυχές στην βάση των οποίων υπάρχουν πολυάριθμοι αδένες που παράγουν βλέννα. Πάνω στο στομάχι και ιδιαίτερα στο καρδιακό τμήμα του προσαρμίζονται οι γαστρικοί αδένες, οι οποίοι εκκρίνουν υδροχλωρικό οξύ και πεπτικά ένζυμα. Στα Θηλαστικά υπάρχουν δύο τύποι κυττάρων που επιτελούν ξεχωριστά το καθένα την έκκριση των οξέων και των πεπτικών ενζύμων αντίστοιχα. Στα ψάρια πιστεύεται ότι αυτό επιτελείται από ένα τύπο κυττάρων. Οι ουσίες που δρουν στο στομάχι των ψαριών είναι το υδροχλωρικό οξύ και το πρωτεολυτικό ένζυμο της πεψίνης καθώς και εστεράσες και ορισμένες καρβοϋδράσες (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008).

2.1.5. Έντερο

Το έντερο αρχίζει αμέσως μετά το στομάχι στην αρχή του οποίου εκφύονται τα πυλωρικά τυφλά, τα οποία ποικίλλουν σε αριθμό, μέγεθος και σχήμα στα διάφορα είδη ψαριών (Albrecht et al., 2001). Το μήκος του εντέρου ποικίλει επίσης από είδος σε είδος, από άτομο σε άτομο του ίδιου είδους και ανάλογα με την ηλικία και τον τύπο της τροφής. Στα αρπακτικά που διαθέτουν ανεπτυγμένο στόμαχο το έντερο είναι βραχύ και ευθύ, ενώ στα ψάρια που δεν έχουν στόμαχο εκτείνεται έως το οπίσθιο άκρο της κοιλιακής κοιλότητας και μετά δημιουργεί έλικες που κρέμονται από το μεσεντέριο. Συμβατικά διαχωρίζεται στο πρόσθιο και το οπίσθιο τμήμα του εντέρου. Το οπίσθιο τμήμα του εντέρου καταλήγει στην έδρα, η οποία βρίσκεται μπροστά από το εδρικό πτερύγιο. Τα τμήματα αυτά χωρίζονται μεταξύ τους με εντερική βαλβίδα και σε μερικά είδη η κατά μήκος ανατομία του εντέρου διαφέρει εμφανίζοντας το πρόσθιο τμήμα πιο λεπτό από ότι το οπίσθιο (Rust, 2002).

Ιστολογικά το έντερο αποτελείται από μέσα προς τα έξω, από το βλεννογόνο (εντερικό επιθήλιο), τον υποβλεννογόνο (χαλαρός συνδετικός ιστός), τον μυϊκό (δύο στρώματα λείων μυϊκών ινών) και τον ορογόνο χιτώνα (λεπτό στρώμα συνδετικού ιστού που καλύπτεται από επιθηλιακά κύτταρα). Στον βλεννογόνο παρατηρούνται τα εντερικά κύτταρα κυλινδρικού σχήματος, τα οποία έχουν κυρίως απορροφητικές ιδιότητες των ουσιών του εντέρου και τα βλεννογόνα κύτταρα. Σε αρκετές περιπτώσεις παρατηρούνται και προεκβολές του βλεννογόνου χιτώνα, γνωστές και ως λάχνες του εντέρου. Οι μικρολάχνες αποτελούν τα σημαντικότερα από μορφολογική και φυσιολογική - λειτουργική άποψη απορροφητικά κυττάρα. Πρόκειται για κυλινδρικού σχήματος προεκβολές του πρωτοπλάσματος των απορροφητικών κυττάρων. Ιστολογικά εμφανίζονται περισσότερα βλεννογόνα κύτταρα στο πρόσθιο τμήμα του εντέρου σε σχέση με το οπίσθιο. Τα τμήματα αυτά δεν ξεχωρίζουν πολύ από άποψη μορφολογικών χαρακτήρων αλλά φαίνεται ότι διαφέρουν κάπως ως προς την λειτουργία τους. Αναφέρεται ότι η απορρόφηση των λιπιδίων συμβαίνει αισθητά στο πρόσθιο τμήμα και την αρχή του οπίσθιου ενώ η απορρόφηση των πρωτεϊνών λαμβάνει χώρα στο τέλος του οπίσθιου τμήματος (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008).

Η σχέση μήκους εντέρου προς μήκος σώματος ορίζεται ως σχετικό μήκος του εντέρου και ποικίλει ευρέως στα διάφορα είδη ψαριών. Γενικά μπορεί να λεχθεί ότι τα φυτοφάγα ψάρια έχουν έντερο μεγάλου μήκους, τα σαρκοφάγα μικρού και τα παμφάγα ενδιάμεσου μήκους (Rust, 2002). Το έντερο είναι επίσης και περιοχή παραγωγής ενζύμων, όπως είναι οι εντερικής προελεύσεως πρωτεάσες (αμινοπεπτιδάσες, διπεπτιδάσες, τριπεπτιδάσες), οι καρβουδράσες (α-αμυλάση, α-γλυκοσιδάση, β-γλυκοσιδάση, λαμιναρινάση, χιτινάση) και οι εστεράσες (λιπάσες) (Παπουτσόγλου, 2008).

Από την αρχή του εντέρου εκφύονται τα πυλωρικά τυφλά. Πρόκειται για σωληνωτά κυλινδρικά μορφώματα των οποίων το ένα άκρο είναι κλειστό. Αυξάνουν την εντερική επιφάνεια, παρουσιάζοντας εκκριτική και απορροφητική λειτουργία (Hossain and Dutta, 1998). Η εμφάνιση των πυλωρικών τυφλών είναι ανεξάρτητη από το μήκος του εντέρου, αλλά απουσιάζουν από όλα τα ψάρια που δεν έχουν εμφανώς διαμορφωμένο στομάχι. Ιστολογικά τα πυλωρικά τυφλά είναι ίδια με το έντερο. Ο αριθμός αλλά και το μήκος τους διαφέρει σημαντικά από είδος σε είδος (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008).

2.1.6. Συκώτι

Το συκώτι είναι ένα από τα σημαντικότερα όργανα των ζώων συμπεριλαμβανομένων και των ψαριών. Εκτός των άλλων λειτουργιών του, στο συκώτι αποθηκεύονται πολυάριθμα θρεπτικά συστατικά, πρωτίστως γλυκογόνο και μέχρι ενός σημείου λίπος. Επίσης είναι υπεύθυνο για την αποτοξίνωση και την παραγωγή αντισωμάτων κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια (Ostaszewska, 2002), ενώ αποτελεί την κύρια περιοχή στην οποία επιτελούνται σημαντικότερες μεταβολικές διεργασίες όπως είναι η γλυκόλυση, η γλυκονεογένεση και ο μεταβολισμός των λιπών (Segner et al., 1993). Αυτό διευκολύνεται από την πυλαία φλέβα, η οποία μεταφέρει στο συκώτι τις ουσίες που απορροφούνται από το έντερο (Rust, 2002).

Το συκώτι των ψαριών είναι ένα σχετικά ογκώδες όργανο που μπορεί να φτάσει έως και 25% του σωματικού τους βάρους (Rust, 2002). Εντοπίζεται στην πρόσθια κοιλιακή περιοχή ενώ σε ορισμένα είδη εκτείνεται και πιο πίσω, μεταξύ άλλων οργάνων. Σε μερικά είδη υπάρχει ένα συνδυσασμένο όργανο με τη μορφή ηπατοπαγκρέατος ενώ σε άλλα αποτελεί ξεχωριστό όργανο. Η οργάνωση του συκωτιού των ψαριών διαφέρει από εκείνη των θηλαστικών δεδομένου ότι υπάρχει λιγότερη τάση για διάταξη των ηπατικών κυττάρων σε λόβια (Hinton, 1994).

Το πεπτικό σύστημα συνδέεται με το συκώτι και μέσω της χολής, η οποία εκκρίνει το υγρό της στο πεπτικό σύστημα βοηθώντας έτσι τις διαδικασίες πέψης. Η χολή εμπεριέχει χολικά οξέα και άλατα, ιόντα και χρωστικές ουσίες, οι οποίες εμπλέκονται κυρίως στην διάλυση των λιπών (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008). Το χοληφόρο σύστημα των ψαριών επίσης διαφέρει από εκείνο των θηλαστικών δεδομένου ότι χαρακτηρίζεται από μεσοκυττάρια χοληφόρα σωληνάκια που αναστομώνονται για να σχηματίσουν τυπικούς χοληφόρους πόρους, οι οποίοι συγχωνεύονται και τελικά καταλήγουν στην χοληδόχο κύστη, της οποίας η κιτρινοπράσινη χολή οδηγείται στο έντερο μέσω του χοληδόχου πόρου (Παπουτσόγλου, 2008).

2.1.7. Πάγκρεας

Σε ότι αφορά το πάγκρεας, σημειώνεται ότι εκτός από την περίπτωση του ηπατοπαγκρέατος, ο παγκρεατικός ιστός παρουσιάζεται με την μορφή διασκορπισμένων λοβίων τα οποία εντοπίζονται ανάμεσα στο λίπος του μεσεντερίου,

στα πυλωρικά τυφλά, το σπλήνα καθώς και γύρω από την πυλαία φλέβα του ήπατος. Η δομή των παγκρεατικών λοβών προσομοιάζει με εκείνη των θηλαστικών δηλαδή συνίσταται από την εξωκρινή που παραγονται τα πεπτικά ένζυμα και την ενδοκρινή μοίρα (νησίδια Langerhans ή σωματίδια του Brockmann) που παράγουν ινσουλίνη (Rust, 2002). Η εξωκρινής δραστηριότητα του παγκρέατος συνδέεται αποκλειστικά με τις διεργασίες του πεπτικού συστήματος και ιδιαίτερα με την παραγωγή διαφόρων ενζύμων, όπως πρωτεασών (θρυψίνη, χυμοθρυψίνη, καρβοξυπεπτιδάση και ελαστάση), καρβοϋδρασών (α-αμυλάση, χιτινάση), εστερασών (λιπάσες) και διττανθρακικών ιόντων (Rust, 2002; Παπουτσόγλου, 2008) που εκρίνονται στο εντερο και βοηθούν την πέψη της τροφής.

2.2. ΥΛΙΚΑ & ΜΕΘΟΔΟΙ

2.2.1. Τεχνικά χαρακτηριστικά συνθηκών εκτροφής

Η εκτροφή και των τριών ειδών πραγματοποιήθηκε στις εγκαταστάσεις του Ινστιτούτου υδατοκαλλιεργειών του Ελληνικού Κέντρου Θαλασσίων Ερευνών στο Ηράκλειο Κρήτης. Η εκτροφή πραγματοποιήθηκε με την τεχνολογία του μεσοκόσμου (Divanach, 1985; Divanach and Kentouri, 2000; Kentouri, 1985; Kentouri et al., 2001). Από 100.000 αυγά κρانيού, 90.000 αυγά μαγιάτικου και 130.000 αυγά συναγρίδας τοποθετήθηκαν σε κυλινδρικές δεξαμενές χωρητικότητας 40 m³. Οι δεξαμενές είχαν αρχικά γεμίσει με θαλασσινό νερό αλατότητας 38 ppt. Στην συνέχεια, από την πρώτη κιόλας ημέρα εκτροφής, γινόταν μερική ανανέωση με νερό αλατότητας 32 ppt που προέρχονταν από πηγάδι που βρισκόταν 50 m από την ακτή της θάλασσας. Κατά την διάρκεια της εκτροφής, η ημερήσια ανανέωση νερού στην δεξαμενή εκτροφής αυξήθηκε σταδιακά από 20% (1^η ημέρα) σε 400% (40^η ημέρα) του όγκου της.

Από την έναρξη του νυμφικού σταδίου (άνοιγμα του στόματος) έως την 30^η ημέρα τα ψάρια διατηρήθηκαν σε συνθήκες συνεχούς φωτισμού (24L/0D) ενώ, στην συνέχεια, εφαρμόστηκαν σε συνθήκες φυσικής φωτοπεριόδου, όπου η ένταση του φωτός στην επιφάνεια των δεξαμενών εκτροφής κυμαίνονταν μεταξύ 1000 lux (ημέρες με συννεφιά) και 5000 lux (ημέρες με ηλιοφάνεια). Ο επιπρόσθετος φωτισμός που εφαρμόστηκε κατά την διάρκεια των πρώτων 30 ημερών εκτροφής με την χρήση λαμπών φθορισμού ήταν συνεχόμενος και είχε ένταση στην επιφάνεια της δεξαμενής, 250 lux κατά την διάρκεια της νύκτας. Καθ' όλη την διάρκεια εκτροφής, η θερμοκρασία του νερού κυμάνθηκε ήταν 19-20,8°C για τη συναγρίδα, 19-23°C για τον κρانيό και 22-23,5°C για το μαγιάτικο, ενώ τα επίπεδα οξυγόνου κυμάνθηκαν μεταξύ 90% και 95% για όλα τα είδη. Ένας επιφανειακός συλλέκτης των λιπώδους υφής ουσιών τοποθετήθηκε από την 4^η έως την 15^η ημέρα και στις 3 εκτροφές με σκοπό να βοηθηθεί η διαδικασία της πλήρωσης της νηκτικής κύστης.

2.2.2. Πρωτόκολλο διατροφής

Το πρωτόκολλο διατροφής που εφαρμόστηκε σε καθένα από τα τρία είδη παρουσιάζεται αναλυτικά στον πίνακα 1.

Πίνακας 1. Πρωτόκολλο διατροφής που χρησιμοποιήθηκε για κάθε είδος ξεχωριστά.

	Ημέρες εκτροφής																																																									
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44													
Κρανιός																																																										
Φυτοπλαγκτόν																																																										
Τροχόζωα																																																										
Artemia Sp																																																										
Βιομηχανική τροφή																																																										
Κοπάδοα																																																										
Μαγιάτικο																																																										
Φυτοπλαγκτόν																																																										
Τροχόζωα																																																										
Artemia Sp																																																										
Βιομηχανική τροφή																																																										
Νύμφες λυθινιού																																																										
Αυγά τσιπούρας																																																										
Συναγρίδα																																																										
Φυτοπλαγκτόν																																																										
Τροχόζωα																																																										
Artemia Sp																																																										
Βιομηχανική τροφή																																																										
Ενυδατωμένη τροφή																																																										

Οι κοινοί τύποι τροφών που χορηγήθηκαν στα τρία είδη ήταν το φυτοπλαγκτόν, το ζωοπλαγκτόν (Τροχόζωα και ναύπλιο *Artemia sp.*) και η βιομηχανική τροφή (Πιν. 1). Το είδος φυτοπλαγκτού που χρησιμοποιήθηκε ήταν το *Chlorella minutissima*. Τα Τροχόζωα του γένους *Brachionus plicatilis* με τα οποία διατράφηκαν οι νύμφες, εμπλουτίστηκαν με το εμπορικό σκεύασμα DHA Protein Selco (INVE S.A., Belgium). Η συγκέντρωση των τροχόζωων στην δεξαμενή κυμάνθηκε από 2 έως 3 ml⁻¹. Οι ναύπλιοι *Artemia Sp.* εμπλουτίστηκαν με A1 DAH Selco (INVE S.A., Belgium) και διατηρήθηκαν σε μια συγκέντρωση στην δεξαμενή που κυμαινόταν από 0.04 έως 0.35 ναύπλιοι ml⁻¹ κατά την διάρκεια της πειραματικής διαδικασίας. Η βιομηχανική τροφή που χρησιμοποιήθηκε στην συνέχεια ήταν διαδοχικά η R1-100 και Proton 2/3 (μέγεθος κόκκου 200–300 μm), η NRD 3/5 (μέγεθος κόκκου 300–500 μm) και η NRD 5/8 (μέγεθος κόκκου 500–800 μm), της εταιρίας INVE S.A., Belgium. Χορηγήθηκε με ηλεκτρικές ρυθμιζόμενες ταινίες, οι οποίες ενεργοποιούνταν ανά 15 λεπτά για χρόνο 2 δευτερολέπτων.

Το πρωτόκολλο διατροφής των τριών ειδών προσαρμόστηκε στις ιδιαίτερες απαιτήσεις και τους διαφορετικούς ρυθμούς κατανάλωσης της τροφής από το κάθε

είδος καθώς και με βάση την εμφάνιση τυχαίων γεγονότων (απότομη αύξηση των Κωπηπόδων στην δεξαμενή). Οι κύριες προσαρμογές/διαφοροποιήσεις του πρωτοκόλλου συνοψίζονται στα εξής:

A: Στο μαγιάτικο, μεταξύ της 11^{ης} και της 29^{ης} ημέρας χορηγούνταν καθημερινά νεοεκκολαφθείσες προνύμφες λυθρινιού (*P. erythrinus*), ενώ από την 21^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής δίνονταν καθημερινά 30 γραμμάρια αυγά τσιπούρας (*Sparus aurata*). Το παραπάνω έγινε διότι δεν υπάρχει επαρκής γνώση για τις διατροφικές απαιτήσεις του μαγιάτικου. Έτσι η χορήγηση των παραπάνω τύπων τροφής αποσκοπούσε στην αύξηση τη ποικιλότητας των τροφών στο περιβάλλον εκτροφής άρα και της πιθανότητας επιλογής από τις νύμφες του μαγιάτικου.

B: Από την 18^η έως την 23^η ημέρα εκτροφής του κρانيού παρατηρήθηκε ανάπτυξη πληθυσμού κωπηπόδων μέσα στην δεξαμενή (0,01 έως 0,08 άτομα/ml) τα οποία πιθανόν να συνεισέφεραν στην τροφική αλυσίδα δεδομένου ότι δεν επανεντοπίστηκαν στην στήλη του νερού πέραν αυτού του διαστήματος.

Γ: Στην συναγρίδα, μεταξύ 23^{ης} και 33^{ης} ημέρας χορηγήθηκαν επιπρόσθετα, τρεις φορές την ημέρα, μικρές ποσότητες ενυδατωμένης ξηρής τροφής (NRD 3/5 και μέγεθος κόκκου 300–500 μm και NRD 5/8 με μέγεθος κόκκου 500–800 μm) με ποσοστό υγρασίας που κυμαίνονταν από 40 έως 50%. Το παραπάνω βασίστηκε στο γεγονός ότι η ενυδάτωση της βιομηχανική τροφή διευκολύνει τις διατροφικές διαδικασίες που σχετίζονται με την κατάποση αλλά και με τις μετέπειτα βιοχημικές διεργασίες που υπόκειται η τροφή από τα ψάρια (Papadakis et al., 2008).

2.2.3. Δειγματοληψίες.

Αναλυτική κατάσταση της συχνότητας των δειγματοληψιών και των ιστολογικών αναλύσεων που πραγματοποιήθηκαν για τα τρία είδη ψαριών και τα δύο συστήματα που μελετήθηκαν παρουσιάζεται στον Πίνακα 2.

Πίνακας 2. Πρωτόκολλο δειγματοληψιών όπου τα χρωματισμένα κουτια υποδουκνείουν τις ημέρες δειγματοληψιών.

Κρανιός	Ημέρες δειγματοληψιών																																																		
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44						
Κρανιός																																																			
Πεπτικό σύστημα (οντογένεση)																																																			
Μελέτη του αμφιβληστροειδούς																																																			
Μέτρησης λίπους στο σκώτι																																																			
Μαγιάτικο																																																			
Πεπτικό σύστημα (οντογένεση)																																																			
Μελέτη του αμφιβληστροειδούς																																																			
Μέτρησης λίπους στο σκώτι																																																			
Συναγρίδα																																																			
Πεπτικό σύστημα (οντογένεση)																																																			
Μελέτη του αμφιβληστροειδούς																																																			
Μέτρησης λίπους στο σκώτι																																																			

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιούνταν 2 ώρες μετά το πρωινό τάϊσμα των ψαριών και αφού είχαν χορηγηθεί όλοι οι τύποι των τροφών που συμπεριλαμβάνονταν στο εκάστοτε ημερήσιο πρωτόκολλο διατροφής (Πιν. 1). Αλιεύονταν 10 νύμφες ανά ημέρα δειγματοληψίας, οι οποίες φωτογραφίζονταν με ψηφιακή φωτογραφική μηχανή τοποθετημένη σε στερεοσκόπιο, μετρούνταν ως προς το συνολικό μήκος τους και στην συνέχεια συντηρούνταν για την περαιτέρω ιστολογική μελέτη σε εξουδετερωμένο διάλυμα 4% formaldehyde: 1% gluteraldehyde (McDowell and Trump, 1976) για τουλάχιστο 24 ώρες. Πριν την μονιμοποίηση τους σε πολυμεριζόμενη ρητίνη (methacrylate resin, Technovit 7100[®], Heraeus Kulzer, Germany) αφυδατώνονταν σε μια σειρά διαλύματος αυξανόμενης συγκέντρωσης αιθανόλης (70-96%). Οι τομές είχαν πάχος 3 μm και πραγματοποιούνταν με μικροτόμο (Reichert Jung, Biocut 2035, Germany). Στην συνέχεια, τοποθετούνταν στη επιφάνεια ύδατος θερμοκρασία 25-30 °C και συλλέγονταν με γυάλινες αντικειμενοφόρους. Έπειτα, έμεναν σε θερμοκρασία δωματίου για χρονικό διάστημα

24 ωρών για να στεγνώσουν και στην συνέχεια ξεκινούσε η διεργασία της χρώσης με Methylene Blue (Sigma, Germany)/Azure II (Sigma, Germany)/Basic Fuchsin (Polysciences, USA) σύμφωνα με το πρωτόκολλο των (Bennett et al., 1976).

2.2.4. Εκτίμηση της εναπόθεσης λίπους στο συκώτι.

Για τον υπολογισμό του ποσοστού κάλυψης ιστολογικών τομών συκωτιού με λίπος χρησιμοποιήθηκαν 4 από τις 10 νύμφες στις οποίες μελετήθηκαν και τα στομαχικά περιεχόμενα στις μέρες που παρουσιάζονται στον Πινάκα 2. Για κάθε νύμφη φωτογραφήθηκαν σε μεγέθυνση X100 κάτω από μικροσκόπιο, 6 διαφορετικές περιοχές του συκωτιού που επιλέχτηκαν τυχαία από 6 αντίστοιχες διαφορετικές τομές της ίδιας νύμφης. Έτσι, το σύνολο των φωτογραφιών για την ανάλυση του λίπους στο συκώτι για κάθε είδος προέρχεται από το γινόμενο:

Αριθμός φωτογραφιών = (6 φωτογραφίες / νύμφη) x (4 νύμφες / ημέρα δειγματοληψίας) x (ημέρες δειγματοληψίας).

Οι φωτογραφίες αυτές στην συνέχεια αναλύθηκαν με την βοήθεια του προγράμματος ανάλυσης εικόνας Image J, (NIH, USA). Η μεθοδολογία ανάλυσης των φωτογραφιών περιγράφεται από τους (Papadakis et al., 2009) και συνίσταται στην μετατροπή τους από έγχρωμες σε διαβαθμίσεις του γκριζου έτσι ώστε να αναδειχθούν οι λευκές περιοχές του λίπους των οποίων, στην συνέχεια, μετρήθηκε το εμβαδόν με κατάλληλη ρύθμιση του προγράμματος. Πριν από την ενέργεια αυτή απομακρύνθηκαν μηχανικά από την φωτογραφία, με την χρήση του προγράμματος ανάλυσης εικόνας οι διάφοροι άλλοι ιστοί, οι οποίοι θα μπορούσαν να προκαλέσουν σύγχυση στις μετρήσεις, όπως τα τριχοειδή αγγεία. Έτσι η εικόνα πάνω στην οποία έγινε η μέτρηση εμπεριείχε μόνο ηπατικό ιστό. Στη συνέχεια, με οπτική παρατήρηση και με την χρήση του προγράμματος ανάλυσης εικόνας οριοθετήθηκαν οι περιοχές του λίπους πάνω στην εικόνα. Η μέτρηση του εμβαδού των περιοχών αυτών έγινε αυτόματα από το πρόγραμμα ανάλυσης εικόνας. Τέλος το εμβαδόν κάλυψης της επιφάνειας της εικόνας με λίπος μετατράπηκε σε ποσοστό που αντιστοιχούσε στο συνολικό ποσοστό της εικόνας που εμπεριείχε μόνο ηπατικό ιστό.

2.2.5. Ανάλυση στομαχικού περιεχομένου.

Για τη μελέτη του στομαχικού περιεχόμενου φωτογραφήθηκαν αντιπροσωπευτικές τομές ιχθυονυμφών στις ημέρες που αναγράφονται στον πίνακα 2. Στην συνέχεια, με την χρήση μικροσκοπίου σε διαφορετικές μεγεθύνσεις (X20, X40 και X100) προσδιορίστηκε ο τύπος της τροφής που υπήρχε μέσα στο στομάχι.

2.2.6. Στατιστική ανάλυση.

Η στατιστική ανάλυση έγινε με την χρήση του λογισμικού πακέτου Sigma Stat σε H/Y. Τα δεδομένα αρχικά ελέγχθηκαν ως προς την κανονικότητα της κατανομής. Στην συνέχεια, εφαρμόστηκε διπαραγοντική ανάλυση διακύμανσης (Two-way ANOVA) για την σύγκριση του μήκους των νυμφών κάθε είδους σε σχέση με τα αναπτυξιακά του στάδια αλλά και την σύγκριση των τριών ειδών ανά κοινό αναπτυξιακό στάδιο. Για την μελέτη του επί τις εκατό (%) ποσοστού εναπόθεσης λίπους στο συκώτι στην πορεία του χρόνου πραγματοποιήθηκε μονοπαραγοντική ανάλυση διακύμανσης (One-way ANOVA). Οι διαφορές εντοπίστηκαν με έλεγχο post hoc κάνοντας χρήση του Tukey's test. Το επίπεδο σημαντικότητας που επιλέχθηκε ήταν το $P < 0,05$. Οι τιμές του ποσοστού εναπόθεσης του λίπους στο συκώτι αφού μετατράπηκαν σε τετραγωνική ρίζα του αντιστρόφου ημιτόνου (arcsine of the square root transformation) αναλύθηκαν στατιστικά. Η παρουσίαση των αποτελεσμάτων στους πίνακες γίνεται χωρίς την μετατροπή που υπήρξε.

Για την περιγραφή της αύξησης χρησιμοποιήθηκε η παρακάτω κοινώς αποδεκτή σχέση $y=ax+b$ της γραμμικής παλινδρόμησης όπου x είναι οι ημέρα εκτροφής και y οι τιμές του συνολικού μήκους.

2.3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

2.3.1. Κύρια αναπτυξιακά στάδια.

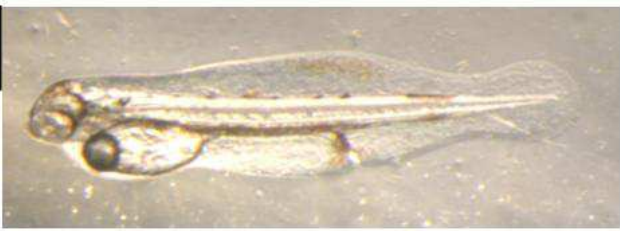
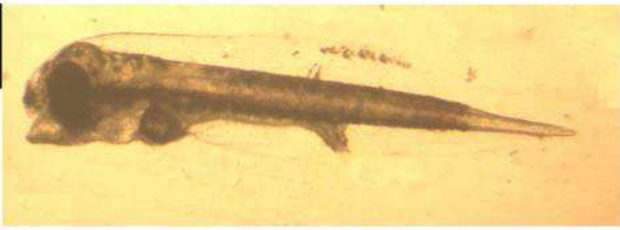
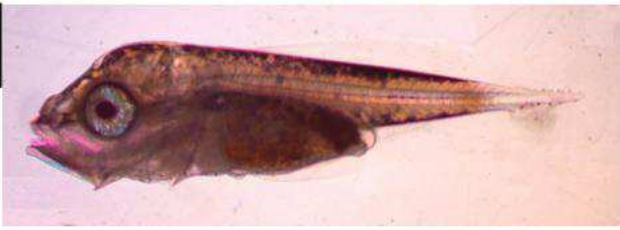
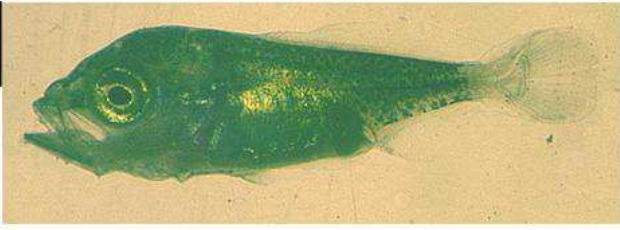


Η ανάπτυξη των ψαριών χαρακτηρίζεται από 3 κύρια στάδια: το **προνυμφικό**, το **νυμφικό** και του **νεαρού ατόμου**. Το **προνυμφικό** στάδιο διαρκεί από την εκκόλαψη έως την ημέρα όπου ανοίγει η στοματική κοιλότητα στην περιοχή του ρύγχους, γεγονός που συμπίπτει με την δημιουργία της κάτω σιαγόνας. Καθ' όλη τη διάρκεια του προνυμφικού σταδίου η διατροφή είναι αποκλειστικά ενδογενής (αυτότροφη) αφού στηρίζεται στα λεκιθικά αποθέματα των οργανισμών. Το άνοιγμα του στόματος οριοθετεί τη μετάβαση στο **νυμφικό** στάδιο, το οποίο υποδιαιρείται σε τρεις χαρακτηριστικές περιόδους: (α) την έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, (β) την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής και (γ) στο στάδιο «μετά» την κάμψη της νοτοχορδής, το οποίο διαρκεί έως το στάδιο της μεταμόρφωσης σε νεαρό ιχθύδιο. Στην αρχή του νυμφικού σταδίου, τα ψάρια, για μικρό χρονικό διάστημα, είναι ταυτόχρονα αυτότροφα και ετερότροφα. Η διάρκεια αυτού του διαστήματος εξαρτάται από το είδος και επηρεάζεται σημαντικά από την θερμοκρασία εκτροφής. Στη συνέχεια, αφού καταναλωθούν τα λεκιθικά αποθέματα αλλά και η σταγόνα λιπιδίου, οι νύμφες εισέρχονται αποκλειστικά στο ετερότροφο στάδιο όπου τρέφονται με θήρευση/κατάποση των τροφών που συνιστούν το εκάστοτε πρωτόκολλο διατροφής. Τέλος, παρατηρείται το στάδιο της μεταμόρφωσης όπου πλέον οι νύμφες παίρνουν την μορφή **νεαρών ιχθυδίων** που ομοιάζουν μορφολογικά με τα ενήλικα άτομα.

Στο **μαγιάτικο**, το προνυμφικό στάδιο διαρκεί από την εκκόλαψη (ημέρα 0) έως την 3^η ημέρα (Εικ. 1α) όπου ανοίγει η στοματική κοιλότητα στην περιοχή του ρύγχους (Εικ. 1β). Μέσω της διαφάνειας του σώματος αλλά και των ιστολογικών τομών επιβεβαιώνεται το γεγονός ότι είχε ήδη αρχίσει ο σχηματισμός του συκωτιού και της νηκτικής κύστης. Μεταξύ της 2^{ης} και 3^{ης} ημέρας, οι οφθαλμοί γίνονται σκουρόχρωμοι (μαύροι) και ο ουρητήρας ήταν ορατός πίσω από το έντερο. Η πρωτογενής πτερυγιοπτυχή, η οποία εκτείνεται από το νωτιαίο τμήμα της κεφαλής ως το κοιλιακό όριο του στομαχιού, διακόπτεται τοπικά στο σημείο εκβολής της έδρας. Τα μοναδικά πτερύγια που φέρουν τα άτομα στο στάδιο αυτό είναι το ζεύγος των πτυχών των θωρακικών πτερυγίων.

Το νυμφικό στάδιο στο ίδιο είδος εκτείνεται από την 3^η έως και την 32^η ημέρα. Στο στάδιο αυτό, η σταγόνα λιπιδίου, που εντοπίζεται στο πρόσθιο τμήμα της κοιλιακής περιοχής, καταναλώνεται πλήρως (απορροφάται) έως την 5^η - 6^η ημέρα. Η συνύπαρξη αυτοτροφίας και ετεροτροφίας διαρκεί από την 3^η έως την 6^η ημέρα. Μετά την 6^η ημέρα οι νύμφες βρίσκονται σε αποκλειστικά ετερότροφη φάση διατροφής. Κατά την 4^η ημέρα αρχίζει η πλήρωση της νηκτικής κύστης στο νωτιαίο τμήμα της κοιλιακής περιοχής, πρόσθια του στομάχου και οπίσθια των ακουστικών κυστιδίων και ολοκληρώνεται σε όλο τον πληθυσμό την 7^η ημέρα.

Την 11^η ημέρα παρατηρείται η έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής (Εικ. 1γ) που ολοκληρώνεται την 13^η ημέρα όπου παρατηρείται η προς τα πάνω κάμψη του οπίσθιου άκρου της νοτοχορδής (Εικ. 1δ και 1ε).

Την 32^η ημέρα τα νεαρά άτομα του μαγιάτικου μοιάζουν με τα ενήλικα έχοντας φτάσει στο στάδιο της μεταμόρφωσης (Εικ. 1ζ).

α		<p>Πρόνυμφη 1^η ημέρα Μήκος $3,52 \pm 0,10$ mm</p>
β		<p>Νύμφη 3^η ημέρα Μήκος $3,53 \pm 0,14$ mm</p>
γ		<p>Νύμφη 11^η ημέρα Έναρξη κάμψης νοτοχορδής Μήκος $5,31 \pm 0,29$ mm</p>
δ		<p>Νύμφη 13^η ημέρα Ολοκλήρωση κάμψης νοτοχορδής Μήκος $5,98 \pm 0,26$ mm</p>
ε		<p>Νύμφη 21^η ημέρα Μετά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής Μήκος $13,00 \pm 1,26$ mm</p>
ζ		<p>Νεαρό άτομο Μεταμόρφωση 32^η ημέρα Μήκος $30,36 \pm 5,58$ mm</p>

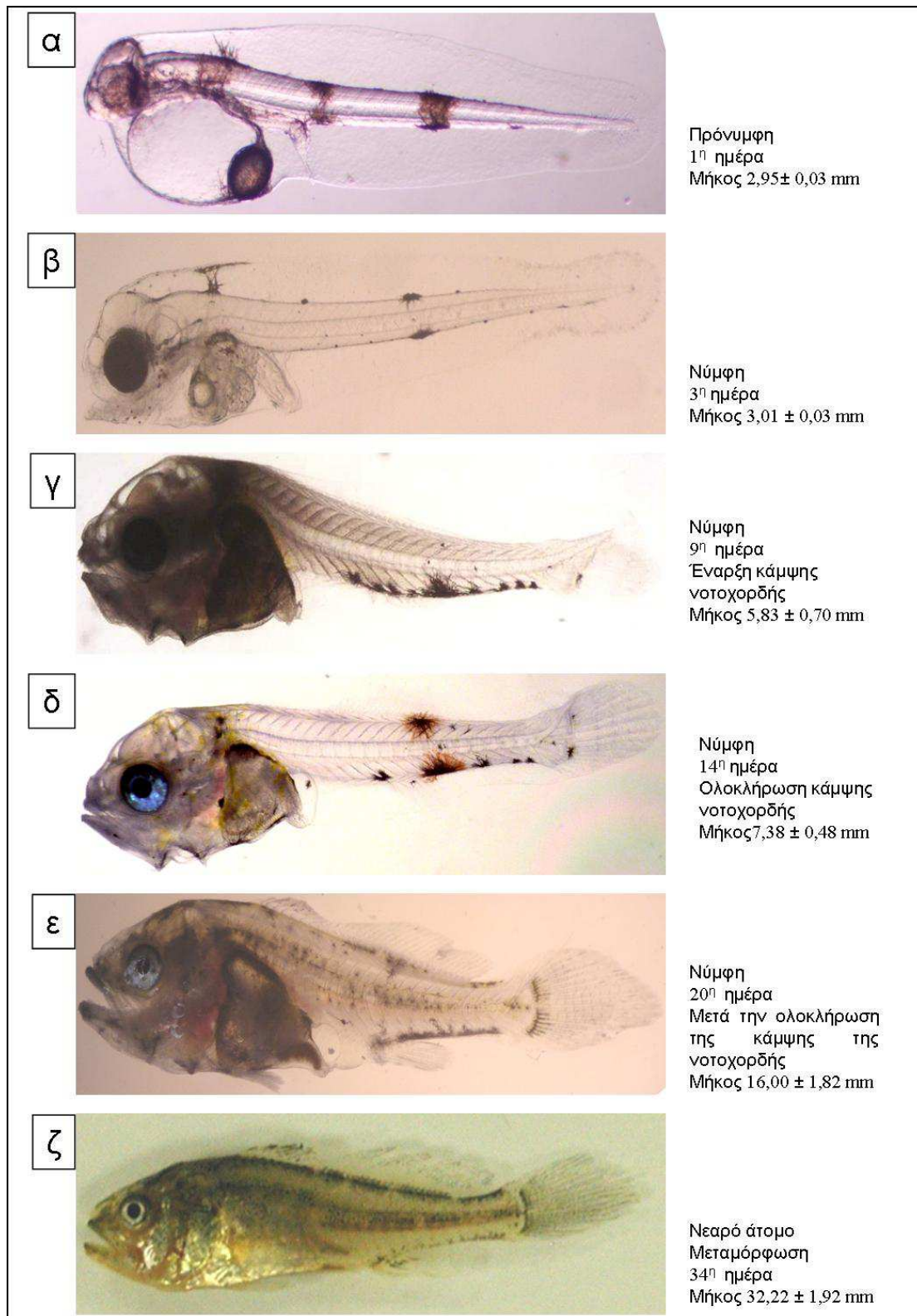
Εικόνα 1. Κύρια αναπτυξιακά στάδια στο μαγιάτικο.

Στον **κраниό** το προνυμφικό στάδιο διαρκεί από την εκκόλαψη (ημέρα 0) έως την 3^η ημέρα (Εικ. 2α). Την 3^η ημέρα τα λεκιθικά αποθέματα φαίνεται να έχουν καταναλωθεί κατά το μεγαλύτερο μέρος τους ενώ ανοίγει η στοματική κοιλότητα στην περιοχή του ρύγχους (Εικ. 2β), η οποία αντιστοιχεί στο στόμα. Η μεγάλη διαφάνεια του σώματος, όπως και στο μαγιάτικο επιβεβαιώνει το γεγονός ότι έχει αρχίσει η οργάνωση του συκωτιού και του χώρου που θα δημιουργηθεί η νηκτική κύστη. Μεταξύ της 2^{ης} και 3^{ης} ημέρας οι οφθαλμοί γίνονται σκουρόχρωμοι (μαύροι) και ο ουρητήρας είναι ορατός πίσω από το έντερο. Η πρωτογενής πτερυγιοπτυχή, η οποία εκτείνεται από το νωτιαίο τμήμα της κεφαλής ως το κοιλιακό όριο του στομαχιού, διακόπτεται τοπικά στο σημείο εκβολής της έδρας. Τα μοναδικά πτερύγια που φέρουν οι νύμφες είναι το ζεύγος των πτυχών των θωρακικών πτερυγίων.

Το νυμφικό στάδιο διαρκεί από την 3^η ημέρα έως την 34^η ημέρα. Μετά την καθολική απορρόφηση του λεκιθικού σάκου, η σταγόνα ελαίου, που εντοπίζεται στο πρόσθιο τμήμα της κοιλιακής περιοχής, καταναλώνεται πλήρως σε χρόνο (5^η με 6^η ημέρα) που ταυτίζεται με την έναρξη της χορήγησης της εξωγενούς τροφής (Τροχόζωα). Επομένως, η κοινή φάση του αυτότροφου και του ετερότροφου σταδίου διαρκεί από την 3^η έως την 6^η ημέρα. Την 5^η ημέρα αρχίζει η πλήρωση της νηκτικής κύστης με αέρα η οποία βρίσκεται στο νωτιαίο τμήμα της κοιλιακής περιοχής, πρόσθια της στομαχικής περιοχής και οπίσθια των ακουστικών κυστιδίων. Η διεργασία αυτή ολοκληρώνεται για το σύνολο του πληθυσμού την 6^η ημέρα.

Η έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής στις νύμφες του κраниού ξεκινά από την 9^η ημέρα (Εικ. 2γ) ενώ η ολοκλήρωσή της είναι εμφανής κατά την 13^η ημέρα (Εικ. 2δ και 2ε) όπου διαφοροποιούνται από την πρωτογενή περιφερειακή πτερυγιοπτυχή τα μονά πτερύγια δηλαδή το ουραίο, το ραχιαίο και το εδρικό. Τα κοιλιακά πτερύγια εμφανίζονται κατά την 18^η - 19^η ημέρα.

Η μεταμόρφωση των νυμφών του κраниού σε νεαρά ιχθύδια ολοκληρώνεται την 34^η ημέρα (Εικ. 2ζ).




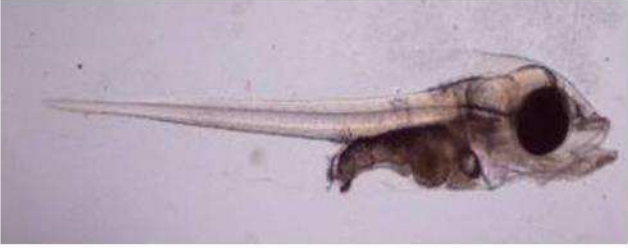
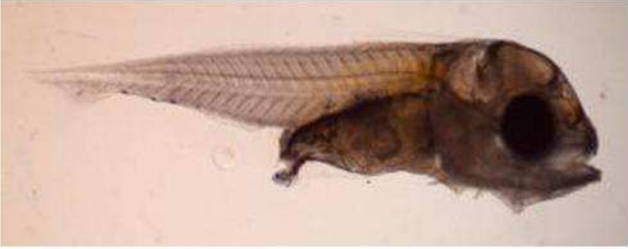


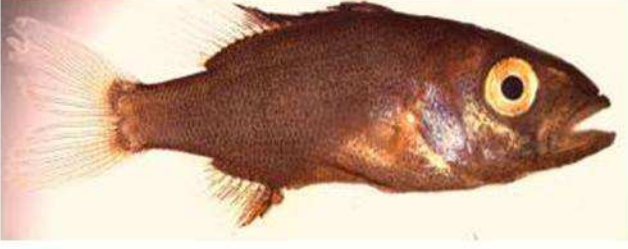
Εικόνα 2. Κύρια αναπτυξιακά στάδια στον κρανίο.

Στη **συναγρίδα**, το προνυμφικό στάδιο διαρκεί από την εκκόλαψη (ημέρα 0) έως την 3^η ημέρα εκτροφής (Εικ. 3α).

Το νυμφικό στάδιο εκτείνεται από την 3^η έως την 34^η ημέρα. Την 3^η ημέρα ανοίγει το στόμα και οι νύμφες μεταβαίνουν στο νυμφικό στάδιο όπου πλέον αρχίζουν να διατρέφονται με τα Τροχόζωα. Από την 4^η έως την 7^η ημέρα, οι δυο διατροφικές καταστάσεις, ενδοτροφική με την εξωτροφική, αλληλεπικαλύπτονται (Εικ. 3β). Στο διάστημα αυτό γίνεται και η πλήρωση της νηκτικής κύστης με αέρα όπου την 7^η ημέρα έχει πραγματοποιηθεί σε ποσοστό το 100% των νυμφών. Τα μοναδικά πτερύγια που φέρουν οι νύμφες κατά το διάστημα αυτό είναι το ζεύγος των θωρακικών πτερυγίων.

Μεταξύ της 7^{ης} και 12^{ης} ημέρας, οι νύμφες βρίσκονται στο στάδιο της έναρξης της κάμψης της νοτοχορδής (Εικ. 3γ). Η κάμψη της νοτοχορδής ολοκληρώνεται κατά την 13-14^η ημέρα (Εικ. 3δ) και οι νύμφες εισέρχονται στο στάδιο «μετά» την κάμψη της νοτοχορδής που διαρκεί έως το στάδιο της μεταμόρφωσης. Κατά το στάδιο αυτό δημιουργούνται επίσης τα μονά πτερύγια δηλαδή το ουραίο, το ραχιαίο και το εδρικό. Η δημιουργία των πτερυγίων αυτών ξεκινάει στο τέλος περίπου του σταδίου της κάμψης της νοτοχορδής (14^η ημέρα), και ολοκληρώνεται την 19^η. Τα κοιλιακά πτερύγια αρχίζουν να σχηματίζονται μεταξύ της 18^{ης} και 19^{ης} ημέρας.

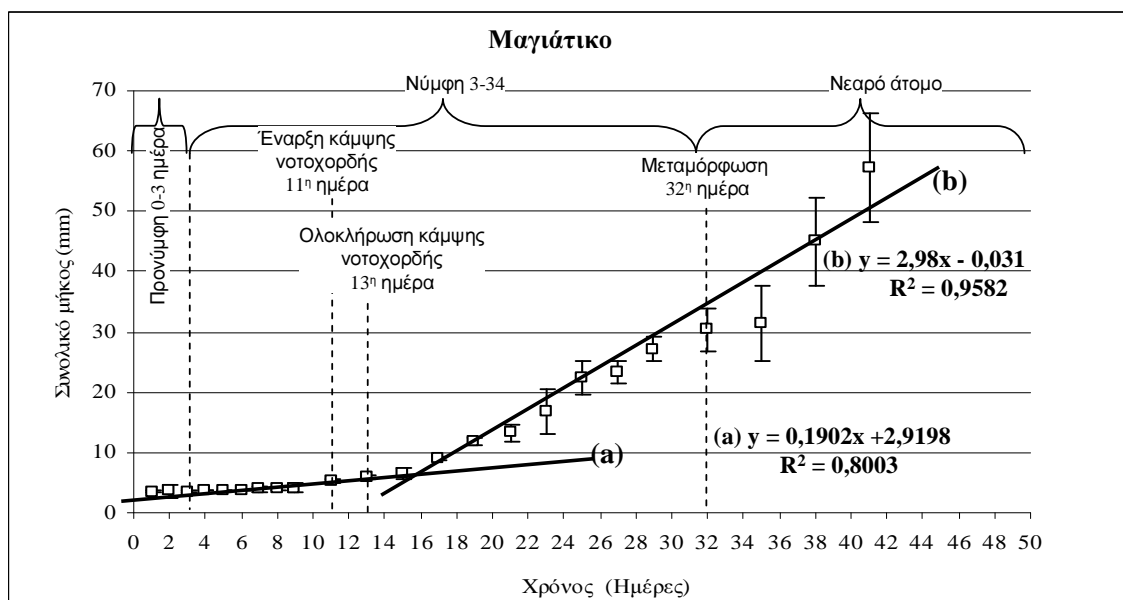
Η μεταμόρφωση των νυμφών σε νεαρά πλέον άτομα παρουσιάζεται κατά την 34^η ημέρα (Εικ. 3ζ), όπου πλέον παρατηρούνται μόνο αλλαγές στο μέγεθος και όχι στην μορφολογία κυρίων εξωτερικών δομών.

α		<p>Πρόνυμφη 1^η ημέρα Μήκος $3,3 \pm 0,03$ mm</p>
β		<p>Νύμφη 5^η ημέρα Μήκος $3,45 \pm 0,05$ mm</p>
γ		<p>Νύμφη 7^η ημέρα Έναρξη κάμψης νοτοχορδής Μήκος $4,2 \pm 0,15$ mm</p>
δ		<p>Νύμφη 14^η ημέρα Ολοκλήρωση κάμψης νοτοχορδής Μήκος $6,01 \pm 0,34$ mm</p>
ε		<p>Νύμφη 23^η ημέρα Μετά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής Μήκος $15,5 \pm 0,9$ mm</p>
ζ		<p>Νεαρό άτομο Μεταμόρφωση 34^η ημέρα Μήκος $20,8 \pm 1,3$ mm</p>

Εικόνα 3. Κύρια αναπτυξιακά στάδια στην συναγρίδα.

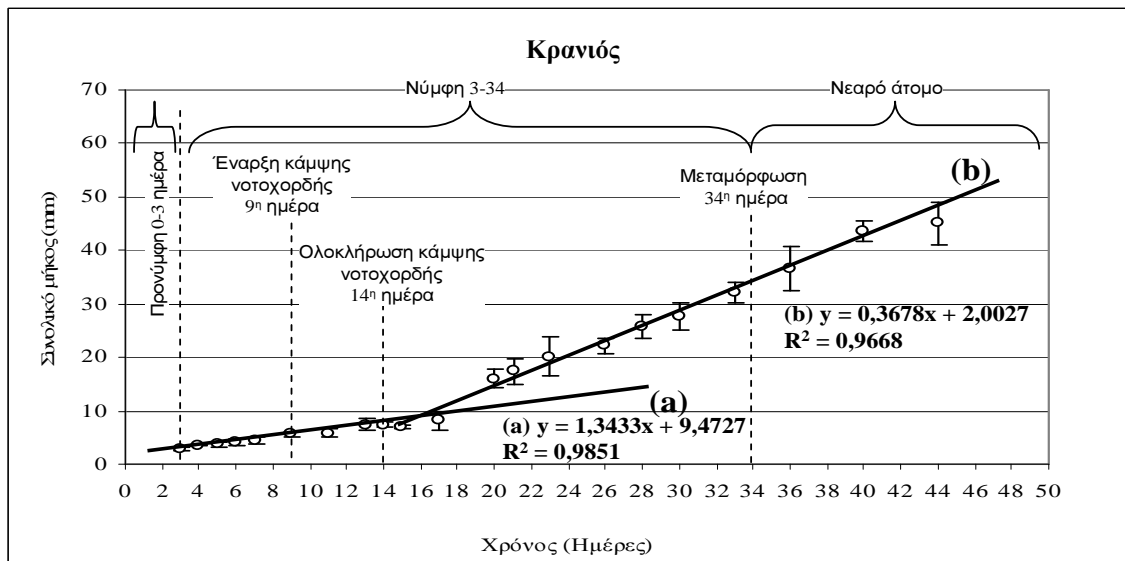
2.3.2. Αύξηση μήκους

Κατά την διάρκεια της εκτροφής (41 ημέρες), ο ρυθμός αύξησης του ολικού μήκους του **μαγιάτικου** (Total Length: TL) περιγράφεται από δυο γραμμικές εξισώσεις (Εικ. 4). Ειδικότερα, για τις πρώτες 15 ημέρες η σχέση που περιγράφει την αύξηση του ολικού μήκους σε συνάρτηση με τον χρόνο είναι η εξής: $y=0,1902x+2,9198$ (συντελεστής συσχέτισης $R^2=0,9582$). Από την 15^η ημέρα (ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής) έως το τέλος της εκτροφής ο ρυθμός αύξησης του μήκους του μαγιάτικου περιγράφεται από την εξίσωση: $y=2,98x-0,031$ (συντελεστής συσχέτισης $R^2=0,8003$).



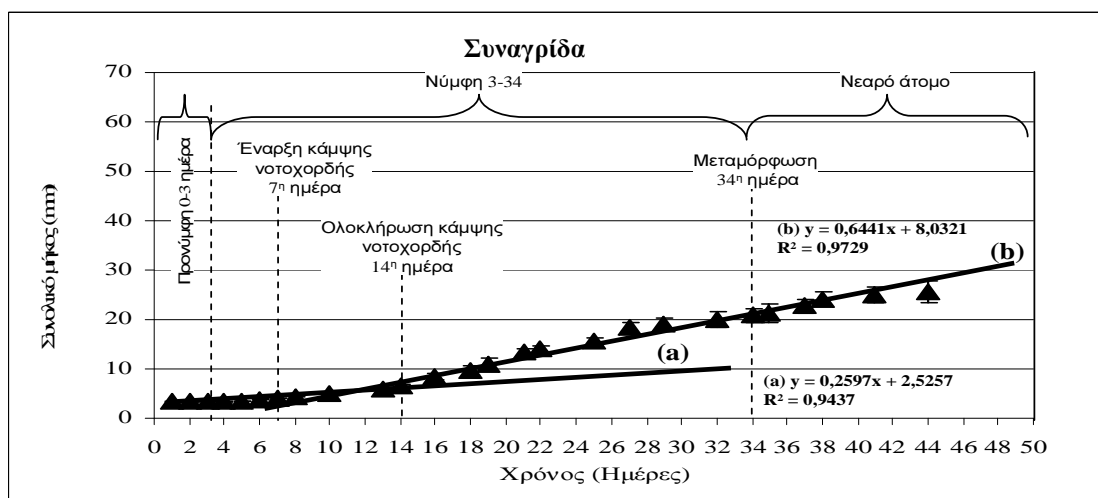
Εικόνα 4. Κυριότερα αναπτυξιακά στάδια και μοντέλο αύξησης του μαγιάτικου κατά την διάρκεια της εκτροφής.

Κατά την διάρκεια της εκτροφής του **κρανιού** (44 ημέρες), ο ρυθμός αύξησης του ολικού μήκους περιγράφεται από δυο γραμμικές εξισώσεις (Εικ. 5). Ειδικότερα, για τις πρώτες 17 ημέρες η σχέση που περιγράφει την αύξηση του ολικού μήκους σε συνάρτηση με τον χρόνο είναι η εξής: $y=1,3433x+9,4727$ ($R^2=0,9851$). Από την 15^η ημέρα (μετά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής) έως το τέλος της εκτροφής ο ρυθμός αύξησης του μήκους του κρανιού περιγράφεται από την εξίσωση $y=0,3678x+2,0027$ ($R^2=0,9668$).



Εικόνα 5. Κυριότερα αναπτυξιακά στάδια και μοντέλο αύξησης του κρανίου κατά την διάρκεια της εκτροφής.

Κατά την διάρκεια της εκτροφής της συναγρίδας (44 ημέρες), ο ρυθμός αύξησης του ολικού μήκους περιγράφεται από δυο γραμμικές εξισώσεις (Εικ. 6). Ειδικότερα, για τις πρώτες 14 ημέρες η σχέση που περιγράφει την αύξηση του ολικού μήκους σε συνάρτηση με τον χρόνο είναι η εξής: $y=0,2597x+2,5257$ ($R^2=0,9437$). Από την 14^η ημέρα (κατά την φάση που πραγματοποιείται ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής) έως το τέλος της εκτροφής ο ρυθμός αύξησης του μήκους της συναγρίδας περιγράφεται από την εξίσωση $y=0,6441x+8,0321$ ($R^2=0,9729$).



Εικόνα 6. Κυριότερα αναπτυξιακά στάδια και μοντέλο αύξησης της συναγρίδας κατά την διάρκεια της εκτροφής.

Συγκριτικά η αύξηση του ολικού μήκους των νυμφών των τριών ειδών στα διάφορα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζεται στον Πίνακα 3.

Πίνακας 3. Ολικό μήκος (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Οι διαφορετικοί γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν την ύπαρξη σημαντικής στατιστικής διαφοράς για το κάθε είδος ανάμεσα στα διάφορα αναπτυξιακά στάδια ($P < 0,05$). Διαφορετικοί αριθμητικοί εκθέτες υποδηλώνουν την ύπαρξη στατιστικά σημαντικής διαφοράς μεταξύ των διαφορετικών ειδών για κάθε αναπτυξιακό στάδιο ξεχωριστά ($P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Ολοκλήρωση κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	3,528 ± 0,13 ^{1,a}	5,31 ± 0,23 ^{1,b}	5,98 ± 0,26 ^{1,c}	30,36 ± 3,58 ^{1,d}
<i>Κρανιός</i>	3,01 ± 0,308 ^{2,a}	5,60 ± 0,53 ^{1,b}	7,38 ± 0,48 ^{2,c}	32,22 ± 1,92 ^{1,d}
<i>Συναγρίδα</i>	3,30 ± 0,03 ^{1,2,a}	4,20 ± 0,15 ^{2,b}	6,50 ± 0,34 ^{1,2,c}	20,80 ± 1,30 ^{2,d}

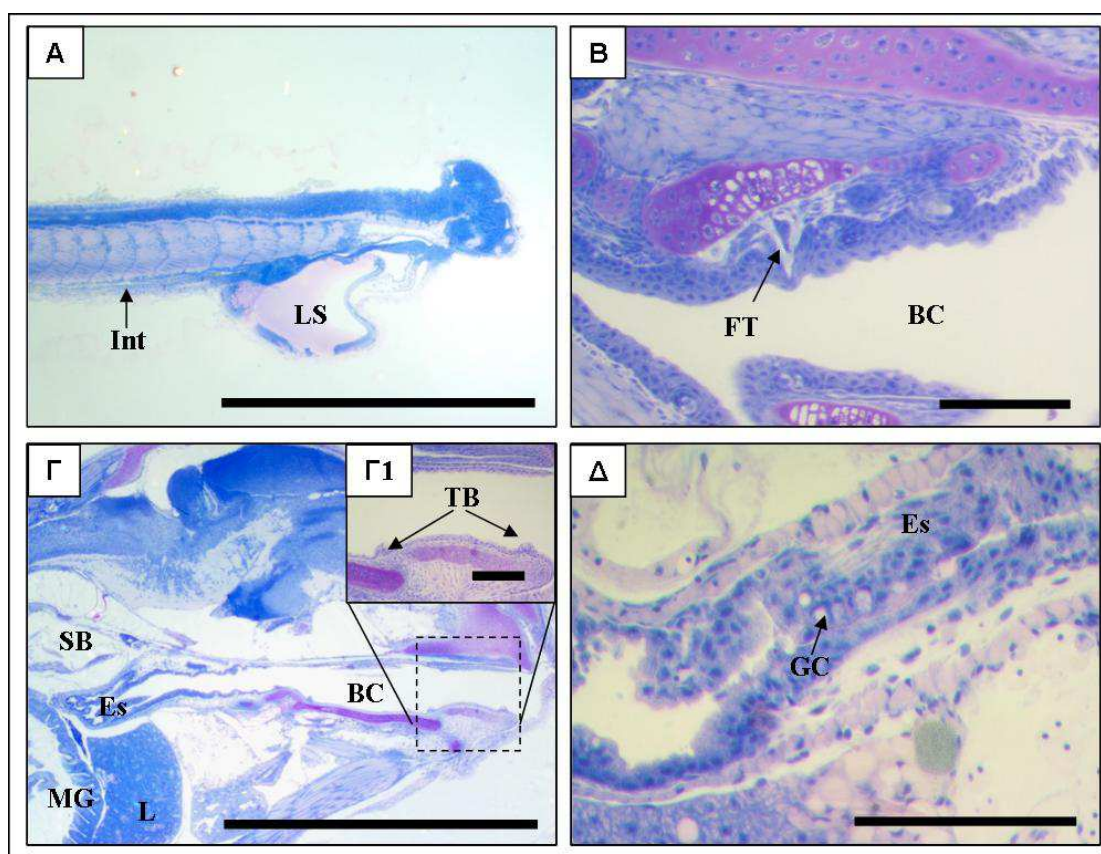
Από τα δεδομένα αυτά προκύπτει ότι, Α) κατά τα στάδια «άνοιγμα του στόματος» και «ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής» ο κρανιός είχε μικρότερο μήκος σε σχέση με τα υπόλοιπα δύο είδη ($P < 0,05$) ενώ, Β) κατά τα στάδια «έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής» και «μεταμόρφωση» το μικρότερο μήκος είχε η συναγρίδα ($P < 0,05$) ενώ τα υπόλοιπα δυο είδη δεν διέφεραν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ως προς αυτό το μέγεθος.

2.3.3. Οντογένεση του πεπτικού συστήματος

2.3.3.1. Μαγιάτικο

Στοματική κοιλότητα

Κατά τη διάρκεια του εικοσιτετραώρου που ακολουθεί την εκκόλαψη, ο πεπτικός σωλήνας είναι κλειστός και ευθύς και τοποθετείται ραχιαία του λεκιθικού σάκου (Εικ. 7Α). Το εσωτερικό επιθήλιο που τον καλύπτει είναι μονόστιβο και αποτελείται κυρίως από κυβοειδή επιθηλιακά κύτταρα. Η πρώτη διαφοροποίηση παρατηρείται την 3^η ημέρα, όπου το στόμα και η έδρα ανοίγουν επικοινωνώντας με το εξωτερικό περιβάλλον. Την 12-13^η ημέρα (Εικ. 7Β), εμφανίζονται τα πρώτα φαρυγγικά δόντια, των οποίων ο αριθμός αυξάνει με την πάροδο του χρόνου της εκτροφής. Οι γευστικοί κάλυκες παρατηρούνται την 13^η ημέρα (Εικ. 7Γ, 7Γ1) και είναι διάσπαρτοι σε όλη την στοματική κοιλότητα.



Εικόνα 7. Κατά μήκος τομές νυμφών μαγιάτικου την 1^η (Α), 13^η (Β), 13^η (Γ και Γ1) και 6^η (Δ) ημέρα εκτροφής.. Int = έντερο, LS = λεκιθικός σάκος, Es = οισοφάγος, TB = γευστικοί κάλυκες, BC = στοματική κοιλότητα, L= συκώτι, FT= φαρυγγικό δόντι, GC= κύτταρα παραγωγής βλέννας, SB = νηκτική κύστη, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου. Η μπάρα στις εικόνες Α και Γ αντιστοιχεί σε διάστημα 1 mm ενώ στις εικόνες Β, Γ1 και Δ αντιπροσωπεύει διάστημα 0,1 mm.

Οισοφάγος

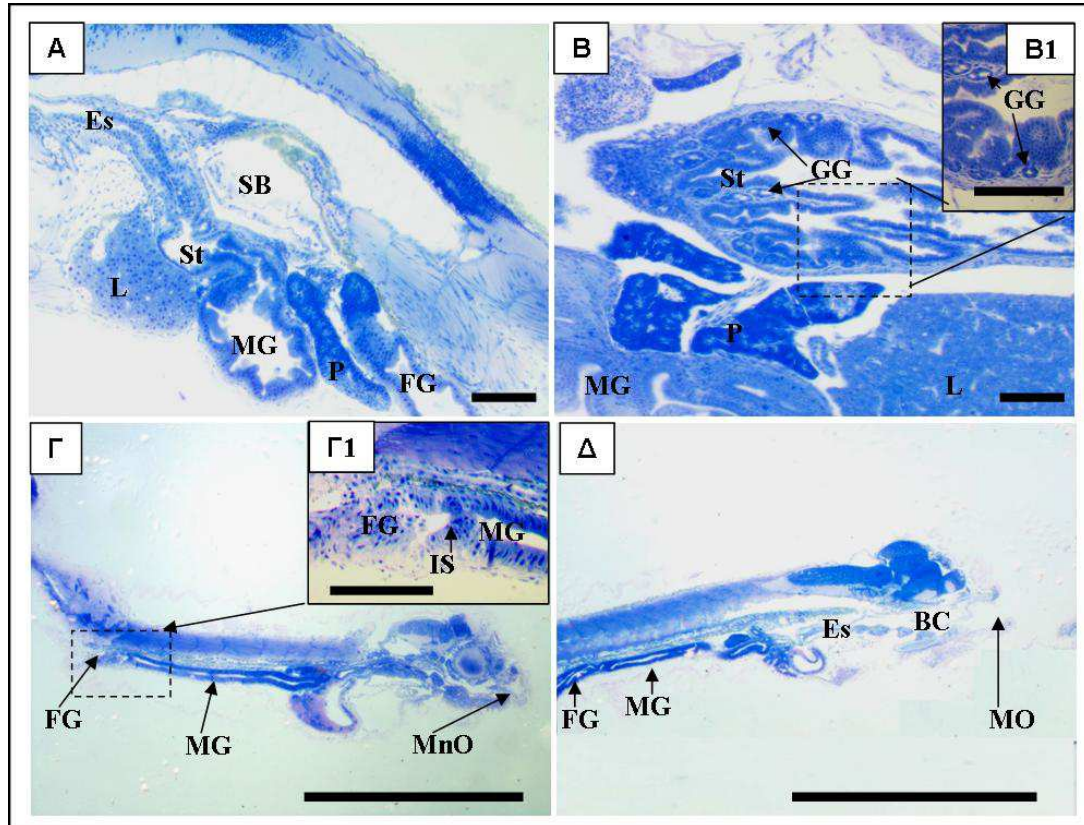
Την 6^η ημέρα παρουσιάζονται τα κύτταρα παραγωγής βλέννας στον οισοφάγο (Εικ. 7Δ). Οι πτυχές του οισοφάγου αρχίζουν να δημιουργούνται από την 5-6^η ημέρα εκτροφής ενώ αυξάνουν σε μέγεθος και αριθμό με την πάροδο του χρόνου.

Στομάχι

Από την 5^η ημέρα είναι ορατή η περιοχή στην οποία θα σχηματιστεί το στομάχι (Εικ. 8Α) ενώ την 8^η ημέρα αρχίζουν να γίνονται περισσότερο εμφανείς ο καρδιακός και ο πλωρικός σφικτήρας. Οι γαστρικοί αδένες παρατηρούνται την 13^η ημέρα (Εικ. 8Β, 8Β1).

Έντερο

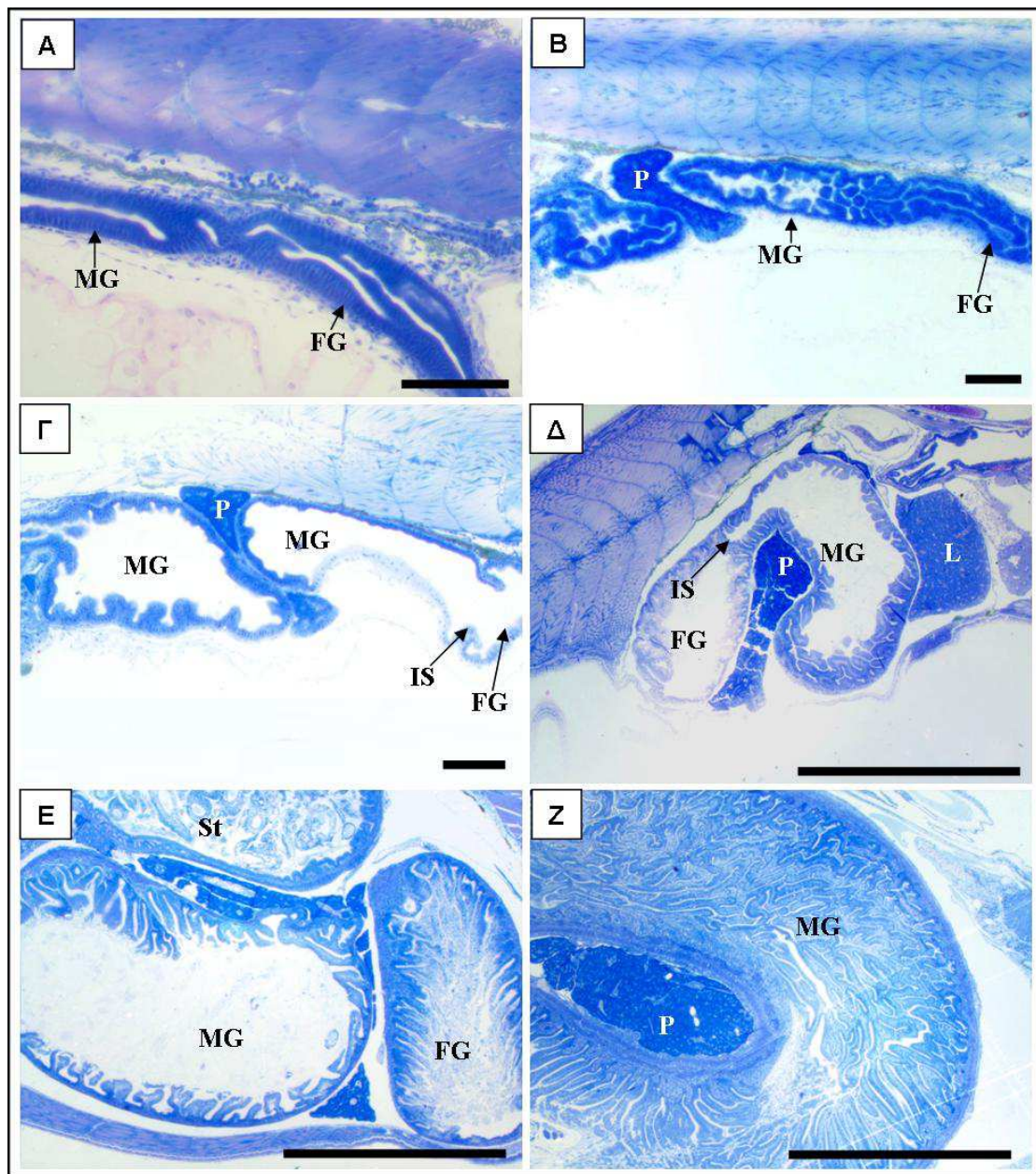
Η τμηματοποίηση του εντέρου είναι εμφανής από την 2^η ημέρα, όπου παρουσιάζεται ο εντερικός σφικτήρας που διαχωρίζει το μεσαίο και το οπίσθιο έντερο (Εικ. 8Γ, 8Γ1). Το παραπάνω συμβαίνει μια μέρα πριν το άνοιγμα του στόματος και της έδρας, γεγονός, που όπως αναφέρθηκε ήδη, πραγματοποιούνται την 3^η ημέρα (Εικ. 8Γ, 8Δ).



Εικόνα 8. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 5^η (Α), 13^η (Β και Β1), 2^η (Γ και Γ1), 3^η (Δ) ημέρα εκτροφής. Es = οισοφάγος, BC = στοματική κοιλότητα, L = συκώτι, St = στομάχι, SB = νηκτική

κύστη, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, IS = εντερικός σφικτήρας που διαχωρίζει το οπίσθιο από το μεσαίο τμήμα του εντέρου, GG= γαστρικοί αδένες, P= πάγκρεας, MnO = μη ανοιγμένη στοματική κοιλότητα, MO = ανοιγμένη στοματική κοιλότητα. Η μπάρα στις εικόνες Γ και Δ αντιστοιχεί σε διάστημα 1 mm ενώ στις εικόνες Α, Β, Β1, Γ1, αντιπροσωπεύει διάστημα 0,1 mm.

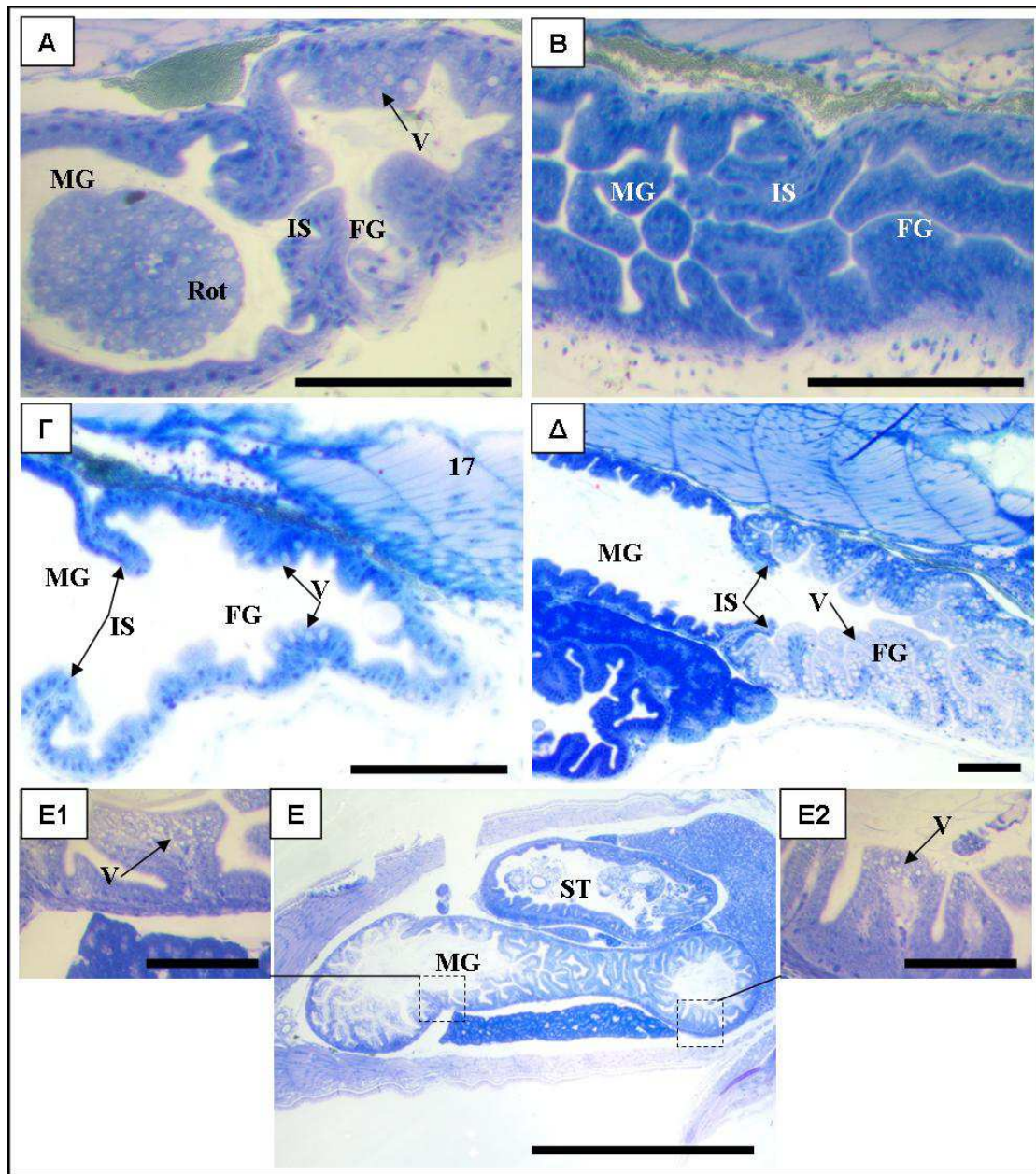
Μεταξύ της 3^{ης} και 4^{ης} ημέρας αρχίζει να δημιουργείται η πρώτη περιέλιξη του εντέρου και συγχρόνως αρχίζουν να σχηματίζονται οι εντερικές λάχνες του οπίσθιου τμήματος του (Εικ. 9Α). Συγχρόνως οι λάχνες αυξάνουν σε μέγεθος. Την 5^η ημέρα οι λάχνες αρχίζουν να γίνονται εμφανείς και στο μεσαίο τμήμα του εντέρου ενώ την 6^η ημέρα αναπτύσσονται και είναι εμφανείς σε όλο το μήκος του εντέρου (Εικ. 9Β). Στη συνέχεια παρατηρείται (στο οπτικό μικροσκόπιο) μια σταδιακή μείωση του μήκους των λαχνών, κυρίως στο μεσαίο τμήμα του εντέρου, που καταλήγει στην πλήρη εξαφάνισή τους την 9^η ημέρα (Εικ. 9Γ). Όμως, από την 12^η - 13^η (Εικ. 9Δ) ημέρα, αρχίζουν και πάλι να αυξάνουν σε μέγεθος συνεχόμενα όπως φαίνεται και την 21^η ημέρα (Εικ. 9Ε) αλλά και την 32^η ημέρα όπου τότε είναι πλέον ακόμη σε πολύ μεγαλύτερο βαθμό ανεπτυγμένες (Εικ. 9Ζ).



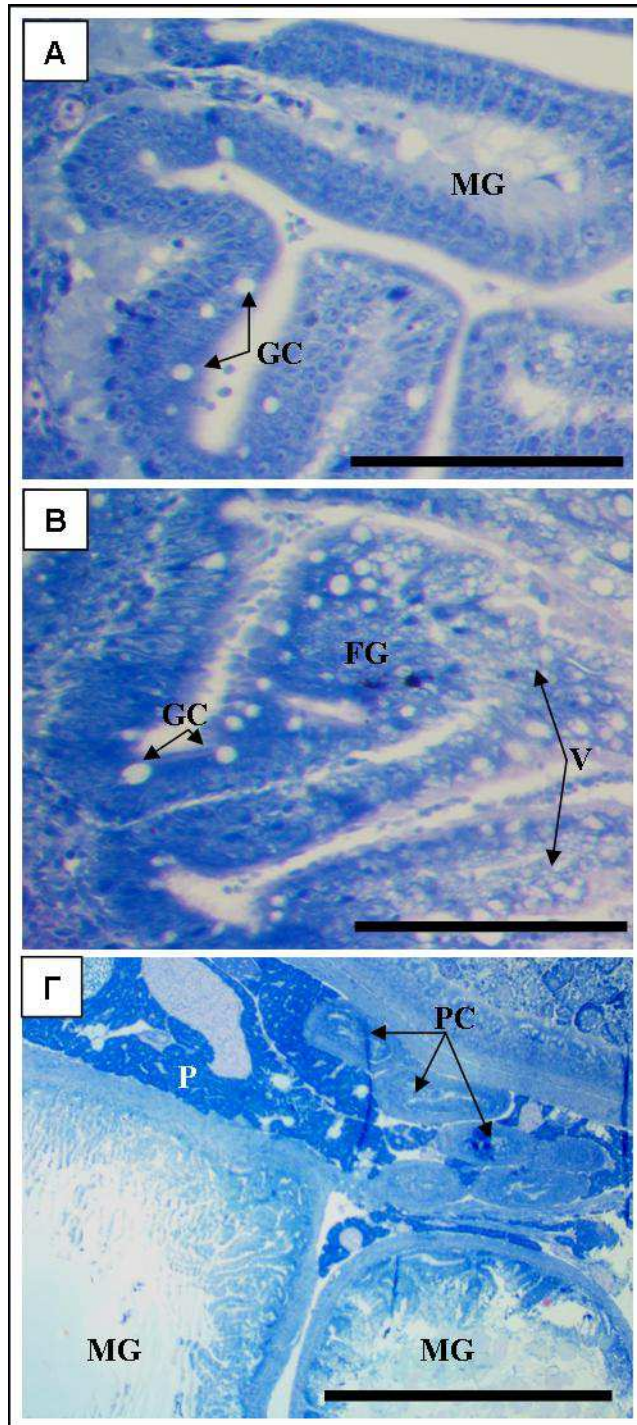
Εικόνα 9. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 3^η (Α), 6^η (Β), 9^η (Γ), 13^η (Δ), 21^η (Ε) και 32^η (Ζ) ημέρα εκτροφής. L = συκώτι, St = στομάχι, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, IS = εντερικός σφικτήρας που διαχωρίζει το οπίσθιο από το μεσαίο τμήμα του εντέρου, P = πάγκρεας. Η μπάρα στις εικόνες Δ, Ε και Ζ αντιπροσωπεύει διάστημα 1 mm ενώ στις εικόνες Α, Β, Γ, αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm..

Την 5^η ημέρα είναι ορατά λίγα κενोटόπια στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου (Εικ. 10Α), τα οποία εξαφανίζονται στο διάστημα από την 6^η έως την 8^η ημέρα (Εικ. 10Β) για να εμφανιστούν και πάλι την 9^η ημέρα (Εικ. 10Γ). Στη συνέχεια αυξάνουν και σε αριθμό και σε μέγεθος και την 11^η ημέρα καλύπτουν σχεδόν όλο το μήκος του

τελευταίου τμήματος του εντέρου (Εικ. 10Δ). Την 21^η ημέρα παρουσιάζονται κενοτόπια και στο τμήμα του μεσαίου εντέρου (Εικ. 10Ε, 10Ε1,10Ε2).



Εικόνα 10. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 5^η (Α), 7^η (Β), 9^η (Γ), 11^η (Δ), 21^η (Ε· Ε1 και Ε2) ημέρα εκτροφής. St = στομάχι, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, IS = εντερικός σφικτήρας που διαχωρίζει το οπίσθιο από το μεσαίο τμήμα του εντέρου, V = κενοτόπια λίπους Rot = Τροχόζωα. Η μπάρα στις εικόνες Α, Β, Γ, Δ, Ε1, Ε2 αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm ενώ στην εικόνα Ε, αντιστοιχεί σε διάστημα 1 mm.



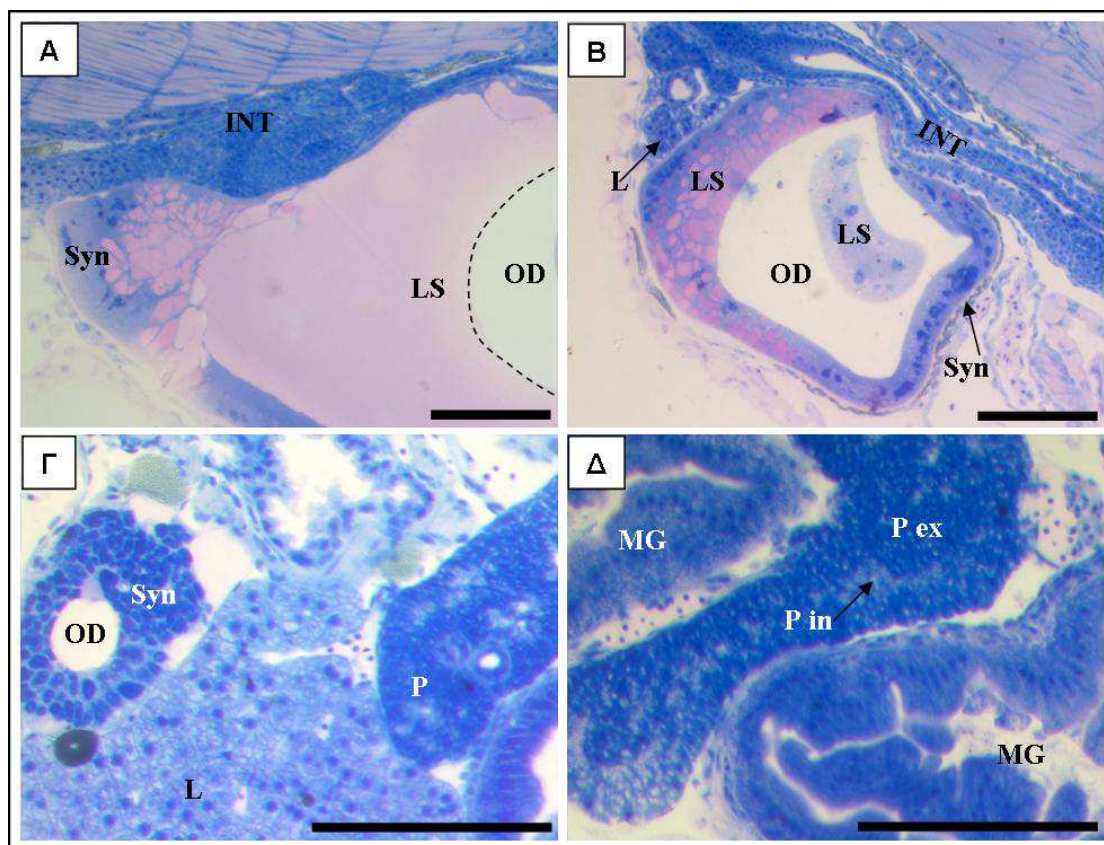
Εικόνα 11. Κατά μήκος τομή από νύμφη μαγιάτικου την 17^η (A), 21^η (B), 23^η (Γ) ημέρα εκτροφής. MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, GC = κύτταρα παραγωγής βλέννας (goblet cells), V = κενοτόπια λίπους, PC = πυλωρικά τυφλά, P = πάγκρεας. Η μπάρα στις εικόνες A, B, αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm ενώ στην εικόνα Γ, αντιστοιχεί σε διάστημα 1 mm.

Την 17^η ημέρα παρουσιάζονται τα κύτταρα παραγωγής βλέννας στο μεσαίο έντερο (Εικ. 11A), ενώ τα πρώτα κύτταρα παραγωγής βλέννας στο τελευταίο τμήμα

του εντέρου παρατηρούνται την 21^η ημέρα (Εικ. 11B). Μεταξύ της 21^η και 23^{ης} ημέρας αρχίζουν να είναι ορατά τα πυλωρικά τυφλά (Εικ. 11Γ).

Συγκύτιο, πάγκρεας και συκώτι

Το συγκύτιο αποτελεί μια προσωρινή δομή που εμφανίζεται την 1^η ημέρα (Εικ. 12A) γύρω από το λεκιθικό σάκο και παρατηρείται καθ' όλη την διάρκεια της ύπαρξης αυτού και της σταγόνας λιπιδίου (Εικ. 12B) για να εξαφανιστεί κατά την πλήρη απορρόφησή της τελευταίας την 6^η ημέρα. Στην εικόνα (Εικ. 12Γ) παρουσιάζεται το συγκύτιο μια μέρα πριν την τελική του εξαφάνιση.



Εικόνα 12. Κατά μήκος τομές από νύμφες μαγιάτικου την 1^η (A), 3^η (B), 5^η (Γ) και 5^η (Δ) ημέρα εκτροφής. L = συκώτι, LS = υλικό λεκιθικού σάκου, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, PS = πυλωρικός σφικτήρας, P = πάγκρεας, P in = ενδοκρινής μοίρα του πάγκρεας, P ex = εξωκρινής μοίρα του πάγκρεας, INT = έντερο, OD = σταγόνα ελαίου, Syn = συγκύτιο. Η μπάρα αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm.

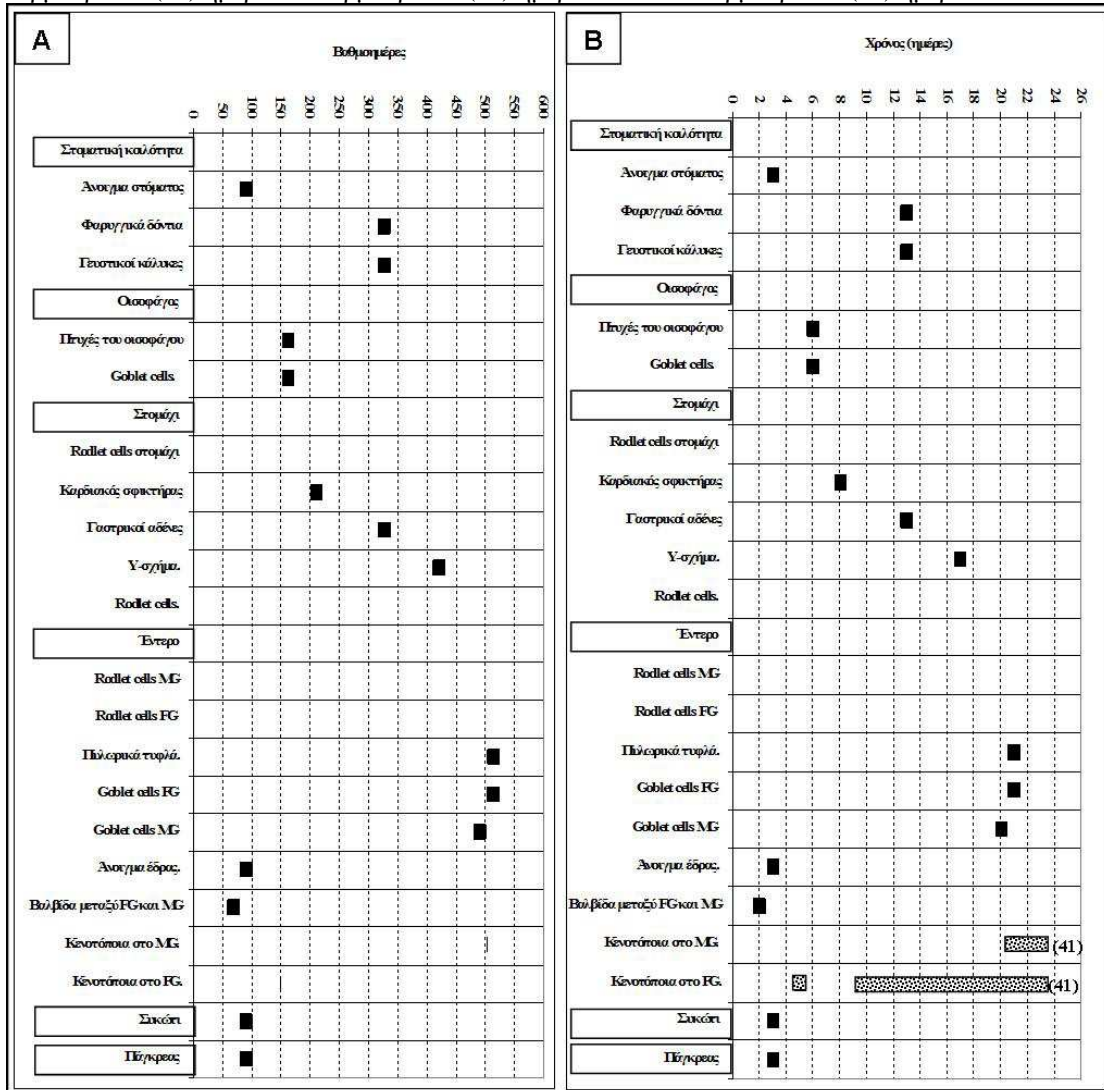
Το πάγκρεας εμφανίζεται μεταξύ της 3^{ης} και 4^{ης} ημέρας και οργανώνεται κοντά στο συκώτι και γύρω από το πρόσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου. Στην συνέχεια αυξάνει σε μέγεθος και εξαπλώνεται γύρω από το μεσαίο τμήμα του εντέρου. Στο διάστημα αυτό δεν είναι διακριτή η ενδοκρινής (ανοιχτόχρωμες δομές) και η

εξωκρινής μοίρα (σκουρόχρωμες δομές). Αυτό πραγματοποιείται την 5^η ημέρα (Εικ. 12Δ) όπου η διαφοροποίηση είναι περισσότερο εμφανής.

Το συκώτι παρουσιάζει γρήγορη ανάπτυξη. Τα αρχικά κύτταρα που θα το σχηματίσουν εμφανίζονται μεταξύ της 2^{ης} και 3^{ης} ημέρας στην οπίσθια πλευρά του λεκιθικού σάκου και πίσω από το συγκύτιο (Εικ. 12Β). Ως αποτέλεσμα αυτής της γρήγορης αύξησης αρχικά εμφανίζεται πίσω από λεκιθικό σάκο, κάτω από το πρόσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου, και στην συνέχεια γύρω από το πρόσθιο τμήμα του εντέρου. Την 5^η ημέρα είναι ορατά τα πρώτα κενοτόπια λίπους στο συκώτι των οποίων το μέγεθος παρουσίασε αξιοσημείωτη μεταβολή που ποσοτικοποιήθηκε όπως περιγράφεται σε παρακάτω παράγραφο.

Στο μαγιάτικο η ολοκλήρωση της οντογένεσης των οργάνων του πεπτικού συστήματος που εξετάστηκαν πραγματοποιήθηκε την 21^η ημέρα ή μεταξύ των 500-550 βαθμοημερών.

Πίνακας 4. Συνολική παρουσίαση των αποτελεσμάτων της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος του μαγιάτικου. Χρόνος εμφάνισης, σε βαθμοημέρες (A) και ημέρες εκτροφής (B), των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν στο μαγιάτικο (μαύρα τετράγωνα). Οι μπάρες στον πίνακα 4B υποδηλώνουν τον χρόνο εμφάνισης των κενोटόπιων στα αντίστοιχα τμήματα του εντέρου. Οι αριθμοί στις παρενθέσεις δηλώνουν την ημέρα που έπαψαν να παρατηρούνται τα αντίστοιχα κενοτόπια στο έντερο. MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, «goblet cells»= κύτταρα παραγωγής βλέννας. Βαθμοημέρα την ημέρα (X) = θερμοκρασία (°C) ημέρα 1 + θερμοκρασία (°C) ημέρα 2 + θερμοκρασία (°C) ημέρα 3 +.....+ θερμοκρασία (°C) ημέρα X.



2.3.3.2. Κρανιός

Στοματική κοιλότητα

Στον κρανιό όπως και στο μαγιάτικο η στοματική κοιλότητα ανοίγει την 3^η ημέρα και καλύπτεται από ένα στρώμα επιθηλιακών κυττάρων. Την 5^η-6^η ημέρα (Εικ. 13Α), εμφανίζονται τα πρώτα φαρυγγικά δόντια των οποίων ο αριθμός και το μέγεθος, αν και δεν μετρήθηκαν, φαίνεται, από την παρατήρηση των τομών, να αυξάνουν σημαντικά με την πάροδο του χρόνου της εκτροφής/ηλικίας.

Οι γευστικοί κάλυκες είναι ορατοί από την 3^η-4^η ημέρα και είναι διάσπαρτοι στην περιφέρεια της στοματικής κοιλότητας (Εικ.13Β).

Οισοφάγος

Τα κύτταρα παραγωγής βλέννας παρουσιάζονται την 5^η ημέρα εκτροφής (Εικ. 13Γ) στον οισοφάγο ενώ οι διάφορες πτυχές του οισοφάγου είναι ορατές από την 3^η ημέρα (Εικ.14Α).

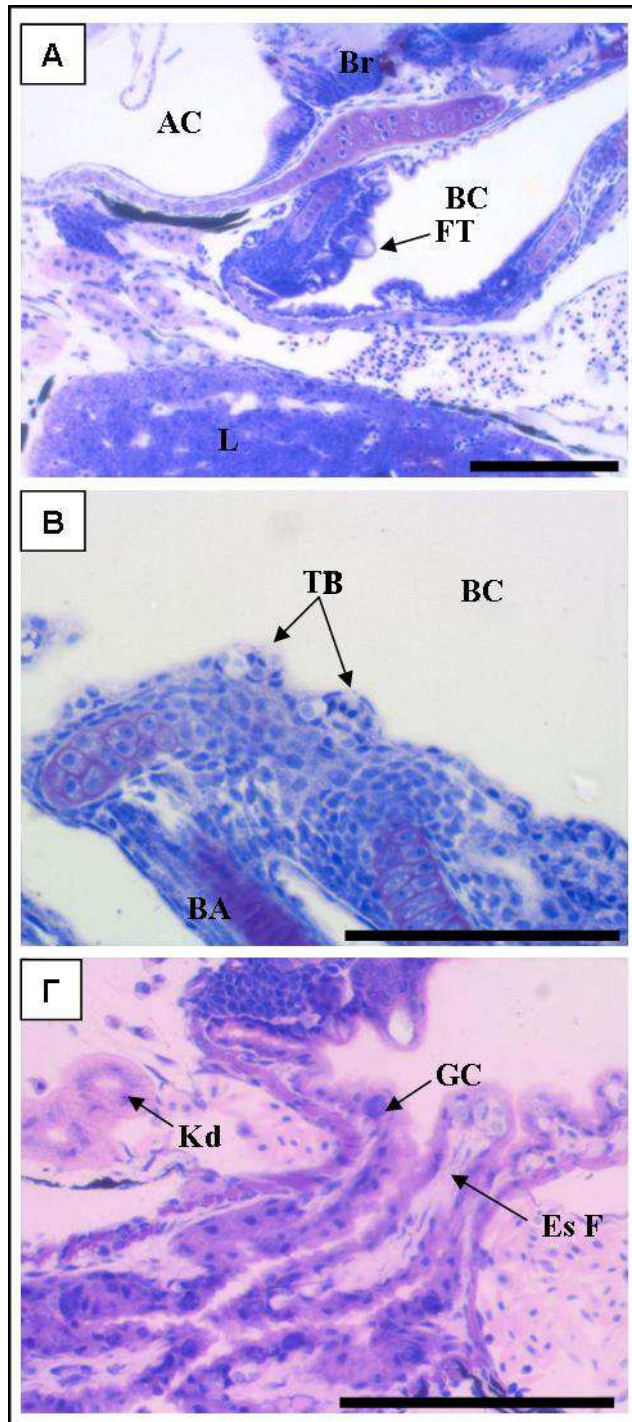
Στομάχι

Από την 3^η ημέρα στο έντερο παρουσιάζεται ο εντερικός σφικτήρας που διαχωρίζει το μεσαίο από το οπίσθιο έντερο, (Εικ. 14Α). Κατά την 7^η ημέρα εμφανίζεται ο πυλωρικός σφικτήρας (Εικ. 14Β) οριοθετώντας έτσι πλήρως την περιοχή του στομαχιού. Οι γαστρικοί αδένες εμφανίζονται στο στομάχι την 15^η ημέρα (Εικ. 14Γ, 14Γ1).

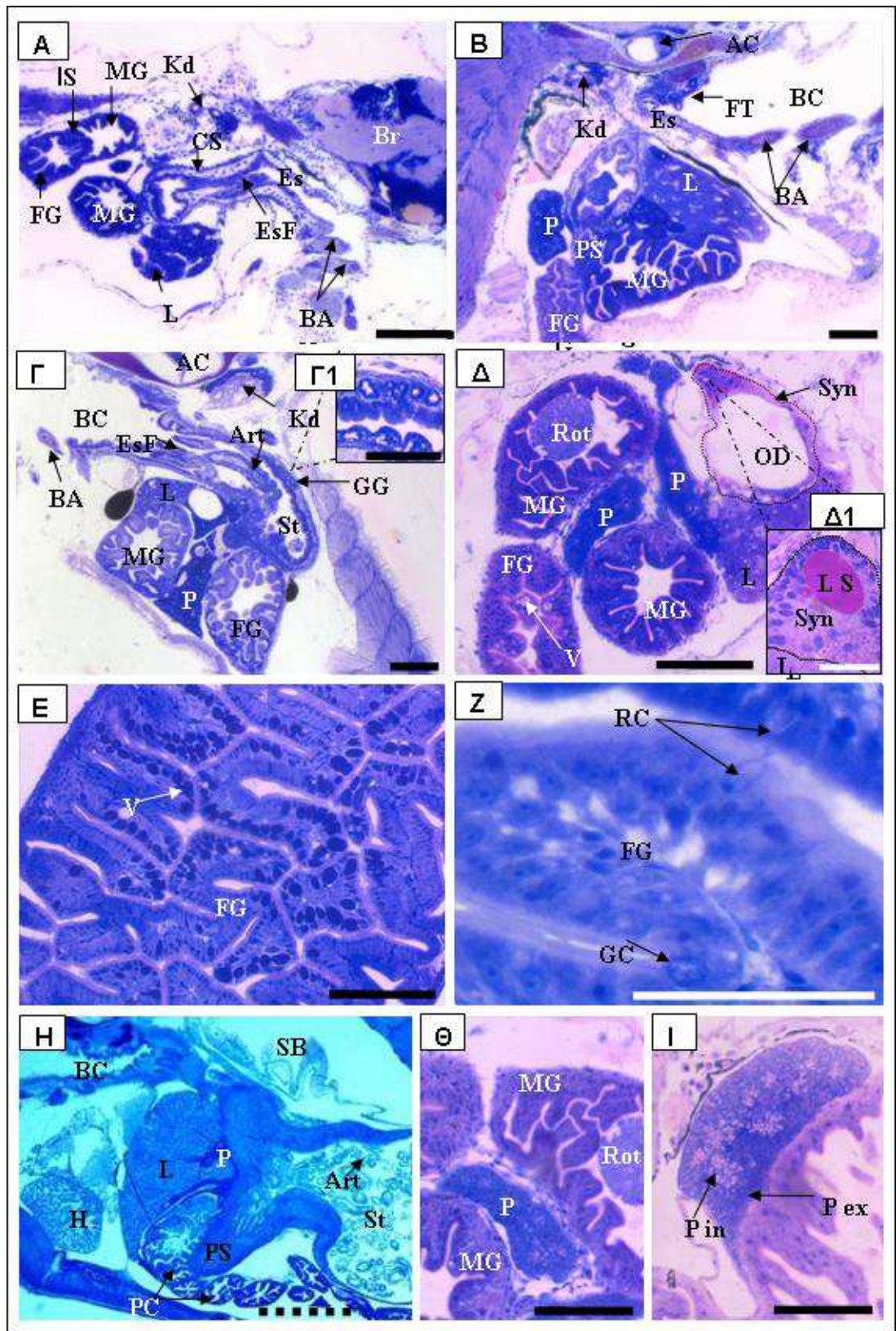
Έντερο

Την 3^η ημέρα είναι εμφανής η πρώτη περιέλιξη του εντέρου (Εικ. 14Δ) με τα τμήματα του μεσαίου εντέρου να αποτυπώνονται σε διαφορετικές θέσεις στην εικόνα (Εικ. 14Δ) και όχι σε μια ευθεία όπως ήταν τις προηγούμενες ημέρες. Οι εντερικές λάχνες είναι ορατές από την 2^η ημέρα και γίνονται εμφανέστερες την 3^η. Την ίδια ημέρα παρουσιάζονται και τα κενοτόπια στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου (Εικ. 14Δ). Τις ημέρες που ακολουθούν το μέγεθος των λαχνών σε όλο το έντερο αυξάνει. Το

στρώμα του συγκυτίου περιβάλλει το υπόλοιπο υλικό του λεκιθικού σάκου και την σταγόνα ελαίου (Εικ. 14Δ, Εικ. 14Δ1).



Εικόνα 13. Κατά μήκος τομή νυμφών κρανίου την, 6^η (A), 4^η (B) και 5^η (C) ημέρα εκτροφής. Es = οισοφάγος, TB = γευστικοί κάλυκες, BC = στοματική κοιλότητα, Br = εγκέφαλος, L = συκώτι, FT = φαρυγγικά δόντια, Kd = νεφρά, AC = ακουστικό κυστίδιο. Η μπάρα αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm.



Εικόνα 14. Τομή από νύμφη κρανίου την 3^η (A), 7^η (B), 15^η (Γ), 15^η (Γ1), 3^η (Δ), 3^η (Δ1), 24^η (E), 11^η (Z), 26^η (H), 3^η (Θ), 4^η (I) ημέρα. Η φωτογραφία Γ1 προέρχεται από τομή της ίδιας νύμφης και εμφανίζονται σε μεγαλύτερη μεγέθυνση οι γαστρικοί αδένες. Η διακεκομμένη γραμμή στην εικόνα Δ περικλείει το συγκότιο και την σταγόνα ελαίου που τοποθετείται εσωτερικά του συγκότιου. Η

φωτογραφία Δ1 προέρχεται από άλλη τομή της ίδιας νύμφης στην θέση όμως που προσδιορίζει το σημείο συνάντησης των διακεκομμένων γραμμών. AC = ακουστικό κυστίδιο, Art = *Artemia sp.*, BA = βραγχιακά τόξα, BC = στοματική κοιλότητα, Br = εγκέφαλος, CS = καρδιακός σφικτήρας, Es = οισοφάγος, EsF = πτυχές του οισοφάγου, FT = φαρυγγικά δόντια, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, H = καρδιά, IS = εντερικός σφικτήρας που διαχωρίζει το οπίσθιο από το μεσαίο τμήμα του εντέρου, GG = γαστρικοί αδένες, GC = «goblet cells», Kd = νεφρός, L = συκώτι, LS = υλικό λεκιθικού σάκου, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, OD = σταγόνα ελαίου, PS = πυλωρικός σφικτήρας, P = πάγκρεας, P in = ενδοκρινής μοίρα του παγκρέατος, P ex = εξωκρινής μοίρα του παγκρέατος, RC = «rodlet cells», Rot = Τροχόζωα *Brachionus plicatilis*, St = στομάχι, Syn = συγκύτιο, SB = νηκτική κύστη, V = κενοτόπια. Οι μαύρες μπάρες αντιστοιχούν σε διάστημα 0,1 mm, η διακεκομμένη μαύρη μπάρα (εικόνα H) σε 1 mm, ενώ η λευκές μπάρες αντιπροσωπεύουν διάστημα 0,05 mm.

Συγχρόνως παρατηρούνται τα πρώτα Τροχόζωα μέσα στο έντερο σε ποσοστό 70% των νυμφών την 3^η ημέρα και στο 100 % των νυμφών την 4^η ημέρα.

Την 5^η ημέρα τα κενοτόπια που παρατηρήθηκαν την 3^η στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου παύουν να είναι ορατά. όμως, εμφανίζονται και πάλι την 11^η και ο αριθμός τους αυξάνει έως την 23^η (Εικ. 14E). Στην συνέχεια, ο αριθμός τους μειώνεται, ενώ την 30-33^η ημέρα παύουν να είναι ορατά. Στο μεσαίο έντερο εμφανίζεται μικρός αριθμός κενοτοπίων την 18^η ημέρα τα οποία είναι ορατά μέχρι την 20^η.

Τα πρώτα «goblet cells» παρατηρούνται στο μεσαίο έντερο την 11^η ημέρα (Εικ. 14Z) σε μικρό σχετικά αριθμό. Λίγα «rodlet cells» (2-3 ανά τομή) εμφανίζονται και στο οπίσθιο στο τμήμα του εντέρου την 13-15^η ημέρα στα όρια της περιοχής του εντερικού σφικτήρα.

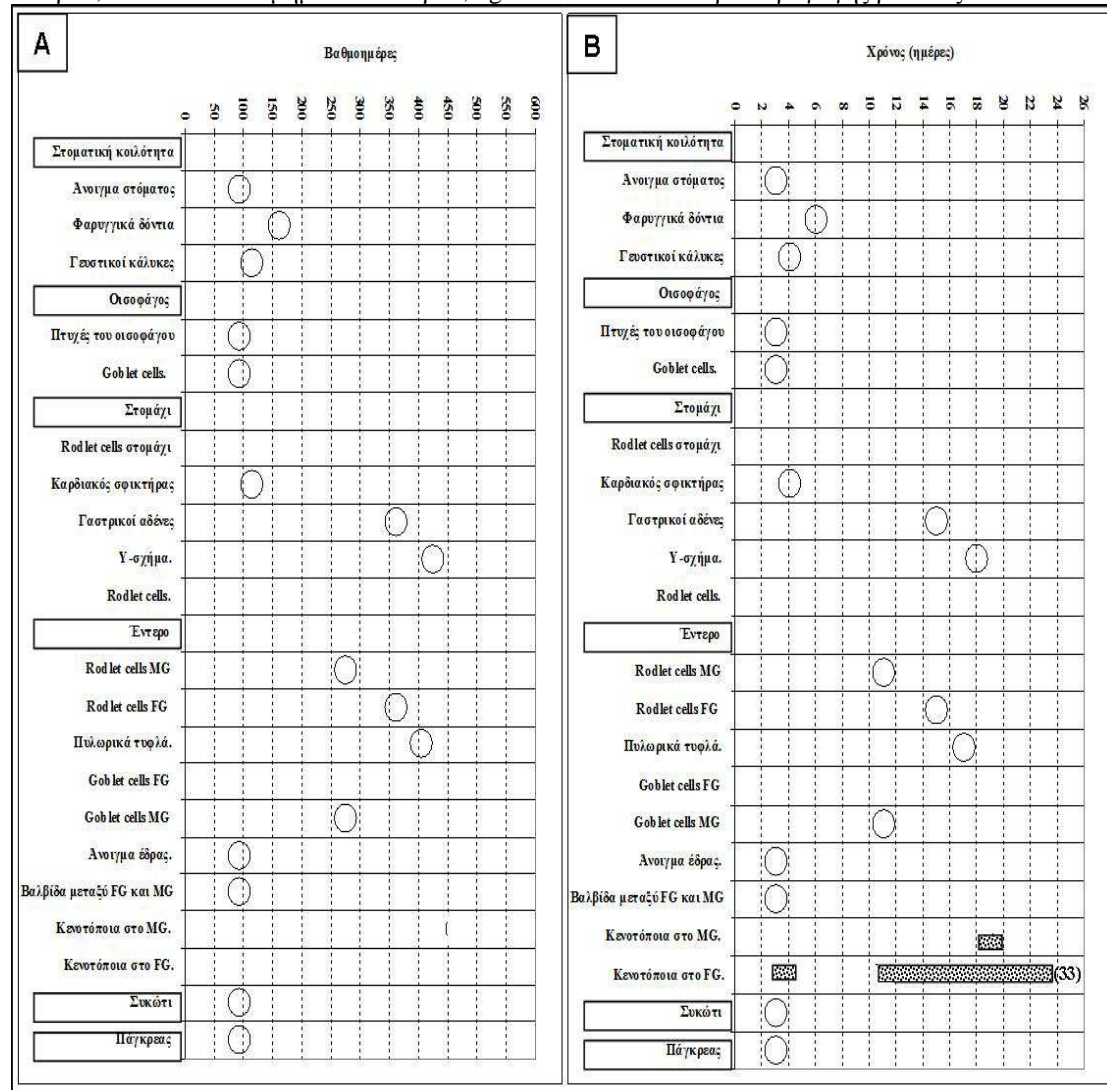
Τα πρώτα πυλωρικά εμφανίζονται την 17^η ημέρα. (Στην εικόνα 14H όμως φαίνεται πως τελικά έχουν διαμορφωθεί την 26^η ημέρα).

Πάγκρεας και συκώτι

Το πάγκρεας είναι ορατό από την 3^η ημέρα, όπου οργανώνεται στην κάτω πλευρά του μεσαίου εντέρου, πίσω από το συκώτι, και στην συνέχεια αυξάνει σε μέγεθος γύρω από το αρχικό τμήμα του μεσαίου εντέρου (Εικ. 14Θ). Η διαφοροποίηση της ενδοκρινούς και εξωκρινούς μοίρας αρχίζει την 4^η ημέρα (Εικ. 14Ι). Τα πρώτα κύτταρα του συκωτιού εμφανίζονται από την 1^η ημέρα, πίσω από τον λεκιθικό σάκο, κάτω από το πρόσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου, ενώ στην συνέχεια πολλαπλασιάζονται περικλείοντας το πρόσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου. Την 4^η ημέρα παρατηρούνται τα πρώτα κενοτόπια λίπους στο συκώτι.

Η οντογένεση των οργάνων του πεπτικού συστήματος που εξετάστηκαν ολοκληρώθηκε την 20^η ημέρα ή μεταξύ των 450-500 βαθμοημέρων (Πιν. 5).

Πίνακας 5. Συγκεντρωτικά αποτελέσματα παρουσίασης της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος στον κρανιό. Εμφάνιση ανά θερμοκρασιακή βαθμοημέρα (Α) και ημέρα εκτροφής (Β) των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν στον κρανιό. Οι κύκλοι αναφέρονται στο πότε εμφανίστηκε το κάθε όργανο. Οι μπάρες στον πίνακα 5B υποδηλώνουν τον χρόνο εμφάνισης των διαφόρων κενотоπιών στα αντίστοιχα τμήματα του εντέρου. Οι αριθμοί σε παρενθέσεις δηλώνουν την ημέρα μέχρι την οποία παρατηρούνταν τα αντίστοιχα κενотоπία στο έντερο. MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, «goblet cells» = κύτταρα παραγωγής βλέννας.



2.3.3.3. Συναγρίδα

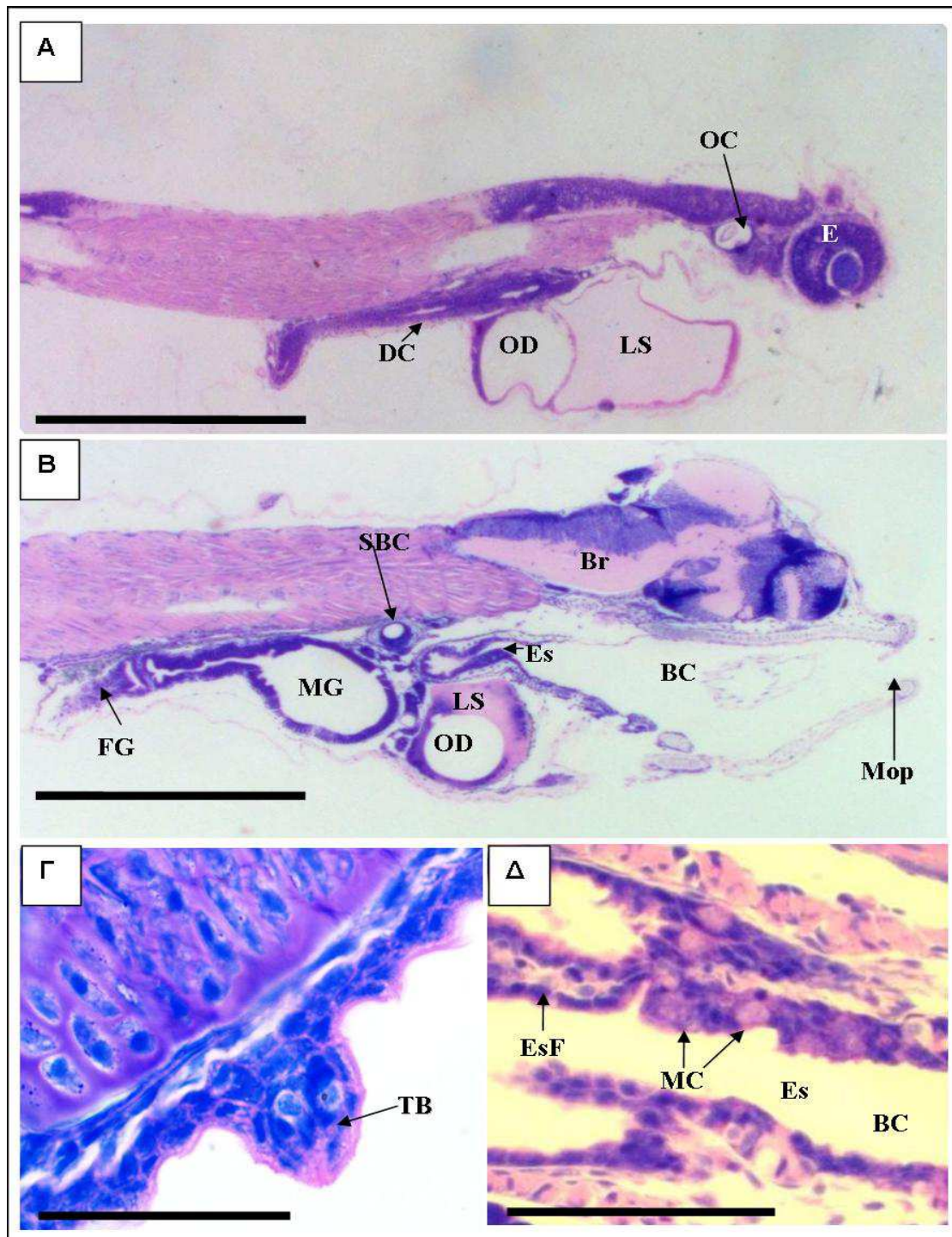
Κατά την διάρκεια του εικοσιτετραώρου που ακολουθεί την εκκόλαψη (ημέρα 0 και 1^η ημέρα εκτροφής) ο πεπτικός σωλήνας είναι κλειστός στα δύο άκρα του (το στόμα και η έδρα δεν έχουν ανοίξει ακόμα), έχει ευθύγραμμο σχήμα και τοποθετείται ραχιαία του λεκιθικού σάκου (Εικ. 15Α). Η πρώτη διαφοροποίηση παρατηρείται την 3^η ημέρα όπου το στόμα και η έδρα ανοίγουν επικοινωνώντας με το εξωτερικό περιβάλλον (Εικ. 15Β).

Στοματική κοιλότητα.

Η στοματική κοιλότητα καλύπτεται εσωτερικά από μονόστιβο κυτταρικό επιθήλιο. Ανοίγει, όπως προαναφέρθηκε, την 3^η ημέρα εκτροφής (Εικ. 15Β) και η νύμφη αρχίζει αμέσως να καταναλώνει Τροχόζωα τα οποία παρατηρήθηκαν στο πεπτικό σύστημα σηματοδοτώντας την έναρξη του ετερότροφου σταδίου. Τα πρώτα φαρυγγικά δόντια εμφανίζονται κατά την διάρκεια της 5-6^{ης} ημέρας και αναπτύσσονται έκτοτε με σχετικά αργούς ρυθμούς, ενώ οι πρώτοι γευστικοί κάλυκες εμφανίζονται στην στοματική κοιλότητα την 12^η ημέρα εκτροφής (Εικ. 15Γ).

Οισοφάγος

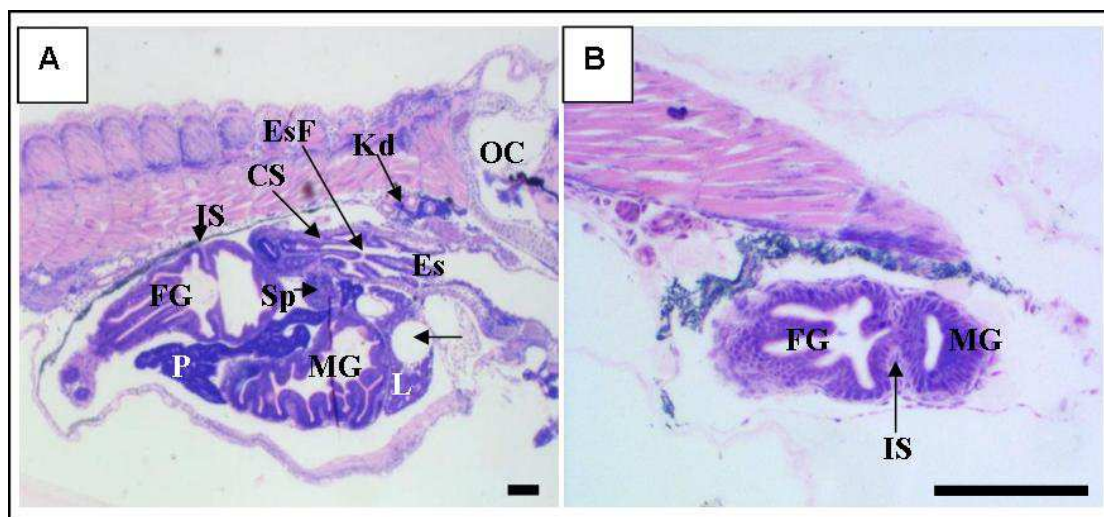
Η δημιουργία των πτυχώσεων του οισοφάγου αρχίζει την 4^η ημέρα εκτροφής ενώ κατά την 6-7^η οι πτυχώσεις αυτές είναι εμφανείς και πιο οργανωμένες (Εικ. 15Δ). Τα πρώτα κύτταρα παραγωγής βλέννας στον οισοφάγο (Εικ. 15Δ) εμφανίζονται μεταξύ της 7^{ης} και 8^{ης} ημέρας ενώ ο αριθμός τους αυξάνει με την πάροδο του χρόνου.



Εικόνα 15. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας την ημέρα 0 (ημέρα εκκόλαψης) (Α), 3^η (Β), 12^η (Γ) και 8^η (Δ) ημέρα εκτροφής. BC = στοματική κοιλότητα, Br = εγκέφαλος, DC = πεπτικός σωλήνας, Es = οισοφάγος, EsF = πτυχές του οισοφάγου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, LS = υλικό λεκιθικού σάκου, Mop = ανοιγμένο στόμα, MC = κύτταρα παραγωγής βλέννας, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, OD = σταγόνα ελαίου, OC = ακουστικό κυστίδιο, SBC = περιοχή στην οποία θα δημιουργηθεί η νηκτική κύστη, TB = γευστικοί κάλυκες. Η μπάρα αντιστοιχεί σε διάστημα 0,5 mm για τις εικόνες Α και Β, ενώ για την εικόνα Γ αντιστοιχεί σε διάστημα 0,05 mm και για την εικόνα Δ αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1mm.

Έντερο

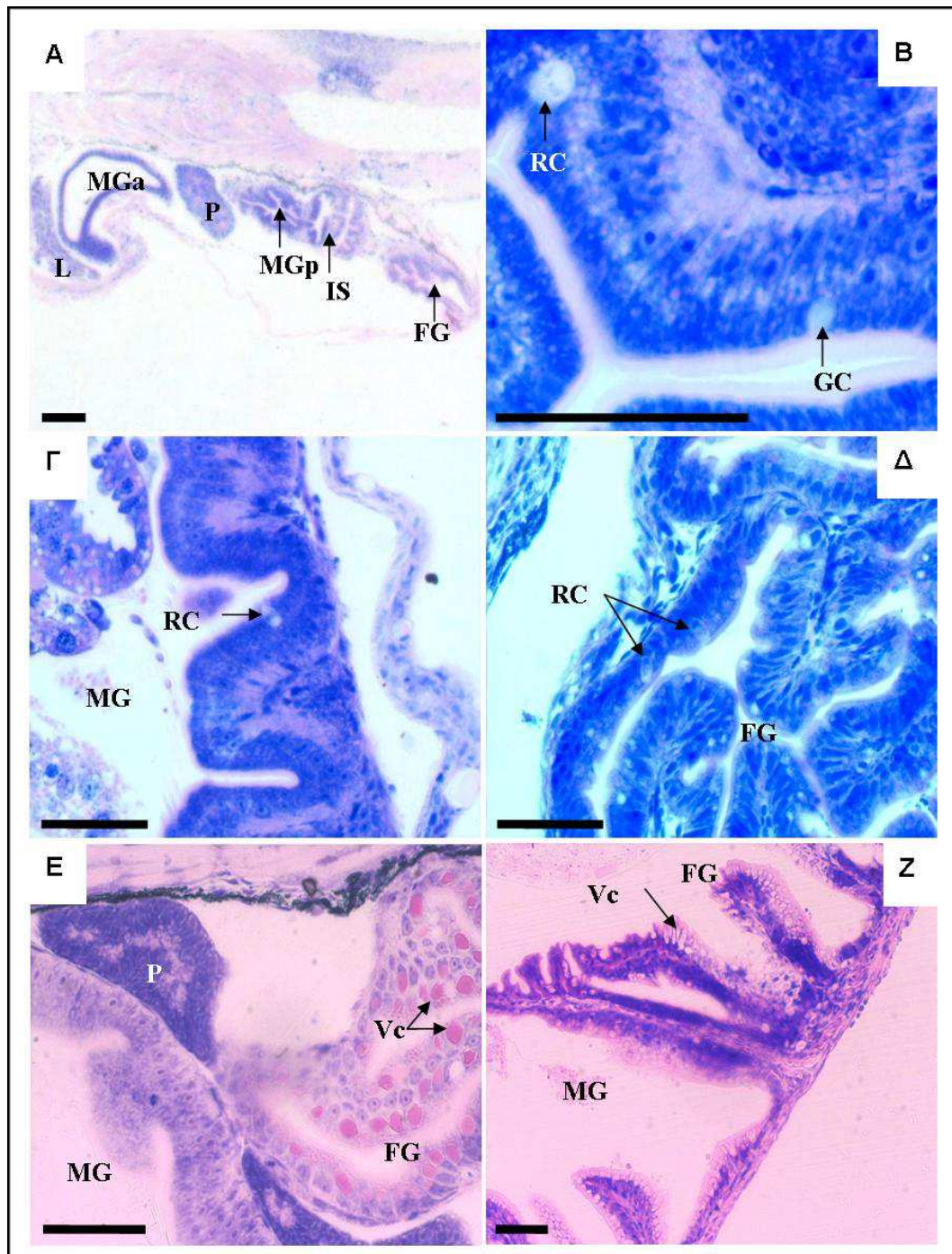
Σχηματικά, το έντερο την ημέρα 0 είναι ένας κλειστός σωλήνας τοποθετημένος πάνω από το λεκιθικό σάκο (Εικ. 15Α). Μεταξύ της 2^{ης} και 3^{ης} ημέρας εκτροφής λαμβάνει χώρα η πρώτη κάμψη του εντέρου (περίπου 90°), ενώ η πλήρης περιστροφή του πραγματοποιείται την 7^η ημέρα (Εικ. 16Α) μετά από μια σχετικά γρήγορη επιμήκυνση που συμβαίνει στο μεσαίο τμήμα του.



Εικόνα 16. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας κατά την 7^η (A) και 3^η (B) ημέρα εκτροφής. IS = εντερικός σφικτήρας που χωρίζει το μεσαίο από το οπίσθιο τμήμα, Kd = νεφρό, BC = στοματική κοιλότητα, Es = οισοφάγος, EsF = πτυχές του οισοφάγου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, L = συκώτι, OD = σταγόνα ελαίου, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, OC = ακουστικό κυστίδιο, Sp = σπλήνα, CS = καρδιακός σφικτήρας P = πάγκρεας. Η μπάρα αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm.

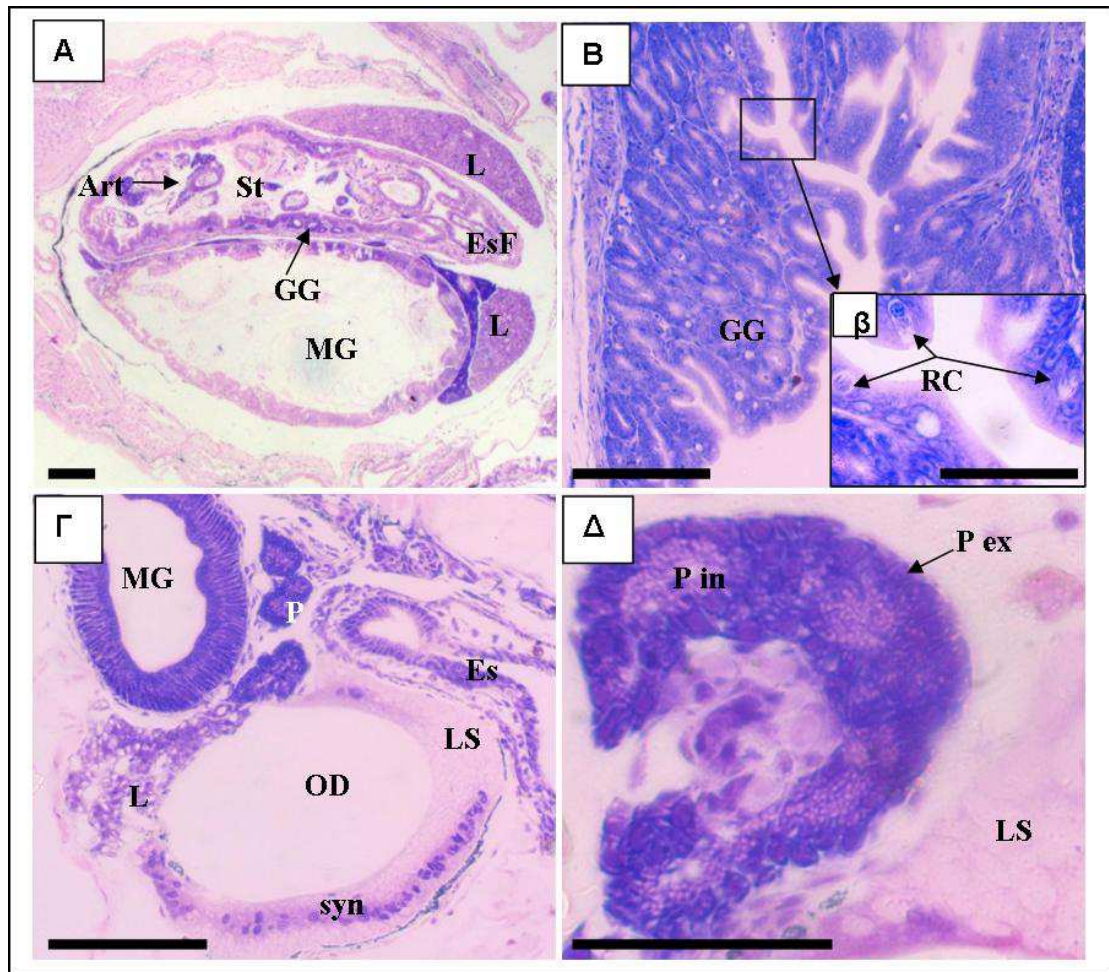
Ιστολογικά, στην εκκόλαψη το εσωτερικό επιθήλιο του εντέρου είναι μονόστιβο με κυβοειδούς μορφής κύτταρα. Την 3^η ημέρα παρατηρείται η εντερική βαλβίδα, που χωρίζει το οπίσθιο από το μεσαίο έντερο, καθώς και η έναρξη πτύχωσης του οπίσθιου εντέρου (Εικ. 16B). Οι πρώτες πτυχές του μεσαίου εντέρου εμφανίζονται την 4^η ημέρα εκτροφής στο οπίσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου ενώ στο πρόσθιο τμήμα αυτές δεν έχουν ακόμα σχηματισθεί (Εικ. 17A). Χαρακτηριστικό είναι ότι στο μεσαίο τμήμα οι πτυχές είναι κάθετες ενώ στο οπίσθιο είναι παράλληλες προς τα τοιχώματα του εντέρου (Εικ. 17A). Τα κύτταρα παραγωγής βλέννας σχηματίζονται αρχικά στο μεσαίο τμήμα του εντέρου (10^η ημέρα, Εικ. 17B) και στην συνέχεια (22^η ημέρα) στο οπίσθιο. Τα πρώτα rodlet cell εμφανίζονται στο μεσαίο τμήμα του εντέρου την 10^η ημέρα εκτροφής (Εικ. 17B, 17Γ) και στο οπίσθιο την 18^η ημέρα (Εικ. 17Δ). Στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου εμφανίζονται κενοτόπια την 6^η ημέρα (Εικ.

17E) τα οποία όμως δεν είναι πλέον ορατά την 8^η ημέρα. Για χρονικό διάστημα 5 ημερών (10^η έως 15^η ημέρα) εμφανίζονται κενοτόπια στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου τα οποία μετά εξαφανίζονται και γίνονται πάλι ορατά την 36^η ημέρα. Από την 10^η ημέρα εμφανίζονται επίσης κενοτόπια στο μεσαίο τμήμα του εντέρου τα οποία αυξάνουν σε αριθμό και μέγεθος έως την 27^η ημέρα, στην συνέχεια ελαττώνονται και την 30^η ημέρα παύουν να είναι ορατά. Την 38^η ημέρα αρχίζουν και πάλι να γίνονται εμφανή στο τελευταίο τμήμα που μεσαίου έντερου όπου ο αριθμός τους αυξάνει με την πάροδο του χρόνου (Εικ. 17Z).



Εικόνα 17. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας κατά την 4^η (A), 10^η (B), 10^η (Γ), 18^η (Δ), 6^η (E), 38^η (Z) ημέρα εκτροφής. IS = εντερικός σφικτήρας, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, L = συκώτι, P = πάγκρεας, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, MGa = πρόσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου, MGp = οπίσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου, Vc = κενοτόπια, RC = «rodlet cells», GC = «goblet cells». Η μπάρα αντιπροσωπεύει διάστημα 0,05 mm.

Η αρχή δημιουργίας των πυλωρικών τυφλών αμέσως μετά τον πυλωρικό σφικτήρα του στομάχου γίνεται κατά την 18-20^η ημέρα αλλά είναι πλήρως ορατά την 22^η.



Εικόνα 18. Εγκάρσιες τομές ιχθυονόμφης συναγρίδας κατά την 14^η (Α), 18^η (Β), 3^η (Γ) και 3^η (Δ) ημέρα. EsF = πτυχές του οισοφάγου, OD = σταγόνα ελαίου, L = συκώτι, P = πάγκρεας, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, GG = γαστρικοί αδένες, RC = «rodlet cells», P in = ενδοκρινής μοίρα του πάγκρεας, P ex= εξωκρινής μοίρα του πάγκρεας Syn = συγκύτιο, St = στομάχι, LS = υλικό λεκιθικού σάκου. Η μπάρα αντιπροσωπεύει διάστημα 0,1 mm εκτός στη β και Δ που είναι 0,05mm.

Στομάχι

Την 8^η ημέρα αρχίζει να σχηματίζεται ο καρδιακός σφικτήρας (Εικ. 16Α) και έτσι οριοθετείται η περιοχή στην οποία θα δημιουργηθεί το στομάχι. Οι πρώτοι γαστρικοί αδένες εμφανίζονται την 14^η ημέρα εκτροφής στο καρδιακό τμήμα του στομάχου και στην συνέχεια, με το πέρασμα του χρόνου, ο αριθμός τους αυξάνει (Εικ. 18Α). Πριν από την εμφάνιση των γαστρικών αδένων (10^η ημέρα),

εμφανίζονται στο στομαχικό επιθήλιο «rodlet cells» των οποίων ο αριθμός συνεχώς αυξάνει (Εικ. 18B,18 β).

Πάγκρεας και συκώτι

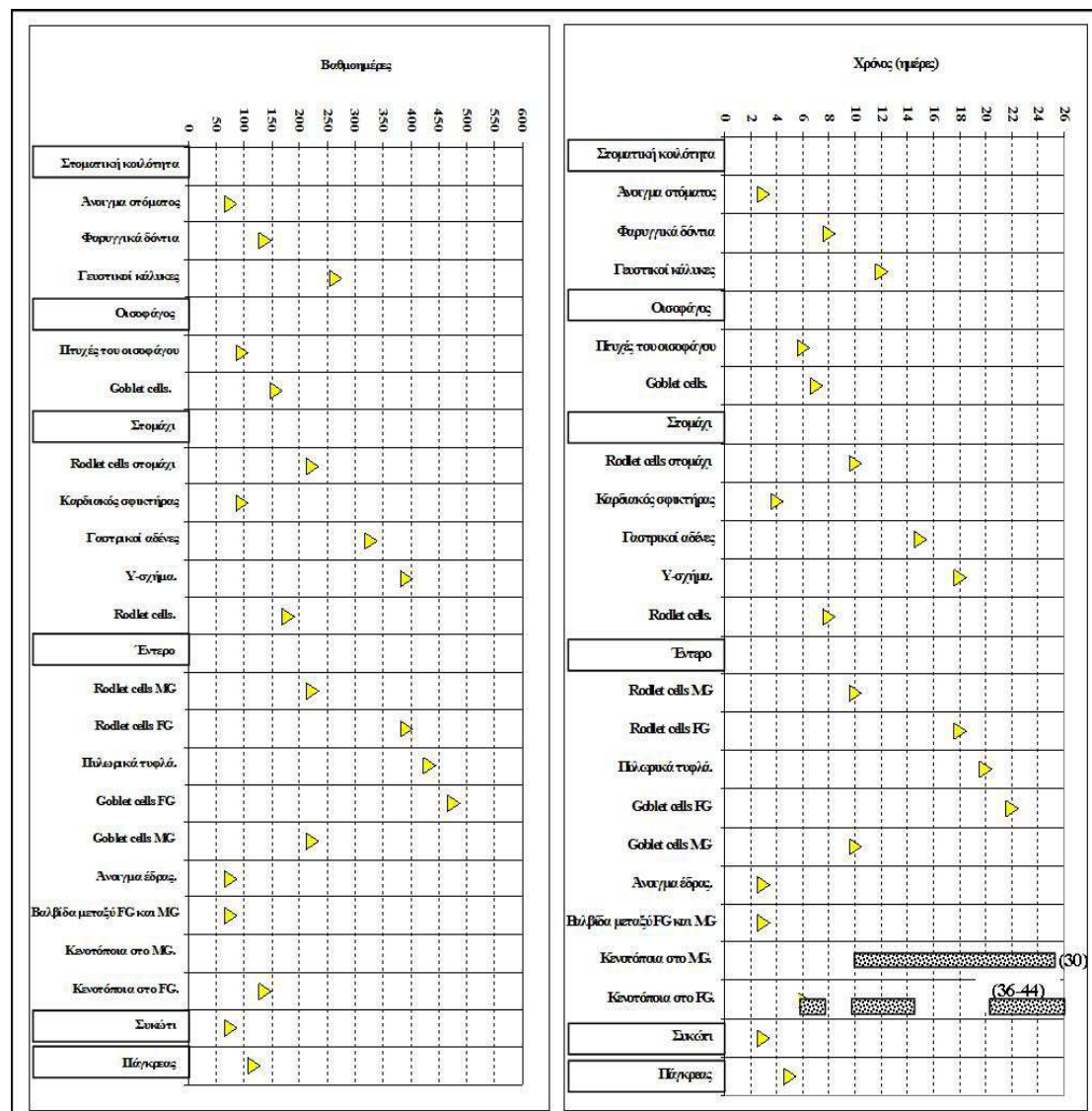
Το πάγκρεας σχηματίζεται την 2^η ημέρα, μεταξύ του λεκιθικού σάκου και του έντερου. Την 3^η ημέρα αναπτύσσεται και γύρω από το έντερο (Εικ. 18Γ) ενώ συγχρόνως (3^η-4^η ημέρα) διαφοροποιείται στην ενδοκρινή και στην εξωκρινή μοίρα (Εικ. 18Δ). Στην συνέχεια, διαχέεται και αναπτύσσεται γύρω από την χοληδόχο κύστη, κοντά στο συκώτι, και κατά μήκος του μεσαίου τμήματος του εντέρου.

Τα πρώτα ηπατοκύτταρα οργανώνονται πίσω από τον λεκιθικό σάκο από την 2^η-3^η ημέρα (Εικ. 18Γ) και αυξάνονται συνεχώς στη συνέχεια με αποτέλεσμα την επέκταση του συκωτιού γύρω από το πρόσθιο τμήμα του μεσαίου εντέρου προς την περιοχή του οισοφάγου. Το στρώμα του συγκυτίου παρατηρείται αρχικά γύρω από το λεκιθικό σάκο να είναι σε επαφή με τα αρχικά ηπατικά κύτταρα και στη συνέχεια γύρω από την σταγόνα ελαίου (Εικ. 18Γ). Μετά την τελική απορρόφηση της σταγόνας ελαίου το συγκύτιο παύει να υφίσταται.

Συγκεντρωτικά αποτελέσματα παρουσίασης της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος στην συναγρίδα.

Η οντογένεση των οργάνων του πεπτικού συστήματος που εξετάστηκαν ολοκληρώθηκε την 22^η ημέρα ή μεταξύ των 450-500 βαθμοημέρων (Πιν. 6).

Πίνακας 6. Συγκεντρωτικά αποτελέσματα παρουσίασης της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος στην συναγρίδα. Εμφάνιση ανά θερμοκρασιακή βαθμοημέρα (A) και ημέρα εκτροφής (B) των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν στην συναγρίδα. Τα τρίγωνα με κίτρινο χρωματισμό αναφέρονται στην χρονική στιγμή εμφάνισης του κάθε οργάνου. Οι μπάρες στον πίνακα 6B υποδηλώνουν τον χρόνο εμφάνισης των διαφόρων κενотоποίων στα αντίστοιχα τμήματα του εντέρου. Οι αριθμοί στις παρενθέσεις δηλώνουν έως πια ημέρα συνεχίστηκαν να παρατηρούνται τα αντίστοιχα κενотоποία στο έντερο. MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, «goblet cells» = κύτταρα παραγωγής βλέννας.



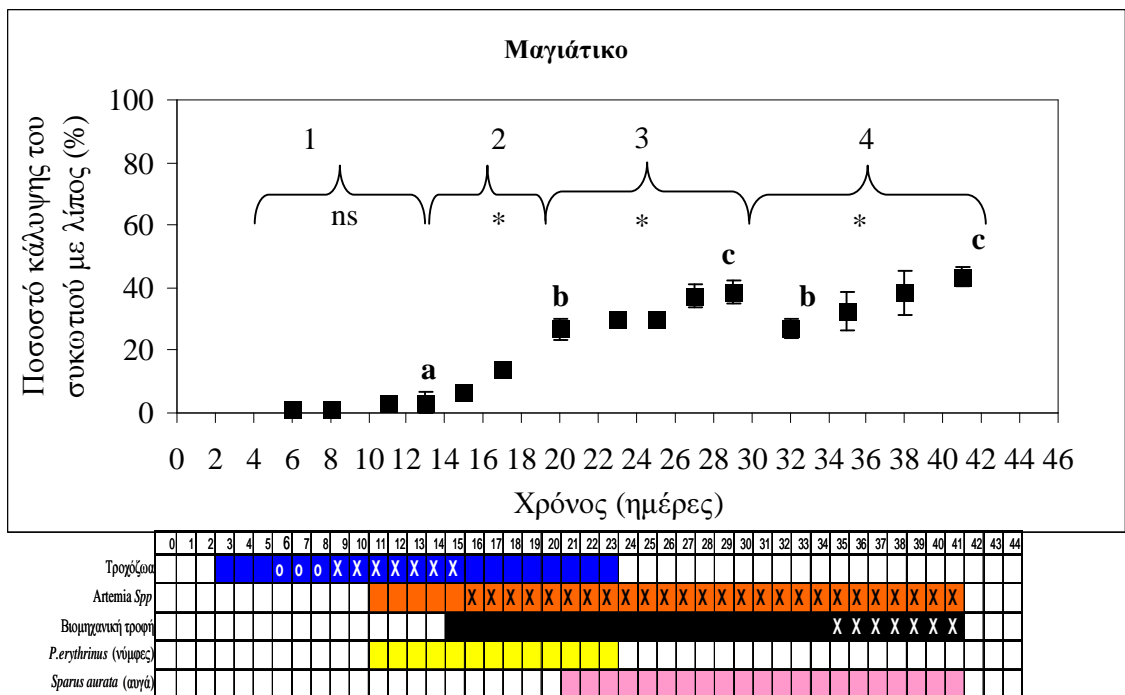
2.3.4. Εξέλιξη της εναπόθεσης λίπους στο συκώτι και στομαχικά περιεχόμενα.

Η εναπόθεση λίπους (ποσοστό) στο συκώτι μεταβάλλεται με την πάροδο του χρόνου (φάσεις εκτροφής) και στα τρία είδη που μελετήθηκαν. Η μεταβολή αυτή περιγράφεται αναλυτικά παρακάτω συσχετιζόμενη με το πρωτόκολλο διατροφής που εφαρμόστηκε σε κάθε περίπτωση αλλά και με τις διατροφικές προτιμήσεις του κάθε είδους, όπως αυτές προέκυψαν από την μελέτη των στομαχικών τους περιεχομένων.

2.3.4.1. Μαγιάτικο

Στο **μαγιάτικο** παρατηρήθηκαν αυξομειώσεις του ηπατικού ποσοστού λίπους με την πάροδο του χρόνου που φαίνεται να σχετίζονται με την ποιότητα (τύπο) της τροφής που καταναλώθηκε (Εικ. 19). Και για τα τρία είδη έγινε κατηγοριοποίηση των τιμών σε διαφορετικές (συνεχόμενες) περιόδους. Η κατανομή των περιόδων έγινε με το κριτήριο ώστε να πραγματοποιηθεί συσχέτιση των μεταβολή της καμπύλης του ποσοστού του λίπους με το διατροφικό πρωτόκολλο και την διατροφική προτίμηση. Έτσι κάθε αγκύλη όπως παρουσιάζεται στην εικόνα 19 εμπεριέχει μέσα χρονικές τιμές που οι τιμές του ποσοστού του λίπους είτε αυξάνονται είτε μειώνονται είτε μένουν σταθερές. Στη συνέχεια παρουσιάζεται συνδυαστικά για την κάθε περίοδο τι τροφή εμπεριείχε το πρωτόκολλο τι βρέθηκε στο στομαχικό περιεχόμενο και πώς επέδρασαν τα παραπάνω στην μεταβολή του ποσοστού του λίπους στο συκώτι.

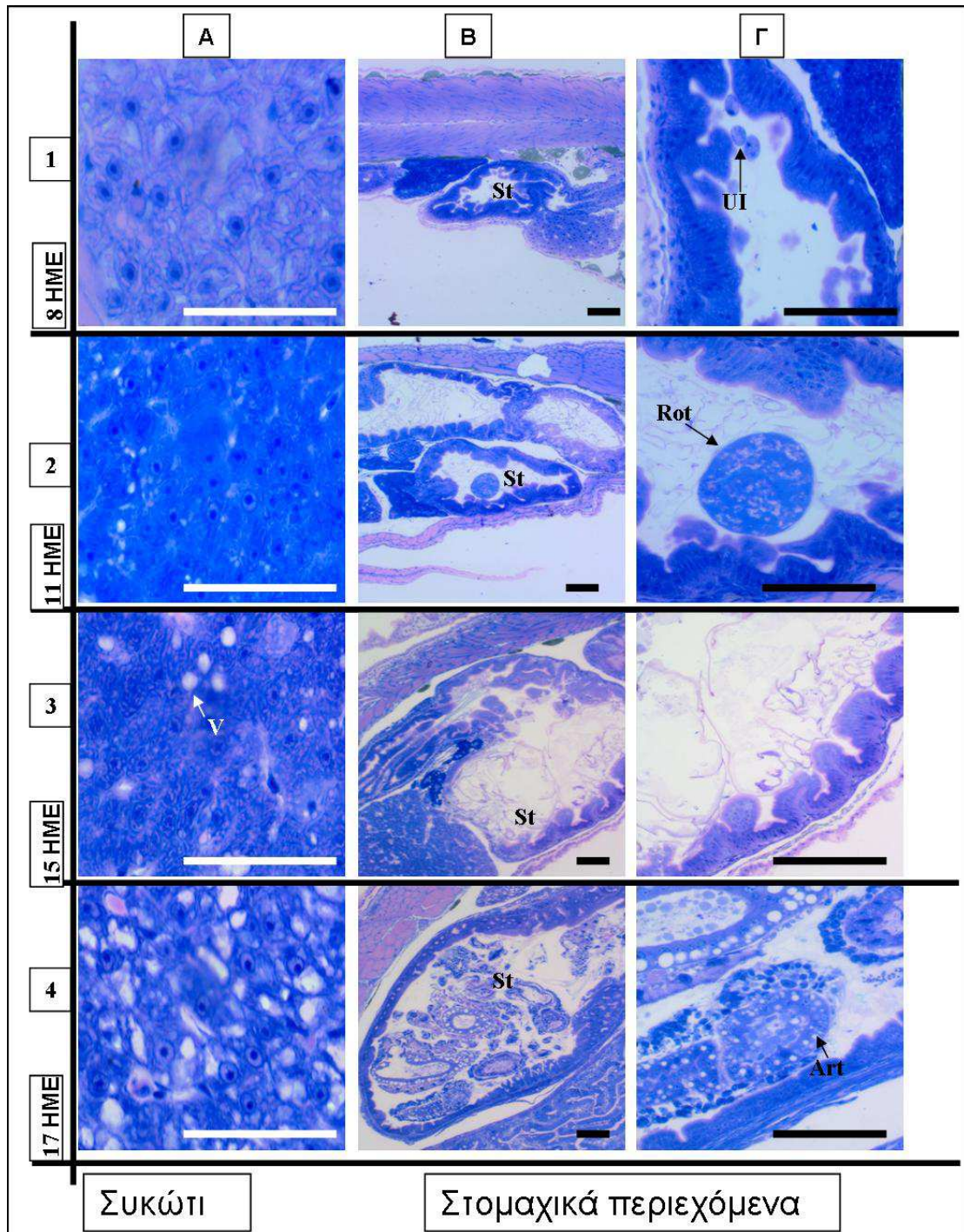
Αρχικά, από την 6^η έως την 13^η ημέρα (1^η περίοδος), παρατηρήθηκε πολύ μικρή και μη στατιστικά σημαντική, αύξηση του ποσοστού λίπους στο συκώτι (Εικ. 19 και Εικ. 20-1Α). Μεταξύ 6^{ης} και 8^{ης} ημέρας, το πρωτόκολλο διατροφής περιελάμβανε μόνο Τροχόζωα, τα οποία, όπως προκύπτει από την ανάλυση των στομαχικών περιεχομένων, φαίνεται ότι ελάχιστα καταναλώθηκαν. Συγκεκριμένα, οι πλαγκτονικοί αυτοί οργανισμοί παρατηρήθηκαν μόνο στο στομαχικό περιεχόμενο του 20% του συνόλου των νυμφών που εξετάστηκαν ενώ, σε όλες τις περιπτώσεις, διαπιστώθηκε η παρουσία μικρών αδιευκρίνιστων τροφών οι οποίες είχαν από τις νύμφες σε αφθονία, καταναλωθεί (Εικ. 20-1Β, 20-1Γ). Την 11^η ημέρα τα ποσοστά ηπατικού λίπους εξακολουθούν να είναι χαμηλά (Εικ. 20-2Α) ενώ ταυτόχρονα, το στομαχικό περιεχόμενο των νυμφών εμπεριέχει πολλά Τροχόζωα (Εικ. 20-2Β, 20-2Γ).



Εικόνα 19. Εξέλιξη του ποσοστού λίπους που μετρήθηκε με την μέθοδο της ανάλυσης εικόνας στο συκώτι και πρωτόκολλο διατροφής (επισυναπτόμενος πίνακας) που εφαρμόστηκε για το μαγιάτικο. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ μέσων τιμών συγκεκριμένων δειγματοληψιών παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (one-way ANOVA, Tuckey’s Test, $P < 0,05$). Επισημάνθηκαν διαφορετικές περιόδους εναπόθεσης λίπους (1-4) με βάση την προηγούμενη στατιστική ανάλυση και περιόδους με στατιστικά σημαντικές αλλαγές (αύξηση ή μείωση) υποδεικνύονται με «*». Στο διατροφικό πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε παρουσιάζεται η διάρκεια χορήγησης του κάθε τύπου τροφής που χρησιμοποιήθηκε (με διαφορετικά χρώματα). Με το γραμματικό σύμβολο (X) υποδηλώνεται η χρονική στιγμή που ο αντίστοιχος τύπος τροφής εντοπίστηκε στο στομαχικό περιεχόμενο. Το γραμματικό σύμβολο «o» υποδηλώνει την χρονική διάρκεια εμφάνισης άλλων αδιευκρίνιστων τύπων τροφής που εντοπίστηκαν στο στομαχικό περιεχόμενο.

Χαμηλά επίπεδα λίπους στο συκώτι διαπιστώθηκαν και την 13^η ημέρα ενώ δεν βρέθηκαν ναύπλιοι *Artemia sp.* στα στομαχικά περιεχόμενα των νυμφών αν και η χορήγηση τους είχε ξεκινήσει από την 11^η κιόλας ημέρα.

Στην συνέχεια, από την 13^η έως την 20^η ημέρα (2^η περίοδος), παρατηρείται αύξηση του ποσοστού του ηπατικού λίπους ενώ τα πρώτα κενोटόπια εμφανίζονται την 15^η ημέρα (Εικ. 20-3A). Η κατανάλωση τροχοζώων ήταν ακόμη σε πολύ χαμηλά επίπεδα (Εικ. 20-3B, 20-3Γ) και δεν εντοπίστηκαν στα στομαχικά περιεχόμενα οι νέες τροφές που χορηγήθηκαν από την 11^η ημέρα (ναύπλιοι *Artemia sp.*, νύμφες λυθρινιού) και την 15^η ημέρα (βιομηχανική τροφή).



Εικόνα 20. Κατά μήκος τομές νυμφών μαγιάτικου την 8^η, 11^η, 15^η και 17^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι. Art = *Artemia sp.*, Rot = Τροχόζωα, St = στομάχι, V = κενοτόπια λίπους και UI = απροσδιόριστα στοιχεία. Οι μπάρες αντιστοιχούν σε διαστήματα 0,05 mm (Α) και 0,1 mm (Β και Γ).

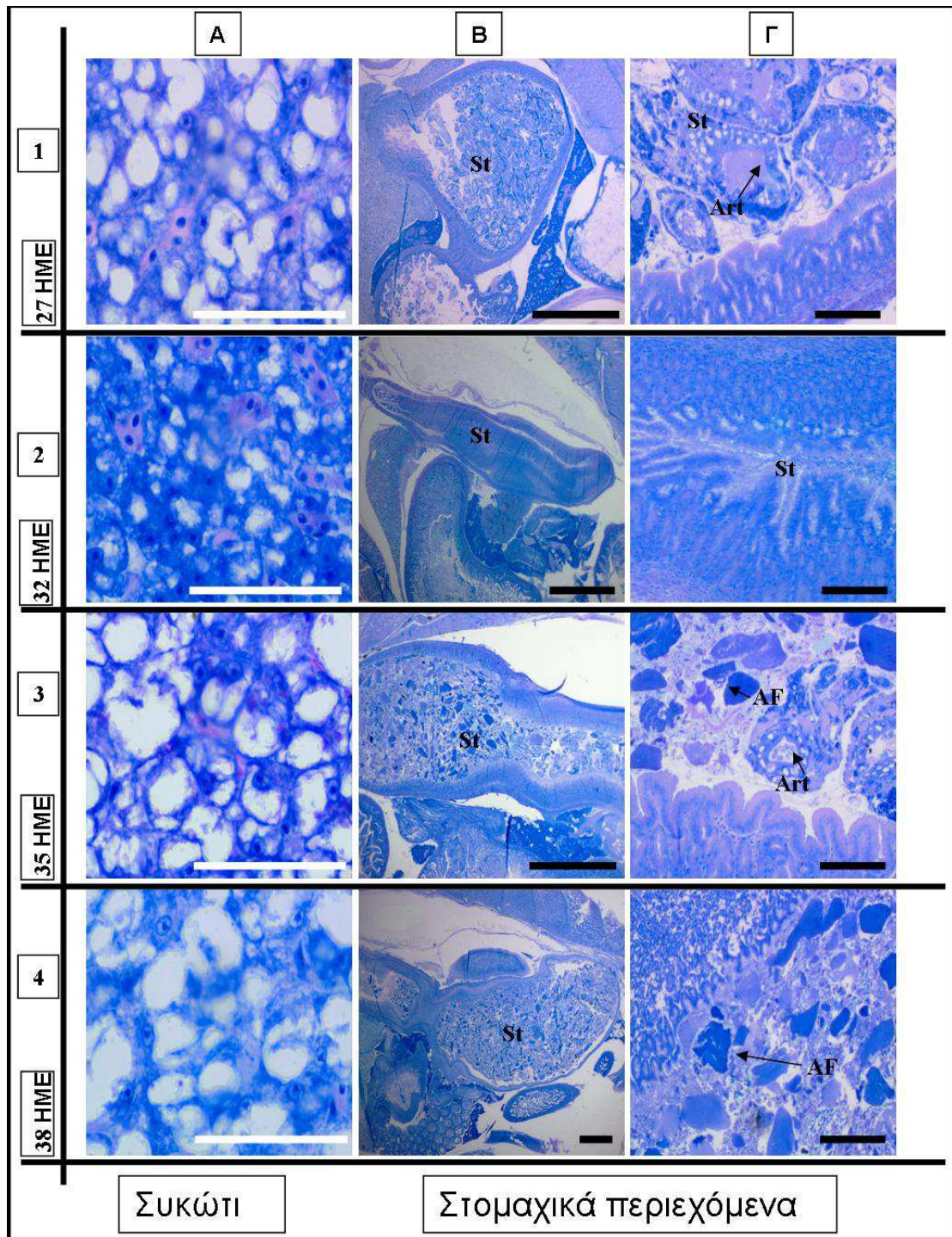
Την 17^η ημέρα το ποσοστό λίπους είναι υψηλότερο (Εικ. 20-4Α) και διαφέρει στατιστικά σημαντικά από τις προηγούμενες ημέρες (Εικ. 19) ενώ, παράλληλα,

μεγάλος αριθμός ναυπλίων *Artemia sp.*. εντοπίζεται στο στομάχι των νυμφών (Εικ. 20-4B, 20-4Γ).

Μεταξύ της 20^{ης} και 30^{ης} ημέρας (3^η περίοδος) το ποσοστό λίπους παραμένει υψηλό (Εικ. 19). Αν και το πρωτόκολλο εκτροφής εμπεριέχει όλους του τύπους της τροφής (Τροχόζωα, ναυπλίους *Artemia sp.*, βιομηχανική τροφή, αυγά τσιπούρας, νύμφες λυθρινιού) μόνο ναύπλιοι *Artemia sp.* εντοπίστηκαν κατά την ανάλυση των στομαχικών περιεχομένων. Από την 25^{ης} έως την 30^η ημέρα, το ποσοστό λίπους είναι σταθερό αλλά στατιστικά υψηλότερο ($P<0,05$) από αυτό που μετρήθηκε την προηγούμενη περίοδο (20^η με 25^η ημέρα, Εικ. 19). Ειδικότερα, την 27^η ημέρα το ποσοστό λίπους είναι το υψηλότερο σε σχέση με τις προηγούμενες περιόδους (Εικ. 21-1A). Αν και το πρωτόκολλο εκτροφής εμπεριέχει ναυπλίους *Artemia sp.*, βιομηχανική τροφή και αυγά *S. aurata*, εκ νέου μόνο ναύπλιοι *Artemia sp.* εντοπίστηκαν από την ανάλυση των στομαχικών περιεχομένων (Εικ. 21-1B, 1Γ).

Μετά από την 30^η ημέρα και έως το τέλος της εκτροφής (4^η περίοδος) παρατηρείται αρχικά μια πτώση και στην συνέχεια μια αύξηση των τιμών του λίπους στο συκώτι των νυμφών του μαγιάτικου (Εικ. 19). Ειδικότερα, από την 30^η ημέρα έως την 32^η παρουσιάζεται μείωση του ποσοστού του λίπους στο συκώτι (Εικ. 21-2A) με τη 32^η ημέρα να διαφέρει στατιστικά σημαντικά ($P<0,05$) από την 29^η ημέρα (Εικ. 19). Όσον αφορά το πρωτόκολλο διατροφής, η μοναδική διαφορά, σε σχέση με την προηγούμενη περίοδο, ήταν ότι η ποσότητα των ναυπλίων *Artemia sp.* που χορηγούνται, μειώθηκε και συγχρόνως αυξήθηκε η ποσότητα της βιομηχανικής τροφής. Παρόλα αυτά τα περισσότερα από τα στομάχια που μελετήθηκαν ήταν κενά ή περιείχαν λίγους έως ελάχιστους (1 ή 2) ναυπλίους *Artemia sp.* (Εικ. 21-2B, 21-2Γ).

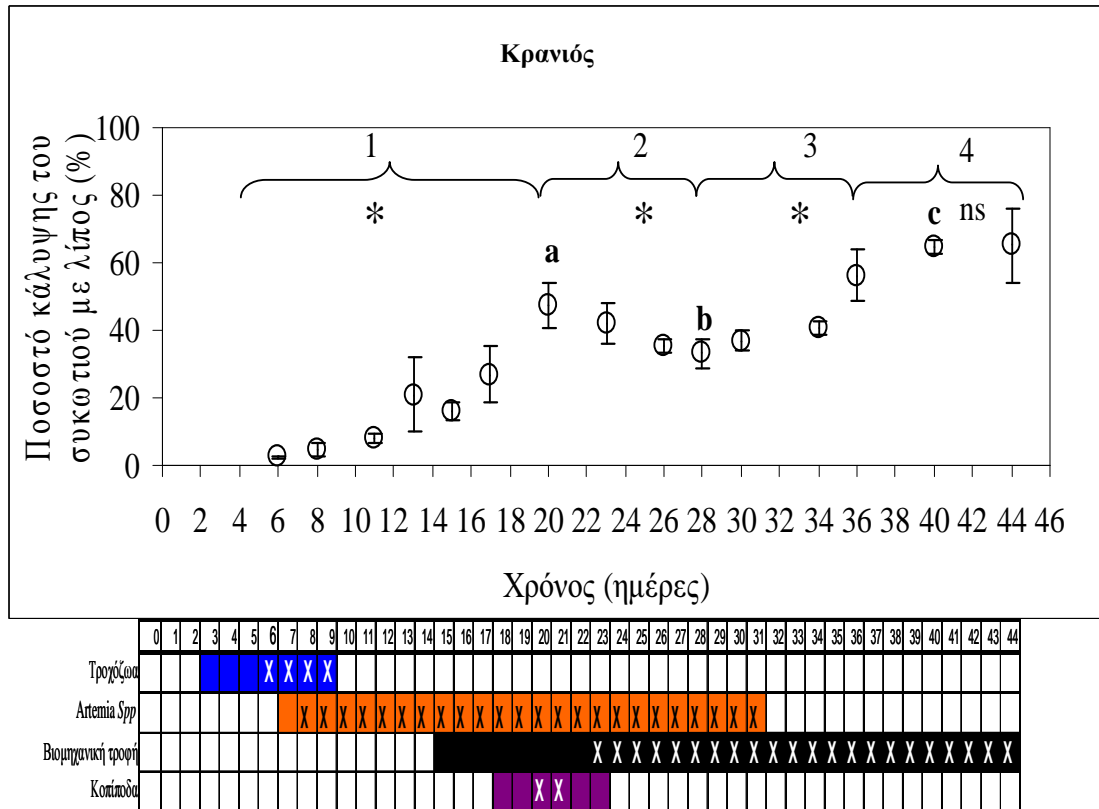
Ομως, μετά την 32^η ημέρα το ποσοστό ηπατικού λίπους είχε αυξητική πορεία (Εικ. 19, Εικ. 21-3A). Τότε, για πρώτη, φορά εντοπίστηκε βιομηχανική τροφή κατά την ανάλυση του στομαχικού περιεχομένου των νυμφών (Εικ. 21-3B, 21-3Γ). Το ίδιο φαινόμενο παρατηρήθηκε και τις επόμενες ημέρες έως το τέλος της εκτροφής (Εικ. 21-4A, - Γ).



Εικόνα 21. Κατά μήκος τομές νυμφών μαγιάτικου την 27^η, 32^η, 35^η και 38^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι. Art = *Artemia sp.*, St = στομάχι και AF = βιομηχανική τροφή. Οι μπάρες αντιστοιχούν σε διαστήματα 0,05 mm (Α), 1 mm (Β) και 0,1 mm (Γ).

2.3.4.2. Κρανιός

Όπως στο μαγιάτικο έτσι και στον **κρανιό** παρατηρούνται αυξομειώσεις του ποσοστού ηπατικού λίπους με την πάροδο του χρόνου που φαίνεται ότι σχετίζονται με τον τύπο της τροφής που καταναλώθηκε (Εικ. 22).



Εικόνα 22 Εξέλιξη του ποσοστού λίπους που μετρήθηκε με την μέθοδο της ανάλυσης εικόνας στο συκώτι και πρωτόκολλο διατροφής (επισυναπτόμενος πίνακας) που εφαρμόστηκε για τον κρανιό. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ μέσων τιμών συγκεκριμένων δειγματοληψιών παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (one-way ANOVA, Tuckey's Test, $P < 0,05$). Επισημάνθηκαν διαφορετικές περιόδους εναπόθεσης λίπους (1-4) με βάση την προηγούμενη στατιστική ανάλυση και περιόδοι με στατιστικά σημαντικές αλλαγές (αύξηση ή μείωση) υποδεικνύονται με «*». Στο διατροφικό πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε παρουσιάζεται η διάρκεια χορήγησης του κάθε τύπου τροφής που χρησιμοποιήθηκε (με διαφορετικά χρώματα). Με το γραμματικό σύμβολο (X) υποδηλώνεται η χρονική στιγμή που ο αντίστοιχος τύπος τροφής εντοπίστηκε στο στομαχικό περιεχόμενο.

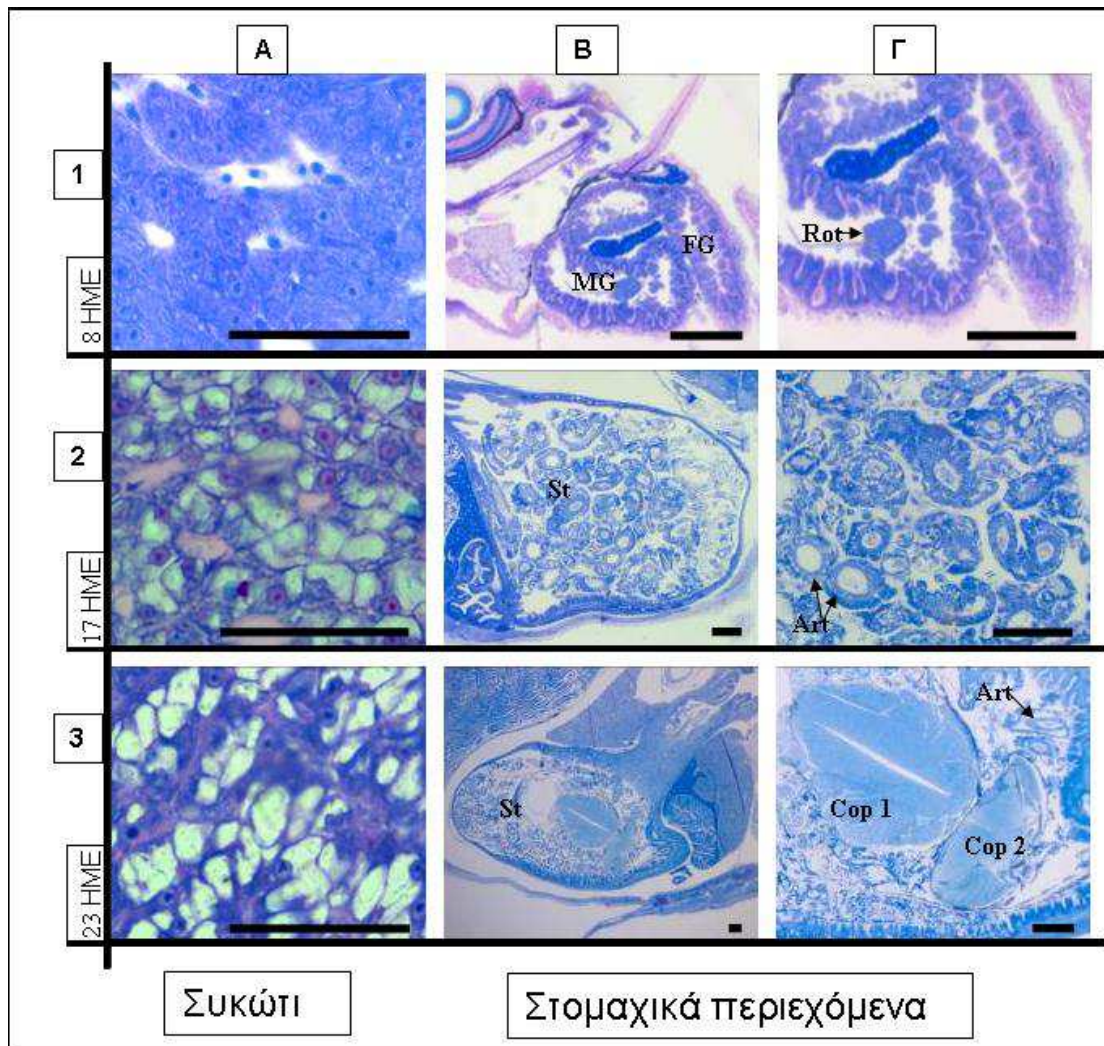
Αρχικά, (6^η έως 20^η ημέρα, 1^η περίοδος) παρατηρείται μια αυξητική τάση του ποσοστού εναπόθεσης λίπους στο συκώτι (Εικ. 22), με την τιμή της 20^{ης} ημέρας να είναι η υψηλότερη ($P < 0,05$). Ειδικότερα, μεταξύ 6^{ης} και 8^{ης} ημέρας το ποσοστό λίπους στο συκώτι είναι χαμηλό (Εικ. 23-1Α) ενώ τόσο το πρωτόκολλο διατροφής όσο και τα πεπτικά περιεχόμενα των νυμφών εμπεριέχουν μόνο Τροχόζωα (Εικ. 23-1Β, 23-1Γ). Στην συνέχεια και έως την 17^η ημέρα το λίπος στο συκώτι αυξάνεται

(Εικ. 23-2Α) ενώ στο πρωτόκολλο διατροφής και στα στομαχικά περιεχόμενα (Εικ. 23- 2Β, 23-2Γ) εμπεριέχονται ναύπλιοι *Artemia sp.* σε συνεχώς αυξανόμενες ποσότητες. Στην συνέχεια, το λίπος αυξάνει και πάλι (Εικ. 23-3Α) ενώ το πρωτόκολλο διατροφής παρέχει ένα συνδυασμό τροφών, όπως ναύπλιους *Artemia sp.*, ξηρή τροφή αλλά και κοπήποδα, τα οποία αναπτύχθηκαν μέσα στον μεσόκοσμο από την 18^η έως την 23^η ημέρα και εντοπίστηκαν στα στομαχικά περιεχόμενα των ψαριών (Εικ. 23-3Β, 23-3Γ). Σημειωτέον είναι ότι Κοπήποδα δεν παρατηρήθηκαν ξανά πέραν του προαναφερθέντος χρονικού διαστήματος.

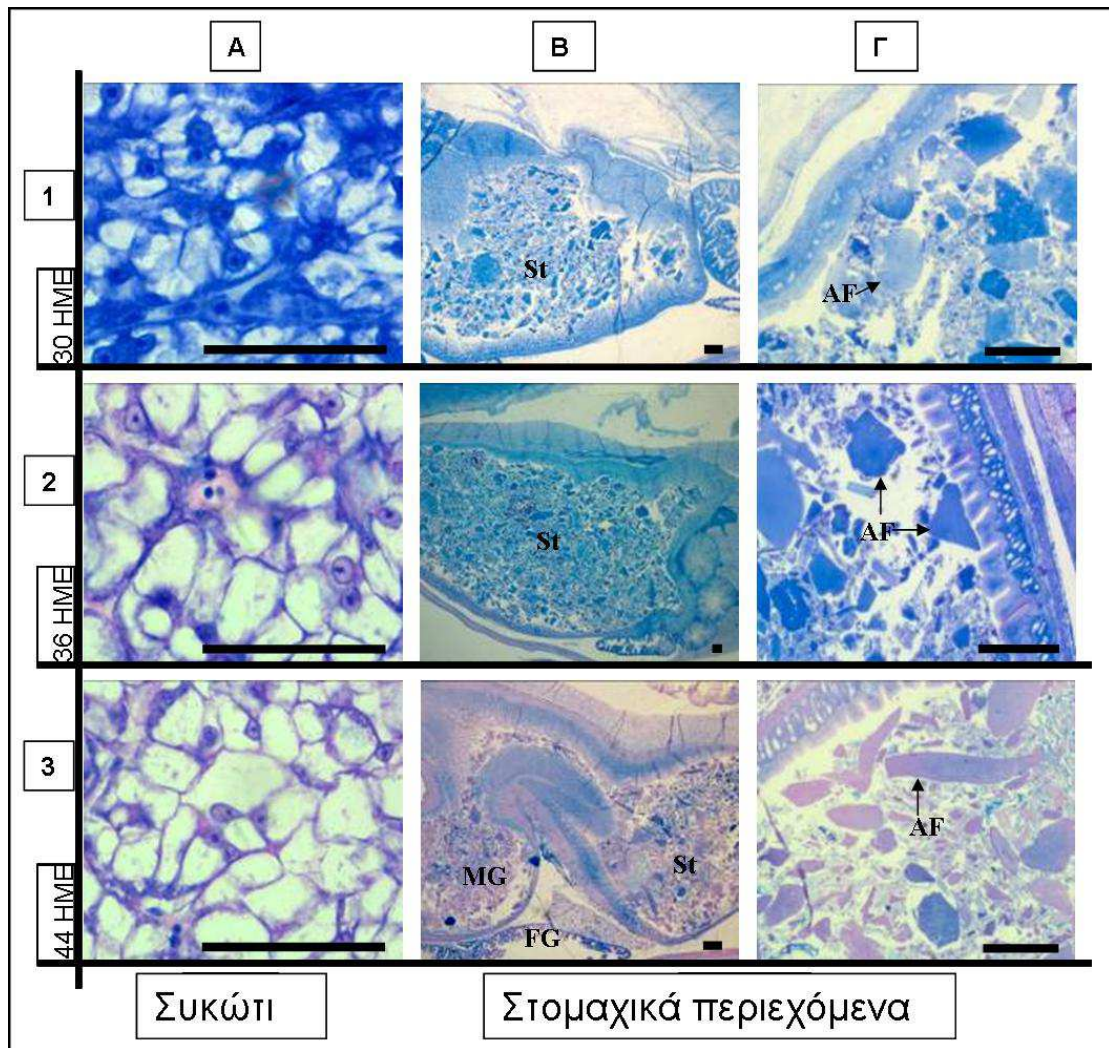
Από την 20^η έως την 28^η (2^η περίοδος), το ποσοστό λίπους στο συκώτι μειώνεται (Εικ. 22), με την τιμή της 28^{ης} ημέρας να διαφέρει στατιστικά σημαντικά από αυτήν της 20^{ης} ημέρας ($P < 0,05$). Κατά την διάρκεια αυτής της περιόδου, το ποσοστό των ναυπλίων *Artemia sp.* στα στομαχικά περιεχόμενα είναι σε υψηλά επίπεδα έως την 23^η ημέρα με τα Κοπήποδα να είναι και αυτά εμφανή (όπως προαναφέρθηκε). Το λίπος σε αυτήν την περίοδο είναι σε σχετικά υψηλά ποσοστά ενώ στην συνέχεια μειώνεται φθάνοντας σε χαμηλότερες τιμές την 28^η ημέρα (σε σχέση με την 20^η ημέρα) (Εικ. 24-1Α). Από την 23^η ημέρα η ποσότητα των ναυπλίων *Artemia sp.* που χορηγείται στις νύμφες μειώνεται και την 28^η σταματά ενώ η ποσότητα της βιομηχανικής τροφής αυξάνει. Την ίδια περίοδο και το ποσοστό ηπατικού λίπους μειώνεται παρουσιάζοντας ελάχιστες τιμές την 26^η, 28^η και 30^η ημέρα (Εικ. 24-1Α). Στο τέλος αυτής της περιόδου, η βιομηχανική τροφή αρχίζει να εντοπίζεται στα στομαχικά περιεχόμενα των ψαριών (Εικ. 24-1Β, 24-1Γ).

Στην συνέχεια, από την 30^η έως την 40^η ημέρα (3^η περίοδος), παρουσιάζεται και πάλι αύξηση του ποσοστού λίπους στο συκώτι (Εικ. 24-2Α, με την 40^η ημέρα να διαφέρει στατιστικά σημαντικά ($P < 0,05$) τόσο από την 30^η όσο και από την 20^η ημέρα (Εικ. 22). Η βιομηχανική τροφή επικρατεί στα στομαχικά περιεχόμενα με αυξανόμενους ρυθμούς δεδομένου ότι είναι το μοναδικό συστατικό του πρωτόκολλου διατροφής (Εικ. 24-2Β, 24-2Γ).

Στο τελευταίο χρονικό διάστημα της εκτροφής (40^η έως 44^η ημέρα, 4^η περίοδος) το ποσοστό του ηπατικού λίπους παραμένει υψηλό και αμετάβλητο (Εικ. 22 και Εικ. 24-3Α) και στα στομαχικά περιεχόμενα περιέχονται μεγάλες ποσότητες βιομηχανικής τροφής (Εικ. 24-3Β, 24-3Γ).



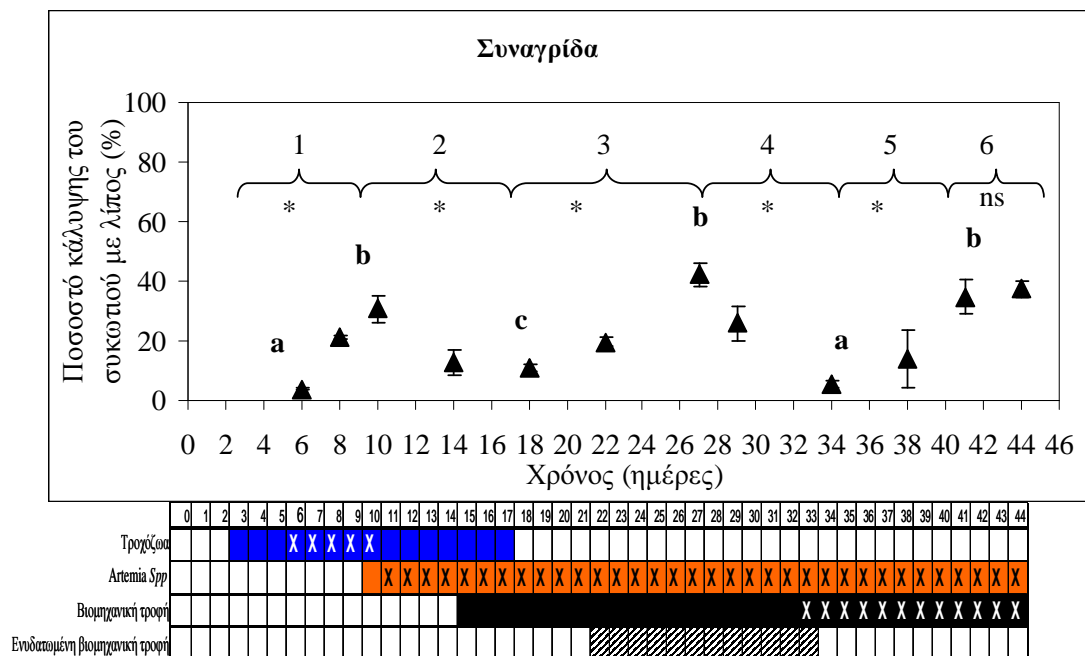
Εικόνα 23. Κατά μήκος τομές νυμφών κρανιού την 8^η, 17^η, 23^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι. Art = *Artemia sp.*, Rot = Τροχόζωα, St = στομάχι Cop1,2 = Κωπήποδα, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου και MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου. Οι μπάρες αντιστοιχούν σε διαστήματα 0,05 mm (Α) και 0,2 mm (Β και Γ).



Εικόνα 24. Κατά μήκος τομές νυμφών κρανίου την 30^η, 36^η, 44^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι. St= στομάχι, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου και AF = βιομηχανική τροφή. Οι μπάρες αντιστοιχούν σε διαστήματα 0,05 mm (Α) και 0,2 mm (Β και Γ).

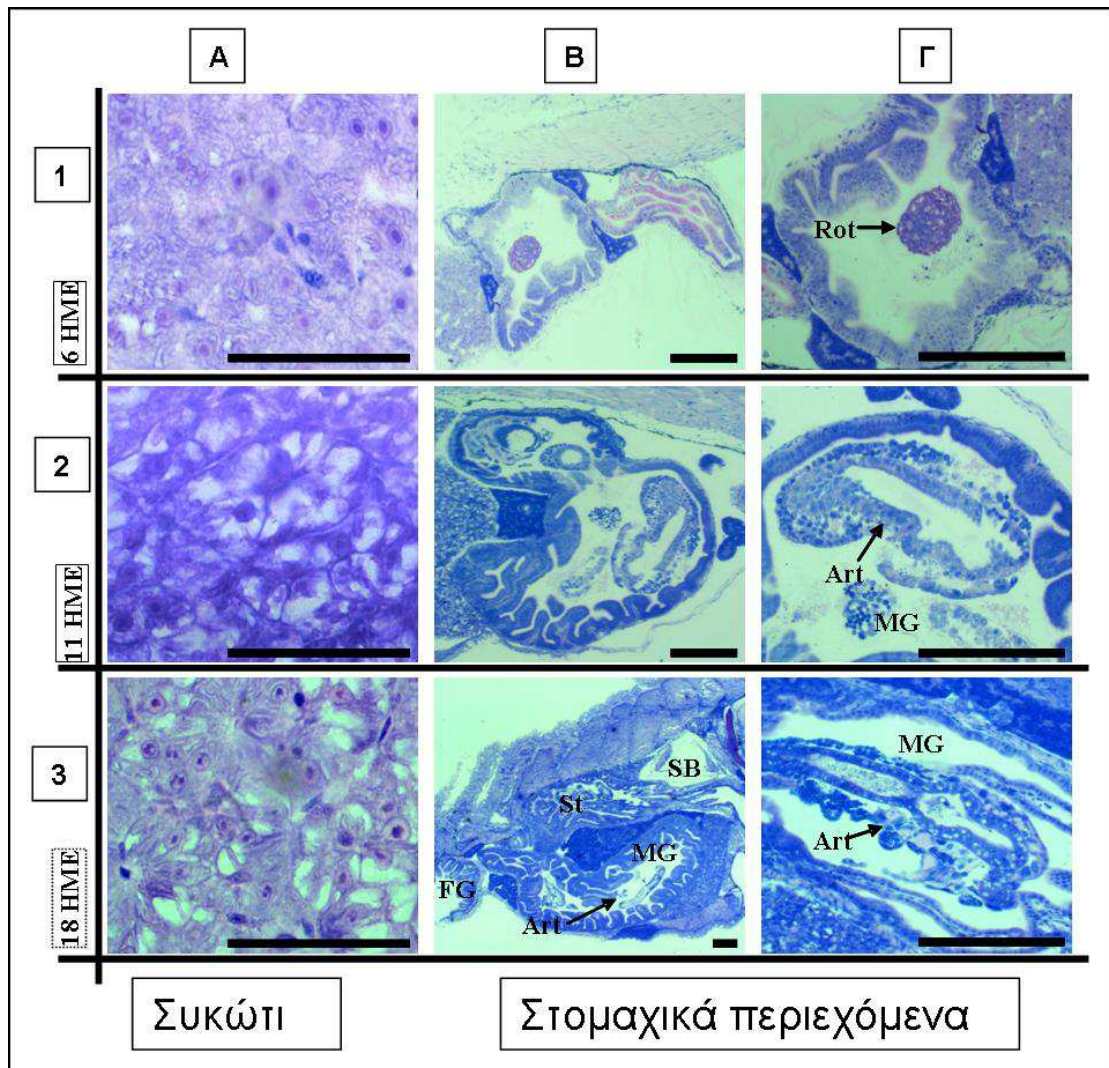
2.3.4.3. Συναγρίδα

Όπως και στα δύο άλλα είδη, στην συναγρίδα παρατηρούνται αυξομειώσεις με την πάροδο του χρόνου που φαίνεται επίσης να σχετίζονται με την ποιότητα (τύπο) της τροφής που καταναλώθηκε (Εικ. 25).



Εικόνα 25. Εξέλιξη του ποσοστού λίπους που μετρήθηκε με την μέθοδο της ανάλυσης εικόνας στο συκώτι και πρωτόκολλο διατροφής (επισυναπτόμενος πίνακας) που εφαρμόστηκε για την συναγρίδα. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ μέσων τιμών συγκεκριμένων δειγματοληψιών παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (one-way ANOVA, Tukey's Test, $P < 0,05$). Επισημάνθηκαν διαφορετικές περιόδους εναπόθεσης λίπους (1-6) με βάση την προηγούμενη στατιστική ανάλυση και περιόδους με στατιστικά σημαντικές αλλαγές (αύξηση ή μείωση) υποδεικνύονται με «*». Στο διατροφικό πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε παρουσιάζεται η διάρκεια χορήγησης του κάθε τύπου τροφής που χρησιμοποιήθηκε (με διαφορετικά χρώματα). Με το γραμματικό σύμβολο (X) υποδηλώνεται η χρονική στιγμή που ο αντίστοιχος τύπος τροφής εντοπίστηκε στο στομαχικό περιεχόμενο.

Από την 6^η έως την 11^η ημέρα (1^η περίοδος), που το πρωτόκολλο διατροφής αποτελούνταν αποκλειστικά και μόνο από Τροχόζωα, το ποσοστό λίπους στο συκώτι αυξάνεται (Εικ. 25). Την 6^η ημέρα που το ποσοστό λίπους είναι μικρότερο (Εικ. 26-1A) οι νύμφες φαίνεται ότι κατανάλωσαν μόνο Τροχόζωα (Εικ. 26-1B, 26-1Γ). Την 11^η ημέρα που το ποσοστό λίπους στο συκώτι είναι μεγαλύτερο (Εικ. 26-2A) οι νύμφες κατανάλωσαν ναύπλιους *Artemia sp.* οι οποίοι, εκτός από το στομάχι, παρατηρούνται και στα διαφορετικά τμήματα του εντέρου χωρίς να



Εικόνα 26. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας την 6^η, 11^η, 18^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι. Art = *Artemia Sp.*, Rot = Τροχόζωα, St = στομάχι, FG =οπισθιο τμήμα του εντέρου, MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου και SB = νυκτική κύστη. Οι μπάρες αντιστοιχούν σε διαστήματα 0,05 mm (Α) και 0,2 mm (Β και Γ).

έχουν υποστεί μορφολογικές αλλοιώσεις από τις διαδικασίες πέψης (άπεπτοι ναύπλιοι, Εικ. 26-2Β και 26-2Γ).

Από την 11^η έως την 18^η ημέρα (2^η περίοδος), τά ποσοστά ηπατικού λίπους μειώνονται (Εικ. 26-3Α), με την τιμή της 18^{ης} ημέρας να είναι στατιστικά σημαντικά χαμηλότερη σε σχέση με αυτήν της 11^{ης} ($P < 0,05$). Την περίοδο αυτή το πρωτόκολλο διατροφής εμπεριέχει Τροχόζωα, τα οποία σταδιακά μειώνονται και σταματάνε να χορηγούνται την 16^η ημέρα, και ναύπλιους *Artemia sp.*, των οποίων η ποσότητα αυξήθηκε με την πάροδο του χρόνου. Από την ανάλυση των στομαχικών

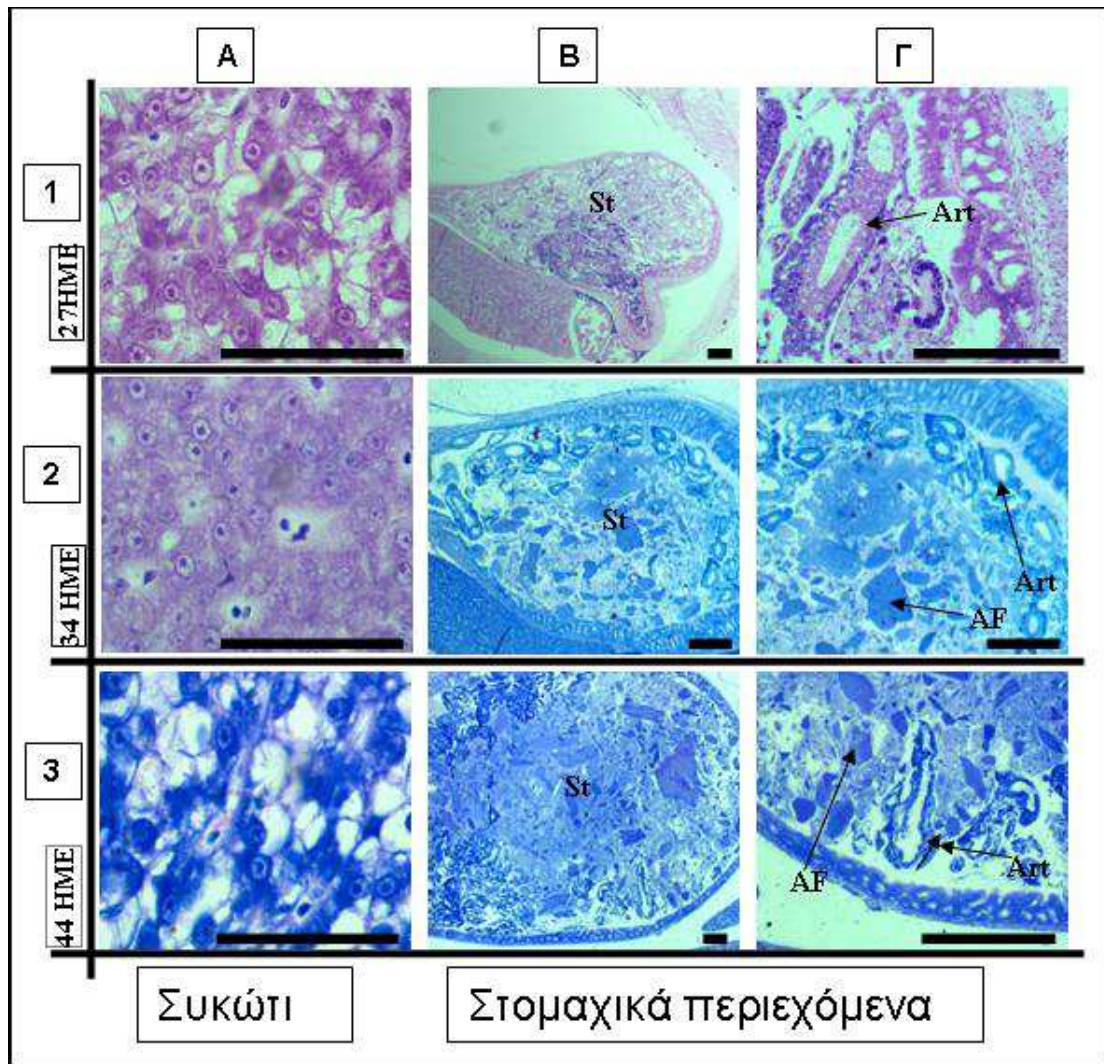
περιεχομένων προκύπτει ότι οι νύμφες κατανάλωσαν ναύπλιους *Artemia sp.* και όχι Τροχόζωα (Εικ. 26-3B, 26-3Γ). Συγχρόνως όμως παρατηρούνται και πάλι ολόκληροι, άπεπτοι, ναυπλίοι *Artemias sp.* σε όλο το τμήμα του εντέρου (Εικ. 26-3Γ).

Από την 18^η έως την 27^η ημέρα (3^η περίοδος), το ποσοστό λίπους αυξάνει συνεχώς (Εικ. 27-1A) με τις τιμές της κάθε ημέρας να διαφέρουν στατιστικά σημαντικά από τις άλλες (Εικ. 25). Το πρωτόκολλο διατροφής αποτελείται από ναυπλίου *Artemias sp.* και ξηρή τροφή. Συγχρόνως, οι νύμφες καταναλώνουν κατά αποκλειστικότητα ναύπλιους *Artemia sp.* όπως προκύπτει από την ανάλυση των στομαχικών περιεχομένων (Εικ. 27-1B, 27-1Γ). Την περίοδο αυτή δεν παρατηρούνται άπεπτοι ναυπλίοι *Artemia sp.* στα διάφορα τμήματα του πεπτικού συστήματος. Επίσης, ενώ από την 23^η ημέρα έως την 33^η ημέρα, χορηγείται και ενυδατωμένη ξηρή τροφή, κανένα ίχνος αυτής δεν παρατηρείται στα στομαχικά περιεχόμενα των ψαριών.

Από την 27^η έως την 34^η ημέρα (4^η περίοδος), οι τιμές του ποσοστού του λίπους στο συκώτι μειώνονται (Εικ. 27-2A) παρουσιάζοντας ελάχιστη τιμή την 34^η ημέρα. Την περίοδο αυτή, η ποσότητα των ναυπλίων *Artemia sp.* που χορηγούνται μειώνεται ενώ η ποσότητα βιομηχανικής τροφής συνεχίζει να αυξάνει. Προς το τέλος της περιόδου, αρχίζει να παρατηρείται στα στομαχικά περιεχόμενα βιομηχανική τροφή και μαζί με αυτήν ναύπλιοι *Artemia sp.* (Εικ. 27-2B, 27-2Γ).

Το διάστημα μεταξύ 34^{ης} και 41^{ης} ημέρας, το ποσοστό λίπους στο συκώτι αυξάνει συνεχώς ($P < 0,05$) ενώ στα στομαχικά περιεχόμενα επικρατεί η βιομηχανική τροφή αλλά παρατηρούνται και μικρές ποσότητες ναυπλίων *Artemia sp.*.

Τέλος, από την 41^η έως την 44^η ημέρα (6^η περίοδος), η τιμή του ποσοστού στο συκώτι διατηρείται σταθερή και σε υψηλά επίπεδα (Εικ. 27-3A). Από την ανάλυση των στομαχικών περιεχομένων προκύπτει ότι η ποσότητα της βιομηχανικής τροφής αυξάνεται ενώ μειώνεται συνεχώς ο αριθμός των ναυπλίων *Artemia sp.* (Εικ. 27-3B, 27-3Γ). Παρατήρηση της συμπεριφοράς των νυμφών έδειξε ότι σταματούσαν την οποιαδήποτε κατανάλωση ξηρής τροφής κατά την χορήγηση των ναυπλίων *Artemia Sp.*. Σε διάστημα 1 ώρας όλοι οι ναυπλίοι *Artemia sp.* είχαν καταναλωθεί. Μετά το πέρας αυτού του χρονικού διαστήματος τα ψάρια άρχιζαν πάλι να καταναλώνουν ξηρή βιομηχανική τροφή.



Εικόνα 27. Κατά μήκος τομές νυμφών συναγρίδας την 27^η, 34^η, 45^η ημέρα εκτροφής. (Α) συκώτι, (Β) τμήματα του πεπτικού συστήματος με τις διάφορες τροφές που υπάρχουν μέσα σε αυτό και (Γ), σε μεγαλύτερη μεγέθυνση ο τύπος των τροφών που βρέθηκε σε κάθε περίπτωση στο στομάχι. Art = *Artemia Sp.*, St = στομάχι και AF = βιομηχανική τροφή. Οι μπάρες αντιστοιχούν σε διαστήματα 0,05 mm (Α) και 0,2 mm (Β και Γ).

2.3.5. Συγκριτική οντογένεση πεπτικού συστήματος

Χρονική ταύτιση μεταξύ των τριών ειδών παρατηρήθηκε μόνο ως προς τη στιγμή που πραγματοποιείται το άνοιγμα του στόματος και της έδρας και η εμφάνιση του συκωτιού (Πιν. 7). Σε όλες τις άλλες περιπτώσεις, τουλάχιστον σε ένα από τα τρία είδη παρουσιάστηκε διαφοροποίηση.

Ειδικότερα, ο **κρανιός** εμφανίζει ταχύτερη ανάπτυξη σε σχέση με τα άλλα δύο είδη που μελετήθηκαν στα εξής όργανα του πεπτικού συστήματος:

- Στους γευστικούς κάλυκες, που πρωτοεμφανίζονται σε 114 βαθμοημέρες (4^η ημέρα), μετά στην συναγρίδα (265 βαθμοημέρες ή 12^η ημέρες) και τελευταία στο μαγιάτικο (327 βαθμοημέρες ή 13^η ημέρα).
- Στις πτυχές του οισοφάγου, που πρωτοεμφανίζονται σε 91 βαθμοημέρες (3^η ημέρα), στην συνέχεια στην συναγρίδα (137 βαθμοημέρες ή 6^η ημέρα) και τέλος στο μαγιάτικο (162 βαθμοημέρες ή 6^η ημέρα).
- Στα κύτταρα παραγωγής βλέννης του οισοφάγου, που πρωτοεμφανίζονται σε 91 βαθμοημέρες (3^η ημέρα), στην συνέχεια, ακολουθεί η συναγρίδα (158 βαθμοημέρες ή 7^η ημέρα) και τέλος το μαγιάτικο (162 βαθμοημέρες ή 6^η ημέρα).
- Στα «rodlet cells» στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου, που εμφανίζονται μόνο στον κρανίο σε 361 βαθμοημέρες (15^η ημέρα) και στην συναγρίδα (392 βαθμοημέρες ή 18^η ημέρα) και όχι στο μαγιάτικο.
- Στα κενοτόπια στο μεσαίο τμήμα του έντερου, που εμφανίζονται μόνο στον κρανίο σε 464 βαθμοημέρες (20^η ημέρα) και στο μαγιάτικο (513 βαθμοημέρες ή 21^η ημέρα) ενώ δεν παρατηρούνται στην συναγρίδα.
- Στα πυλωρικά τυφλά, που εμφανίζονται σε 404 βαθμοημέρες (17^η ημέρα), στην συνέχεια στην συναγρίδα (434 βαθμοημέρες ή 20^η ημέρα) και τέλος στο μαγιάτικο (513 βαθμοημέρες ή 21^η ημέρα).

Η **συναγρίδα** εμφανίζει ταχύτερη εμφάνιση στα εξής όργανα του πεπτικού συστήματος σε σχέση με τα άλλα δύο είδη που μελετήθηκαν:

- Στα φαρυγγικά δόντια που εμφανίζονται σε 137 βαθμοημέρες (8^η ημέρα) ακολουθεί ο κρανιός (160 βαθμοημέρες, αλλά σε μικρότερη όμως μέρα εκτροφής την 6^η ημέρα) και τέλος στο μαγιάτικο (327 βαθμοημέρες ή 13^η ημέρα).
- Στο στομάχι χαρακτηριστικό είναι ότι μόνο στην συναγρίδα παρατηρούνται «rodlet cells» σε 223 βαθμοημέρες ή 10^η ημέρα εκτροφής.
- Στα «rodlet cells» στο μεσαίο τμήμα του εντέρου όπου εμφανίζονται μόνο στην συναγρίδα σε 223 βαθμοημέρες (10^η ημέρα) και στον κρανίο (274 βαθμοημέρες ή 11^η ημέρα) και δεν εμφανίζονται στο μαγιάτικο.
- Στα «goblet cells» στο μεσαίο τμήμα του εντέρου που αρχικά εμφανίζονται την σε 223 βαθμοημέρες (10^η ημέρα), στην συνέχεια στον κρανίο (274

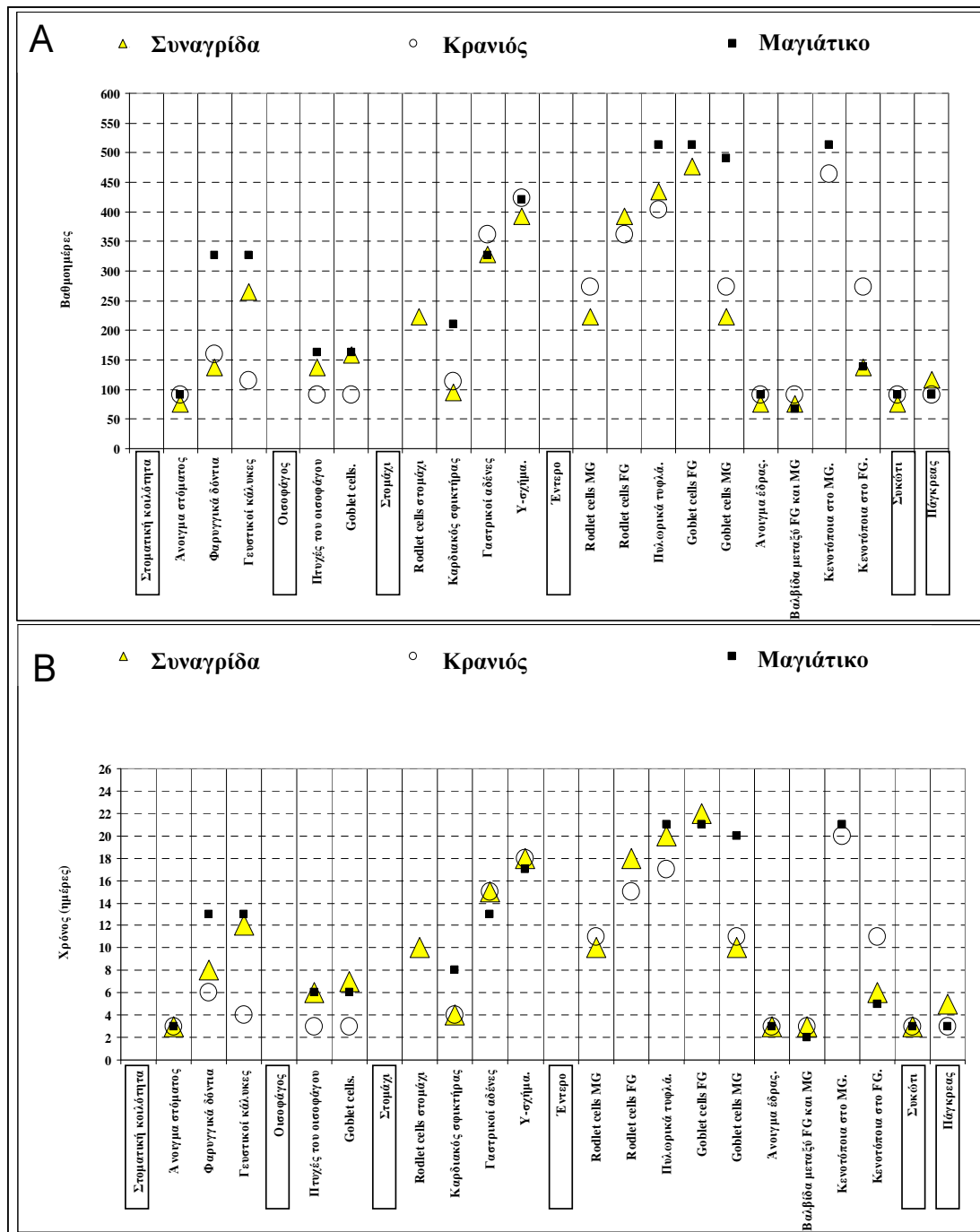
βαθμοημέρες ή 11^η ημέρα) και τέλος στο μαγιάτικο (490 βαθμοημέρες ή 20^η ημέρα).

- Στα κενोटόπια στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου που πρωτοεμφανίζονται στην συναγρίδα σε 137 βαθμοημέρες (6^η ημέρα), ενώ ακολουθεί το μαγιάτικο την (138 βαθμοημέρες ή 5^η ημέρα) και μετά ο κρανιός (274 βαθμοημέρες ή 11^η ημέρα).
- Το τελικό Y-σχήμα του στομάχου στην συναγρίδα διαμορφώνεται σε 392 βαθμοημέρες (18^η ημέρα), μετά στο μαγιάτικο (420 βαθμοημέρες ή 17^η ημέρα) και τέλος στον κρανιό (424 βαθμοημέρες ή 18^η ημέρα).

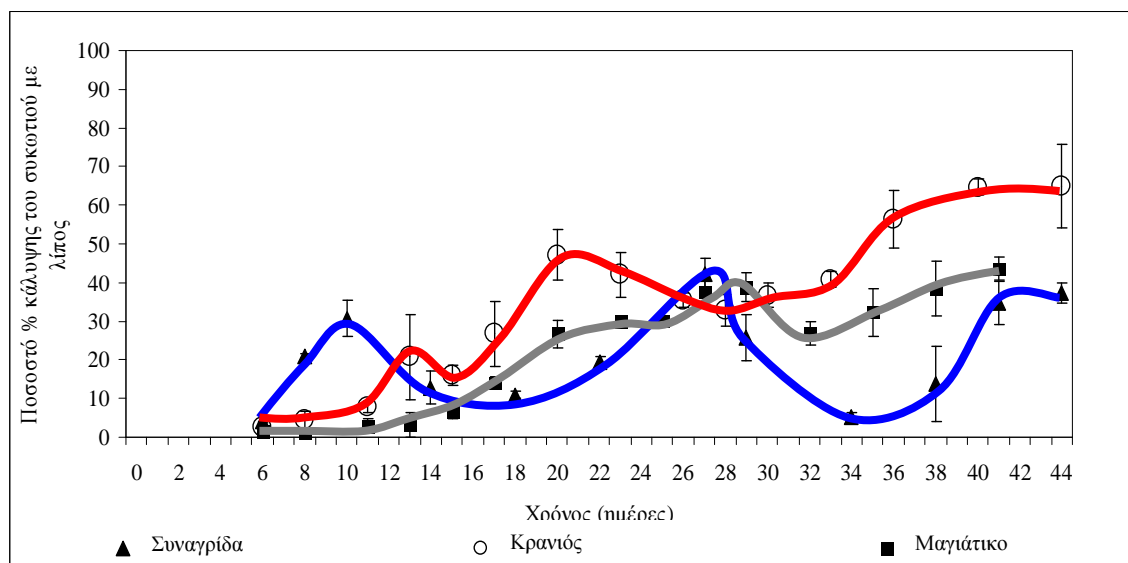
Στο μαγιάτικο εμφανίζεται ταχύτερη εμφάνιση στα εξής όργανα του πεπτικού συστήματος σε σχέση με τα άλλα δύο είδη που μελετήθηκαν:

- Στους γαστρικούς αδένες που εμφανίζονται περίπου σε ίδιες βαθμοημέρες στο μαγιάτικο και στην συναγρίδα (σε 327 και 328 αντίστοιχα) αλλά όμως σε διαφορετικές ημέρες εκτροφής (13^η στο μαγιάτικο και 15^η ημέρα στην συναγρίδα). Στον κρανιό οι γαστρικοί αδένες εμφανίζονται σε 361 βαθμοημέρες (15^η ημέρα).
- Στα «goblet cells» στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου που εμφανίζονται μόνο στο μαγιάτικο σε 513 βαθμοημέρες (21^η ημέρα) και στη συναγρίδα (477 βαθμοημέρες ή 22^η ημέρα), ενώ αντίθετα δεν παρατηρούνται στον κρανιό.

Πίνακας 7. Συγκριτική οντογένεση. Εμφάνιση ανά θερμοκρασιακή βαθμομέρα (A) και ημέρα εκτροφής (B) των κύριων δομών του πεπτικού συστήματος που μελετήθηκαν και στα τρία είδη αντίστοιχα. MG = μεσαίο τμήμα του εντέρου, FG = οπίσθιο τμήμα του εντέρου, goblet cells = κύτταρα παραγωγής βλέννας.



2.3.6. Συγκριτικά αποτελέσματα της εξέλιξης του ποσοστού λίπους στο συκώτι.



Εικόνα 28. Συγκριτικά αποτελέσματα της εξέλιξης του ποσοστού λίπους στο συκώτι κατά την διάρκεια της εκτροφής των τριών ειδών. Με κόκκινη γραμμή παρουσιάζεται η μεταβολή στον κρανιό, με γρι στο μαγιάτικο και με μπλε στην συναγρίδα.

Και στα τρία είδη παρατηρήθηκαν έντονες μεταβολές στην πορεία του χρόνου όσον αφορά το ποσοστό του λίπους στο συκώτι που στις περισσότερες των περιπτώσεων διέφερε στατιστικά σημαντικά μεταξύ των τριών διαφορετικών ειδών (Εικ. 28).

Πίνακας 8. Συγκριση των διατροφικών πρωτοκόλλων που ακολουθήθηκαν και προτίμηση από το κάθε είδος αντίστοιχα. Με το γραμματικό σύμβολο (X) παρουσιάζεται ο τύπος τροφής που εντοπίστηκε στο στομαχικό περιεχόμενο και στα τρία είδη ανάλογα με το πρωτόκολλο που ακολουθήθηκε σε κάθε είδος αντίστοιχα. Με το γραμματικό σύμβολο (o) στην γραμμή που αντιστοιχεί στα Τροχόζωα στο μαγιάτικο υποδηλώνεται η διάρκεια εμφάνισης των αδιευκρίνιστων δομών που εντοπίστηκαν στο στομαχικό περιεχόμενο. Η 6^η ημέρα είναι η πρώτη μέρα συνδυαστικής μελέτης εναπόθεσης λίπους στο συκώτι και σύγκρισης με το στομαχικό περιεχόμενο στις νύμφες και στα τρία είδη.

	Ημέρες εκτροφής																																																			
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44							
Κρανιός																																																				
Φυτοπλακτόν																																																				
Τροχόζωα							X	X	X	X																																										
Artemia 5ηη							X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X			
Βιομηχανική τροφή																																																				
Κοπήποδα																																																				
Μαγιάτικο																																																				
Φυτοπλακτόν																																																				
Τροχόζωα							o	o	o	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Artemia 5ηη																																																				
Βιομηχανική τροφή																																																				
<i>P. erythrinus</i> (νύμφες)																																																				
<i>Spartus aurata</i> (αυγά)																																																				
Συναγρίδα																																																				
Φυτοπλακτόν																																																				
Τροχόζωα							X	X	X	X	X																																									
Artemia 5ηη							X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		
Βιομηχανική τροφή																																																				
Ενυδατωμένη τροφή																																																				

Και τα τρία είδη έδειξαν διαφορετική ανταπόκριση στους κοινούς τύπους τροφής που εμπριέχονται σε κάθε πρωτόκολλο διατροφής (Πιν. 8). Όσον αφορά τα Τροχόζωα, τόσο ο κρανιός όσο και η συναγρίδα έδειξαν γρήγορη ανταπόκριση καταναλώνοντας από νωρίς μεγάλες ποσότητες. Αντίθετα, το μαγιάτικο καθυστέρησε και άρχισε να τα καταναλώνει 6 ημέρες μετά από την έναρξη της χορήγησης τους..

Μικρή καθυστέρηση (μιας ημέρας) στην κατανάλωση των ναυπλίων *Artemia sp.* παρατηρήθηκε στον κρανιό και την συναγρίδα. Αντίθετα, στο μαγιάτικο η κατανάλωση ναυπλίων *Artemia sp.* πραγματοποιήθηκε πέντε μέρες μετά από την χορήγηση της.

Σημαντική καθυστέρηση παρουσιάστηκε και στα τρία είδη στην κατανάλωση της βιομηχανικής τροφής. Ο κρανιός άρχισε να την καταναλώνει 8 ημέρες μετά την πρώτη χορήγησή της, η συναγρίδα σε 18 ημέρες και το μαγιάτικο σε 20.

Όσον αφορά τους άλλους τύπους τροφής (Κωπήποδα) που τυχαία εμφανίστηκαν κατά την εκτροφή του κρανιού ή σκόπιμα χορηγήθηκαν στο μαγιάτικο (νύμφες λυθρινιού, αυγά τσιπούρας) και τη συναγρίδα, (ενυδατωμένη βιομηχανική

τροφή), μόνο τα Κωπήποδα εντοπίστηκαν μετά από την ανάλυση του στομαχικού περιεχομένου στον κρανιό.

2.4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Ο μεσόκοσμος αποτελεί ένα σύστημα εκτροφής πρώιμων σταδίων ψαριών που πλεονεκτεί σε σχέση με άλλα όταν πρόκειται να χρησιμοποιηθεί για την εκτροφή νέων ειδών ψαριών. Αυτό οφείλεται στο γεγονός ότι εξασφαλίζει τη βέλτιστη προσέγγιση των φυσικών συνθηκών (Divanach and Kentouri, 2000; Koumoundouros et al., 2004), κυρίως σε ότι αφορά την ποικιλότητα και την επάρκεια μιας ενδογενούς τροφικής αλυσίδας η/και την διατήρηση της ποιότητας ζωντανής τροφής εξωγενούς προέλευσης (Papandroulakis et al., 2004). Η ποικιλία των οργανισμών που αναπτύσσονται μέσα στο σύστημα αυτό σε συνδυασμό με την δυνατότητα προσθήκης εξωγενούς τροφής το καθιστά πολυδύναμο και πολύ αποδοτικό σε σύγκριση με την θάλασσα. Επιπλέον, μειώνει το διατροφικό στρες που πολλές φορές εποχιακά μπορεί να συμβαίνει στην φύση από την έλλειψη κάποιου τύπου τροφής.

Αύξηση

Για τον κρανίο δεν υπάρχουν άλλες μελέτες που να παρουσιάζουν το ρυθμό αύξησης του σε συνθήκες εκτροφής αλλά, φαίνεται ότι είναι ένα είδος με σχετικά υψηλούς ρυθμούς αύξησης συγκρινόμενο με άλλα είδη που έχουν εκτραφεί με την ίδια τεχνολογία στις ίδιες περίπου θερμοκρασίες. Για παράδειγμα, το μυλοκόπι *Umbrina cirrosa* ίδιας οικογένειας με τον κρανίο φτάνει τα 32 ± 2 mm μήκος σε 41 ημέρες (Zaiss et al., 2006) ενώ ο κρανιός, στην ίδια θερμοκρασία με το ίδιο σύστημα εκτροφής, έφτασε στην παρούσα εργασία, το ίδιο διάστημα, τα $43,7 \pm 1,94$ mm.

Τα αποτελέσματα αύξησης των νυμφών της συναγρίδας είναι σε συμφωνία με αυτά που αναφέρονται από τους Koumoundouros et al., (2004) με το ίδιο σύστημα εκτροφής. Οι μελετητές Giménez και Estévez (2008) σε εκτροφή νυμφών συναγρίδας υπό συνθήκες μεσοκόσμου και εντατικού εκκολαπτηρίου σύμφωνα με την μεθοδολογία που προηγουμένως είχε αναπτυχθεί από άλλους μελετητές, (μεσόκοσμο (Divanach and Kentouri, 2000) και εντατικό (Basurco and Larrazabal, 2000)), σε θερμοκρασία αντίστοιχη με αυτή της παρούσας μελέτης, δεν βρήκαν στατιστικά σημαντική διαφορά στους ρυθμούς αύξησης των ψαριών. Όμως από τις κλίσεις των καμπυλών αύξησης, οι συγγραφείς προβλέπουν ταχύτερη ανάπτυξη στον μεσόκοσμο από ότι στα εντατικά συστήματα για τα μετέπειτα στάδια του νεαρού ιχθυδίου. Σε πειραματική εκτροφή, με διαφορετικό διατροφικό πρωτόκολλο και χαμηλότερη θερμοκρασία εκτροφής (16-20°C), η αύξηση που παρατηρήθηκε από

τους (Santamaría et al., 2004) ήταν μικρότερη, παρουσιάζοντας την 30^η ημέρα συνολικό μήκος για τις νύμφες της συναγρίδας περίπου 10 mm, αντί των 20 mm που επετεύχθησαν στην παρούσα εργασία για την ίδια ημέρα. Επίσης, σε ακόμη μια διαφορετική πειραματική εκτροφή που διεξήγαγαν οι Crespo et al. (2001), σε διάστημα 36 ημερών το μέσο συνολικό μήκος έφτασε σε 15,7 mm σε αντίθεση με το συνολικό μήκος των 20 mm που εμφάνισαν οι νύμφες της συναγρίδας την 35^η ημέρα στην παρούσα εργασία.

Τα αποτελέσματα της αύξησης του μαγιάτικου είναι σε συμφωνία με αυτά που παρουσιάζονται σε παρόμοια εκτροφή που πραγματοποιήθηκε με το ίδιο σύστημα εκτροφής (Papandroulakis et al., 2005). Επίσης, στην ίδια εργασία αναφέρεται ότι ο ρυθμός αύξησης κατά το χρονικό διάστημα που το πρωτόκολλο εκτροφής εμπεριείχε Τροχόζωα και ναυπλίους *Artemia sp.* (έως την 18^η ημέρα) ήταν μικρότερος σε σχέση με τα μετέπειτα αναπτυξιακά στάδια, που είναι σε συμφωνία με τα αποτελέσματα της παρούσας της μελέτης.

Οντογένεση πεπτικού συστήματος

Η συναγρίδα, ο κρανιός και το μαγιάτικο κατά την εκκόλαψη παρουσιάζουν ένα αδιαφοροποίητο και μη αναπτυγμένο πεπτικό σύστημα. Στην εκκόλαψη, ο πεπτικός σωλήνας είναι ευθύς και αδιαφοροποίητος και είναι τοποθετημένος ραχιαία του λεκιθικού σάκου, χωρίς διαμορφωμένο στόμα και έδρα. Η περιγραφή αυτή είναι σε συμφωνία με αντίστοιχες μελέτες που έγιναν και σε άλλα είδη τελεόστεων ιχθύων όπως το μυλοκόπι (Zaiss et al., 2006), η συναγρίδα (Santamaria et al., 2004), το Spotted sand bass, *Paralabrax maculatofasciatus* (Peña et al., 2003), το φαγκρί *Pagrus pagrus* (Roo et al., 1999b), ή τσιπούρα (Sarasquete et al., 1995), η γλώσσα *Solea solea* (Boulhic and Gabaudan, 1992) και το λαυράκι *Dicentrarchus labrax* (Beccaria et al., 1991). Πριν από την 3^η ημέρα και στα τρία είδη η διατροφή στηρίζεται αποκλειστικά στην απορρόφηση των θρεπτικών στοιχείων του λεκιθικού σάκου και της σταγόνας λιπιδίου μέσω του συγκυτίου. Το συγκύτιο δημιουργείται στην φάση της επιβολής, (Heming and Buddington, 1988) και αποτελεί την δομή που αφομοιώνει το υλικό του λεκιθικού σάκου και της σταγόνας ελαίου (Balon, 1986; Diaz et al., 2002; Heming and Buddington, 1988). Η γρήγορη απορρόφηση του λεκιθικού σάκου είναι αποτέλεσμα της ενδοκυτταρικής αυτής δραστηριότητας του συγκυτίου, του οποίου η λειτουργία υποβοηθάται από την κυκλοφορία του αίματος που αρχίζει με την έναρξη της καρδιακής λειτουργίας (Rønnestad et al., 1992).

Άνοιγμα στοματικής κοιλότητας και έδρας

Το άνοιγμα της στοματικής κοιλότητας και της έδρας αποτελεί μια από τις κυριότερες αλλαγές του πεπτικού συστήματος. Συμβαίνει και στα τρία είδη σε σύντομο χρονικό διάστημα σε τρεις μόλις μέρες από την εκκόλαψη, υποδηλώνοντας έτσι την ταχεία προετοιμασία του συστήματος αυτού για την εισαγωγή των νυμφών στο ετερότροφο στάδιο. Την ίδια χρονική στιγμή είναι ορατή μια πρώτη μορφολογική διαφοροποίηση με την εμφάνιση του σφικτήρα που διαφοροποιεί το μεσαίο και το οπίσθιο τμήμα του εντέρου, γεγονός που φαίνεται ότι συμβαίνει στα περισσότερα θαλάσσια είδη ψαριών (Boulhic and Gabaudan, 1992; Gisbert et al., 2004; Iwai and Tanaka, 1968; Mai et al., 2005; Santamaria et al., 2004; Sarasquete et al., 1995; Stroband et al., 1979; Stroband and Kroon, 1981).

Στον κρανίο, για μικρό χρονικό διάστημα (2-3 ημέρες) συνυπάρχει η ενδοτροφία και η εξωτροφία αφού υπάρχει το συγκύτιο και συγχρόνως εντοπίζονται Τροχόζωα (την 3^η ημέρα) στον πεπτικό σωλήνα. Η καθυστέρηση μιας μέρας που παρατηρείται για να εμφανιστούν τα Τροχόζωα σε ποσοστό 100% (την 4^η ημέρα) στο πεπτικό σωλήνα των νυμφών του κρανίου μετά την αρχική χορήγηση τροφής την 3^η ημέρα πιθανώς να οφείλεται στην διαδικασία μάθησης της σύλληψης της τροφής (Roo et al., 1999b).

Φαρυγγικά δόντια

Η ταχύτερη εμφάνιση στο κρανίο των φαρυγγικών δοντιών (6^η ημέρα), σε σχέση με την συναγρίδα (8^η ημέρα) και το μαγιάτικο (13^η ημέρα), συνδέεται άμεσα με την ικανότητα του είδους να ξεκινά πιο γρήγορα την ετερότροφη φάση της ζωής του (Abol-Munafi et al., 2006). Η ταχεία ανάπτυξη σε αριθμό και σε μέγεθος των φαρυγγικών δοντιών υποδηλώνει την περαιτέρω δυνατότητα για μια αρχική μηχανική επεξεργασία (σύνθλιψη) των τροχόζωων που καταναλώνουν, βοηθώντας έτσι την διαδικασία πέψης τους (Luizi et al., 1999). Ο χρόνος εμφάνισης των φαρυγγικών δοντιών εξαρτάται από το είδος. Σε συγγενικό είδος του μαγιάτικου, στο yellowtail kingfish (*Seriola lalandi*), εμφανίζονται την 8^η ημέρα (Chen et al., 2006). Στην συναγρίδα, η εμφάνιση των φαρυγγικών δοντιών την 8^η ημέρα είναι σε συμφωνία με αντίστοιχη μελέτη για το ίδιο είδος (Santamaria et al., 2004).

Γευστικοί κάλυκες

Η ταχύτερη εμφάνιση των πρώτων γευστικών καλύκων στον κρανιό (4^η ημέρα), σε σχέση με την συναγρίδα (12^η ημέρα) και το μαγιάτικο (13^η ημέρα), συνδέεται και με ταχύτερη ικανότητα γεύσης άρα και δοκιμής - επιλογής της τροφής. Η εμφάνιση των γευστικών καλύκων φαίνεται να ποικίλει σημαντικά από είδος σε είδος. Στο Marble goby *Oxyeleotris marmoratus* οι γευστικοί κάλυκες εμφανίζονται την 3^η ημέρα (Abol-Munafi et al., 2006), στο μυλοκόπι (Zaiss et al., 2006) και το yellowtail kingfish (Chen et al., 2006) την 8^η, και στο Spotted sand bass την 10^η ημέρα (Peña et al., 2003). Οι Santamaría et al. (2004) αναφέρουν εμφάνιση των γευστικών καλύκων στην συναγρίδα την 14^η ημέρα (δύο μέρες μετά), αλλά την ίδια βαθμοημέρα σε σχέση με την παρούσα μελέτη. Οι γευστικοί κάλυκες εμφανίζονται περισσότεροι και πιο λειτουργικοί καθώς οι λάβρες αναπτύσσονται, αλλά τόσο ο αριθμός τους όσο και η θέση τους σχετίζονται με τις διατροφικές συνήθειες των ψαριών (Appelbaum et al., 1983; Twongo and MacCrimmon, 1977).

Οισοφάγος

Η εμφάνιση των κυττάρων παραγωγής βλέννας στον οισοφάγο όπως έχει παρατηρηθεί και σε άλλα είδη γίνεται στο χρονικό διάστημα που ανοίγει η στοματική κοιλότητα (Petrinec et al., 2005). Τα κύτταρα παραγωγής βλέννας και οι πτυχές που διαμορφώνονται πάνω στα τοιχώματα του οισοφάγου, παρατηρούνται πρώτα στον κρανιό (3^η ημέρα) και μετά στο μαγιάτικο και την συναγρίδα (6^η και 7^η ημέρα αντίστοιχα). Αυτό αποτελεί πλεονέκτημα για τον κρανιό γιατί τα κύτταρα παραγωγής βλέννας συντελούν στο να παράγεται από πολύ νωρίς ένα σημαντικό στρώμα βλέννας, το οποίο προστατεύει το υπάρχον επιθήλιο από τραυματισμούς και βακτηριακές μολύνσεις (Humbert et al., 1984). Επίσης, τα κύτταρα παραγωγής βλέννας διευκολύνουν και την διαδικασία της κατάποσης της τροφής και την πορεία της προς το στομάχι, αφού η βλέννα που παράγουν λειτουργεί ως λιπαντική ουσία στον οισοφάγο (Abol-Munafi et al., 2006; Kapoor et al., 1976). Σε τελική φάση, αφού πλέον έχουν σχηματιστεί και οι γαστρικοί αδένες στο στομάχι, η παρουσία της βλέννας που παράγουν τα κύτταρα παραγωγής βλέννας προστατεύει τον βλεννογόνο από την πρωτεολυτική διάσπασή του εξουδετερώνοντας την οξύτητα των εκκρίσεων του στομάχου που σε πιθανή κατάσταση παλινδρόμησης περάσουν από τον καρδιακό σφικτήρα προς τον οισοφάγο (Scocco et al., 1996; Smith, 1989).

Η εμφάνιση στον κρανιό, κατά το ίδιο χρονικό διάστημα, των πτυχών στα τοιχώματα του οισοφάγου, διευκολύνει περισσότερο την κατάποση της τροφής σε

σύγκριση με το μαγιάτικο και την συναγρίδα, των οποίων οι πτυχές αναπτύσσονται τρεις ημέρες αργότερα (6^η ημέρα). Η πτύχωση του οισοφάγου υποδηλώνει επιπρόσθετη δυνατότητα μηχανικής διαστολής του, δηλαδή περαιτέρω διευκόλυνση στη μετάβαση της τροφής προς το στομάχι (Diaz et al., 2008) αλλά και δυνατότητα για κατανάλωση τροφής μεγαλύτερων διαστάσεων. Η ανάπτυξη των πτυχών του οισοφάγου έχει συνδεθεί με την έναρξη της ετερότροφης φάσης και στο Haddock *Melanogrammus aeglefinus* (Hamlin et al., 2000).

Στομάχι

Οι γαστρικοί αδένες στο μαγιάτικο εμφανίζονται την 13^η ημέρα, δηλαδή δύο μέρες πιο νωρίς από τον κρανιό και την συναγρίδα (15^η ημέρα). Η εμφάνιση των γαστρικών αδένων υποδηλώνει ότι το στομάχι είναι λειτουργικά έτοιμο (Stroband and Kroon, 1981) για να συνεισφέρει στην εξωκυτταρική πέψη της τροφής με την έκκριση υδροχλωρικού οξέως και ένζυμων, κυρίως πεψίνης (Zaiss et al., 2006). Όμως, η εμφάνιση των γαστρικών αδένων δεν σηματοδοτεί και την έναρξη της λειτουργίας τους, η οποία μπορεί να καθυστερήσει κάποιες ημέρες (Zaiss et al., 2006). Έτσι, στο σαργό *Diplodus sargus* αν και οι γαστρικοί αδένες εμφανίζονται την 20^η ημέρα (Cara et al., 2003) το στομάχι είναι πλήρως λειτουργικό μετά την 30^η ημέρα (Ortiz-Delgado et al., 2003). Το λειτουργικό στομάχι συνεισφέρει περισσότερο στην εξωκυτταρική πέψη της τροφής. Η πινοκύτωση και η ενδοκυτταρική πέψη των πρωτεϊνών στο έντερο είναι λιγότερο αποτελεσματικές από ότι η εξωκυτταρική πέψη των πρωτεϊνών σε αμινοξέα και στη συνέχεια η ενεργητική μεταφορά τους κατά μήκος του κυτταρικού πρωτοπλάσματος των εντερικών κυττάρων (Gardner, 1984). Για παράδειγμα, είναι ευκολότερη η απορρόφηση μικρών μορίων ελεύθερων αμινοξέων, που προέρχονται από πρωτεΐνες που υπέστησαν υδρόλυση από ένα λειτουργικό στομάχι όπου οι πεψίνες πλέον δρουν σε όξινο περιβάλλον, από την πέψη ολόκληρων πρωτεϊνών, που αναγκαστικά μέσω της πινοκύτωσης θα απορροφηθούν και θα αποδομηθούν με την διαδικασία της ενδοκυτταρικής πέψης (Segner et al., 1994). Η εξωκυτταρική πέψη δίδει την δυνατότητα στον οργανισμό να καταναλώνει ένα μεγαλύτερο εύρος τροφών (Segner et al., 1994). Επίσης, η εξωκυτταρική πέψη παρέχει και την δυνατότητα στις νύμφες να απορροφήσουν μεγαλύτερες ποσότητες τροφών ώστε να καλύψουν τις αυξανόμενες ενεργειακές τους ανάγκες που προκύπτουν από την αύξηση του σώματος τους (Zaiss et al., 2006).

Η διαμόρφωση του στομαχιού σε Y-σχήμα, που αυξάνει την χωρητικότητα σε τροφή και η παρουσία των γαστρικών αδένων, αποτελούν ένα καθοριστικό σημείο μορφολογικής διαφοροποίησης του πεπτικού συστήματος που μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως δείκτης για την διαδικασία έναρξης της αποκοπής από την ζωντανή τροφή και την μετάβαση στην ξηρού τύπου τροφή (Segner et al., 1993; Verreth et al., 1992). Οι λειτουργικοί γαστρικοί αδένες αυξάνουν την ικανότητα πέψης των τροφών από τα ψάρια και ο χρόνος εμφάνισης τους εξαρτάται επίσης από το είδος (Chen et al., 2006). Στα είδη που δεν εμφανίζουν μεγάλους ρυθμούς αύξησης, η εμφάνιση των γαστρικών αδένων γίνεται αργότερα. Έτσι στο Yellowtail flounder *Pleuronectes ferruginea* εμφανίζονται την 36^η ημέρα (Baglolle et al., 1997) και στην τσιπούρα την 60^η (Elbal et al., 2004). Αντιθέτως, στα είδη που παρουσιάζουν πολύ μεγάλους ρυθμούς ανάπτυξης η εμφάνιση των γαστρικών αδένων γίνεται πιο γρήγορα, αφού την 16^η ημέρα είναι ορατοί στο Spotted sand bass (Pena et al., 2003), την 11^η ημέρα στον τόνο *Thunnus thynnus* (Kaji et al., 1996), την 15^η ημέρα στο yellowtail kingfish (Chen et al., 2006) την 14^η ημέρα στο μυλοκόπι (Zaiss et al., 2006) και την 6^η ημέρα στο κόμπια *Rachycentron canadum* (προσωπικά αδημοσίευτα δεδομένα).

Έντερο

Και στα τρία είδη παρατηρείται στο έντερο μια γρήγορη (από την 3^η ημέρα) διαφοροποίηση χάρις στην παρουσία του εντερικού σφικτήρα που το διαιρεί στο μεσαίο και το οπίσθιο τμήμα. Αυτή η τμηματοποίηση του εντέρου πραγματοποιείται κατά την μετάβαση από το αυτότροφο στο ετερότροφο στάδιο και συνδέεται χρονικά με το άνοιγμα του στόματος (Elbal et al., 2004). Έχει παρατηρηθεί ότι συμβαίνει την ίδια περίοδο στην τσιπούρα (Elbal et al., 2004), στο Green sturgeon *Acipenser medirostris* (Gisbert and Doroshov, 2003), στο Turbot *Scophthalmus maximus* (Segner et al., 1994) και στο λαυράκι (García Hernández et al., 2001b).

Η ταχεία αύξηση του μήκους του εντέρου, με την πρώτη του περιέλιξη να δημιουργείται ήδη στον κρανίο και το μαγιάτικο την 3^η και 4^η ημέρα αντίστοιχα και στην συναγρίδα την 5^η ημέρα, βοηθάει τόσο στην αύξηση της παραμονής της τροφής στο χώρο του εντέρου, όσο και στην βελτίωση των διαδικασιών πέψης και απορρόφησης από αυτό. Ταυτόχρονα όμως η παρουσία της εντερικής βαλβίδας (3^η ημέρα και στα τρία είδη), μεταξύ του προσθίου και οπισθίου τμήματος του εντέρου, προκαλεί χωρικό περιορισμό των ενζύμων (Kowalska et al., 2006; Pedersen and Hjelmeland, 1988) που έχει σαν επακόλουθο την αύξηση της συγκέντρωσης τους και

την αποτελεσματικότερη δράση τους πάνω στην τροφή. Η σύγχρονη ανάπτυξη των λαχνών του εντέρου, ιδιαίτερα στο οπίσθιο τμήμα, από την 2^η με 3^η ημέρα και στα τρία είδη, φανερώνει αύξηση της απορροφητικής επιφάνειας του εντέρου. Το οπίσθιο τμήμα αναφέρεται ότι είναι πιο λειτουργικό κατά τα αρχικά αναπτυξιακά στάδια (πριν από την εμφάνιση του λειτουργικού στομαχιού) σε σχέση με τα άλλα τμήματα, όσον αφορά στην απορρόφηση των τροφών (Ostaszewska, 2005). Η μεγαλύτερη λειτουργικότητα του οπίσθιου τμήματος του εντέρου σε σχέση με το υπόλοιπο έντερο επιβεβαιώνεται και με την παρουσία κενοδοπίων σε αυτό το τμήμα η οποία έγινε ορατή και στα τρία είδη σε δύο χρονικές περιόδους. Η πρώτη περίοδος εμφάνισης των κενοδοπίων στο οπίσθιο τμήμα ήταν ταχύτερη στον κρανίο (3^η έως την 5^η ημέρα), ενώ στο μαγιάτικο και στην συναγρίδα καθυστέρησε 2 (5^η έως 6^η ημέρα) και 3 ημέρες αντίστοιχα (6^η έως την 8^η ημέρα) και πραγματοποιήθηκε αμέσως μετά την έναρξη του ετερότροφου σταδίου. Η πρώτη εμφάνιση των κενοδοπίων κατά την έναρξη της διατροφής των νυμφών συνδέεται με την πινοκύττωση των πρωτεϊνών από τα εντερικά κύτταρα του οπίσθιου τμήματος του εντέρου (Iwai and Tanaka, 1968), οι οποίες πρωτεΐνες στην συνέχεια αφομοιώνονται ενδοκυτταρικά. Η δεύτερη περίοδος εμφάνισης των κενοδοπίων στον κρανίο (11^η έως την 33^η ημέρα) και το μαγιάτικο (9^η έως 41^η ημέρα) 4-5 ημέρες πριν από την εμφάνιση των γαστρικών αδένων συνδέεται επίσης με την πινοκυτταρική δραστηριότητα των εντερικών κυττάρων (Deplano et al., 1991; Kurokawa et al., 1996; Watanabe, 1984b) και υποδηλώνει την χαμηλή πρωτεολυτική δραστηριότητα τους κατά τα αναπτυξιακά αυτά στάδια (Rojas and Rønnestad, 2003). Όμως είναι δυνατόν να υπάρξει παρουσία κενοδοπίων στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου και μετά την εμφάνιση των γαστρικών αδένων (Watanabe, 1984a). Η εμφάνιση των γαστρικών αδένων δεν συνδέεται με την άμεση λειτουργική ικανότητα αυτών αλλά μπορεί να παρουσιάσουν και καθυστέρηση όπως προαναφέρθηκε (Zaiss et al., 2006). Η μείωση τόσο του αριθμού όσο και του μεγέθους των κενοδοπίων στο οπίσθιο τμήμα του είναι αποτέλεσμα της έναρξης της εξωκυτταρικής πέψης των πρωτεϊνών λόγω της ανάπτυξης των γαστρικών αδένων (Chen et al., 2006; Gisbert et al., 2004) και των ενζύμων που προάγουν την εξωκυτταρική πέψη (Gordon and Hecht, 2002).

Στο μεσαίο τμήμα του εντέρου τα πρότυπα μεταβολής των κενοδοπίων λίπους ήταν διαφορετικά στα τρία είδη. Στον κρανίο εμφανίστηκαν νωρίς (17^η έως 20^η ημέρα), στο μαγιάτικο αργότερα (21^η έως 41^η ημέρα) και είχαν μεγαλύτερη διάρκεια ενώ στην συναγρίδα παρουσιάστηκαν σε τρεις διαφορετικές περιόδους (από 10^η έως

14^η ημέρα, στην συνέχεια 27^η-30^η ημέρα και τέλος από την 36^η έως 44^η ημέρα). Οι νύμφες των ψαριών είναι ικανές να διασπών και να απορροφούν τα λίπη από την αρχή του ετερότροφου σταδίου (Morais et al., 2007). Στη γλώσσα κενοτόπια λίπους στο μεσαίο τμήμα του έντερου εμφανίστηκαν μετά από 3 μέρες ετερότροφης διατροφής (Boulhic and Gabaudan, 1992). Σε νύμφες τσιπούρας η πρόωμη εμφάνισή τους στο εντερικό επιθήλιο φαίνεται να σχετίζεται με το γεγονός ότι ανώριμα ακόμα εντερικά κύτταρα έρχονται σε επαφή με υπερβολικές ποσότητες λίπους που εμπεριέχονται στα εμπλουτισμένα Τροχόζωα (Diaz et al., 1997). Η διαδικασία απορρόφησης των λιπών από το έντερο των ψαριών μοιάζει με αυτή των θηλαστικών μόνο που στα ψάρια είναι πιο αργή (Morais et al., 2005a; Morais et al., 2005b). Έτσι, τα λίπη των τροφών υδρολύονται σε λιπαρά οξέα και μονογλυκερίδια τα οποία απορροφούνται και αφού ανασυντεθούν, αποθηκεύονται ως κενοτόπια λίπους στα εντερικά κύτταρα (De Silva and Anderson 1995, Fontagné *et al.*, 1998 (Crespo et al., 2001) λειτουργώντας σαν προσωρινές αποθήκες ενέργειας. Τα κενοτόπια λίπους δημιουργούνται όταν ο ρυθμός απορρόφησης των λιπαρών οξέων από τα εντερικά κύτταρα είναι μεγαλύτερος από τον ρυθμό αφομοίωσης τους (Morais et al., 2005a). Όμως η παρουσία λίπους στο έντερο είναι ενδεικτική της θρεπτικής κατάστασης του οργανισμού δεδομένου ότι σε περιόδους πείνας ή κακής διατροφής ο αριθμός και το μέγεθος των κενοτοπίων μειώνεται άμεσα (Chen *et al.*, 2004, Papadakis et al., 2009, Watanabe, 1985). Η μεταβολή της περιεκτικότητας των κυττάρων του μεσαίου εντέρου σε λίπος είναι σε συμφωνία και με τα μετρήσιμα πλέον αποτελέσματα της μεταβολής της περιεκτικότητας του συκωτιού με λίπος που συζητείται σε επόμενη παράγραφο και μπορεί να αναδείξει με ακρίβεια τις περιόδους διατροφικής καταπόνησης.

Κύτταρα παραγωγής βλέννας στο έντερο

Τα πρώτα κύτταρα παραγωγής βλέννας παρατηρούνται από πολύ νωρίς και κατά την διάρκεια της διαφοροποίησης του εντερικού επιθηλίου (Boulhic and Gabaudan, 1992; García Hernández et al., 2001a; Miyashita et al., 1998; Morrison et al., 2001) ενώ η παρουσία τους κατά το άνοιγμα της στοματικής κοιλότητας και της έδρας έχει αναφερθεί σε πολλά είδη ψαριών (Chaturvedi and Gupta, 1976; Domeneghini et al., 1998; Domeneghini et al., 1999; Morrison and Wright, 1999; Narasimham and Paratheswarao, 1974; Ray and K., 1982). Οι βλεννώδεις ουσίες που εκκρίνονται από τα κύτταρα παραγωγής βλέννας στο έντερο εκτός από το ότι

λιπαίνουν τον πεπτικό σωλήνα και διευκολύνουν την πορεία των άπεπτων σωματιδίων προς το απευθυσμένο (Petrinec et al., 2005), έχουν και πολλές άλλες λειτουργίες (Petrinec et al., 2005). Για παράδειγμα, αναφέρεται ότι μετέχουν στην διαδικασία της ωσμορύθμισης (Narasimham and Paratheswarao, 1974) ενώ έχει δειχτεί ότι η ποιότητα των εντερικών βλεννωδών ουσιών είναι άμεσα συνδεδεμένη με τις περιβαλλοντικές καταστάσεις οι οποίες, με την σειρά τους, επηρεάζουν την λειτουργία του πεπτικού σωλήνα (Ribelles et al., 1995). Η παρουσία βλεννωδών ουσιών είναι πιθανόν να ρυθμίζει την μεταφορά των πρωτεϊνών, ή να εξασφαλίζουν περαιτέρω επεξεργασία τους, με βιοχημικό τρόπο, χάρις στα διάφορα ιόντα που εμπεριέχουν (Domeneghini et al., 1998; Gupta, 1989; Segner et al., 1994; Sire and Vernier, 1992; Stromband and Van Der Veen, 1981). Σε περίοδο πείνας στον κυπρίνο ο αριθμός των κύτταρων παραγωγής βλέννας αυξήθηκε (Božić et al., 2001) υποδηλώνοντας έναν πιθανό ακόμη ρόλο των βλεννωδών ουσιών για προστασία του εντερικού τμήματος σε περιόδους κακής διατροφής από τα υπάρχοντα ένζυμα που ίσως να προκαλούσαν διαδικασία αυτόλυσης στους εντερικούς ιστούς.

Έτσι τα κύτταρα παραγωγής βλέννας εκτός του ότι προστατεύουν τον πεπτικό σωλήνα με τις εκκρίσεις τους (Kowalska et al., 2006; Lu et al., 2008), συμβάλλουν θετικά και στις διεργασίες της πέψης (Lu et al., 2008). Στην συναγρίδα και στον κρανίο τα κύτταρα αυτά εμφανίστηκαν πιο γρήγορα στο οπίσθιο τμήμα του εντέρου τους (10^η και 11^η ημέρα αντίστοιχα) ενώ στο μαγιάτικο έγιναν ορατά 10 μέρες αργότερα (20^η ημέρα). Όμως, στο μεσαίο τμήμα του εντέρου, ο κρανιός δεν εμφάνισε κύτταρα παραγωγής βλέννας ενώ στη συναγρίδα και στο μαγιάτικο παρατηρήθηκαν την 21^η και 22^η ημέρα αντίστοιχα. Ο ρόλος του μεγέθους και της αφθονίας (αριθμός) των κύτταρων παραγωγής βλέννας πιθανώς να επηρεάζει την λειτουργικότητα του πεπτικού συστήματος, κάτι που όμως δεν έχει ακόμα μελετηθεί επαρκώς.

Πυλωρικά τυφλά

Στον κρανίο τα πυλωρικά τυφλά εμφανίζονται νωρίτερα (από την 17^η ημέρα) απ' ό τι στην συναγρίδα και το μαγιάτικο (20^η και 21^η ημέρα αντίστοιχα), αυξάνοντας αναλογικά την απορροφητική επιφάνεια του εντέρου του (Buddington and Diamond, 1989; Hossain and Dutta, 1998; Zaiss et al., 2006) και δημιουργώντας ταυτόχρονα μια επιπλέον περιοχή παραγωγής ενζύμων (Kim et al., 2001) που ενισχύουν τις διαδικασίες πέψης της τροφής.

Rodlet cells

Στο μαγιάτικο δεν παρατηρήθηκαν «rodlet cells» σε κανένα από τα όργανα του πεπτικού του συστήματος. Στον κρανίο εμφανίστηκε μικρός αριθμός την 11^η ημέρα στο μεσαίο τμήμα του εντέρου και μεταξύ της 13^{ης} και 15^{ης} ημέρας στο οπίσθιο. Στην συναγρίδα, ο αριθμός των «rodlet cells» όχι μόνο ήταν πολύ μεγαλύτερος σε σύγκριση με τον κρανίο αλλά επίσης εμφανίστηκαν και στο στομάχι (8^η ημέρα). Έτσι, στο μεσαίο τμήμα του εντέρου, εμφανίστηκαν την 10^η και στο οπίσθιο τμήμα την 18^η ημέρα. Παρουσία «rodlet cells» στο εντερικό επιθήλιο έχει αναφερθεί και για άλλα είδη (Bielek, 2002; Dezfuli et al., 1998; Dezfuli et al., 2003; Smith et al., 1995a; Smith et al., 1995b). Όμως, η προέλευση και η λειτουργία τους παραμένουν ακόμα άγνωστες (Kramer and Potter, 2003; Manera and Dezfuli, 2004). Μερικοί ερευνητές υποστηρίζουν ότι είναι φυσιολογικά κύτταρα ενδογενούς προέλευσης (Dezfuli et al., 1998; Dezfuli et al., 2000.; Leino, 1996), άλλοι πιστεύουν ότι είναι παράσιτα σπορόζωων εξωγενούς προέλευσης (Mayberry et al., 1979) ενώ άλλοι υποστηρίζουν ότι είναι ενδοσυμβιωτικά και προϋπάρχουν (Fishelson and Becker, 1999). Η λειτουργία αυτών των κυττάρων έχει κυρίως συσχετιστεί με προστατευτικό ρόλο που επιτελούν ενάντια σε μολύνσεις (Dezfuli et al., 1998). Στα ψάρια έχουν εντοπιστεί σε διάφορους ιστούς (Grünberg and Hager, 1978; Leino, 1996) καθώς και στο πεπτικό σύστημα στο οποίο όμως, όπως αναφέρεται, δεν φαίνεται να συμμετέχουν στις διαδικασίες πέψης (Albrecht et al., 2001).

Συκώτι και πάγκρεας.

Τα αρχικά κύτταρα τα οποία θα σχηματίσουν το συκώτι και το πάγκρεας είναι ενδοδερμικής προελεύσεως (Ostaszewska, 2005) και εμφανίζονται από πολύ νωρίς και στα τρία είδη.

Η διαφοροποίηση του πάγκρεας στην ενδοκρινή και την εξωκρινή μοίρα την 3^η (στον κρανίο και στο μαγιάτικο) ή την 4^η ημέρα (στην συναγρίδα), σηματοδοτεί την πρόωμη ωρίμανση του παραπάνω ιστού που συνδέεται και με την έναρξη της ενζυμικής λειτουργίας του. Η εξωκρινής μοίρα του πάγκρεας συνθέτει και εγκρίνει στο έντερο ένα μεγάλο αριθμό ένζυμων (Ostaszewska, 2005; Zambonino Infante and Cahu, 2001), των οποίων η ποσότητα αυξάνει με την ανάπτυξη της νύμφης (Zambonino Infante and Cahu, 2001).

Το συκώτι αρχίζει να οργανώνεται από την 2^η - 3^η ημέρα και στα τρία είδη. Η λειτουργία του αρχίζει από την 3^η κιόλας ημέρα, όπως έχει αναφερθεί και για την

γλώσσα (Boulhic and Gabaudan, 1992) και στο Summer flounder *Paralichthys dentatus* (Bisbal and Bengston, 1995). Η παρουσία του γλυκογόνου σε αυτήν την φάση συμπίπτει με την διαφοροποίηση των ηπατικών κυττάρων (Diaz and Connes, 1991) και η ύπαρξη του συνδέεται είτε με το μητρικό υλικό στα θηλαστικά, είτε με τα λεκιθικά αποθέματα στα ψάρια και τα πτηνά (Diaz and Connes, 1991).

Μεταβολή του λίπους στο συκώτι.

Από την αρχή του ετερότροφου σταδίου παρατηρούνται σημαντικές διαφοροποιήσεις στην εναπόθεση λίπους στο συκώτι οι οποίες επηρεάζονται από:

1. το είδος,
2. την ποσοτική και ποιοτική σύσταση της διαθέσιμης τροφής,
3. το αναπτυξιακό στάδιο των νυμφών και
4. την παρουσία λειτουργικών οργάνων που παράγουν τα απαραίτητα ένζυμα για την πέψη και την απορρόφηση της τροφής.

Το συκώτι είναι το κατ' εξοχήν όργανο που ανταποκρίνεται άμεσα στις οποιεσδήποτε μεταβολές σχετίζονται με την διατροφή (Appelbaum et al., 1986). Επίσης, η μεταβολή του λίπους στο συκώτι σε κάθε είδος υποδηλώνει την ανταπόκριση στους διαφόρους τύπους τροφής που καταναλώνει. Μια από τις πολλές αλλαγές που έχουν παρατηρηθεί σε νύμφες ψαριών και ενήλικα ψάρια τα οποία έχουν βρεθεί σε φάσεις κακής διατροφής αφορά την κατασκευή των ηπατοκυττάρων του συκωτιού. Στα ηπατοκύτταρα, τα κενοτόπια είναι αποθήκες λίπους (Wheater et al., 1979) που ανταποκρίνονται και εξαντλούνται γρήγορα, σε περιόδους πείνας ή διατροφής μη προσαρμοσμένης στις ανάγκες των ψαριών (Ehrlich et al., 1976; Green and McCormick, 1999; Margulies, 1993; O'Connell, 1976; Theilacker, 1978).

Ο κρυνιός και η συναγρίδα έδειξαν μεγάλο ενδιαφέρον για τους ναύπλιους *Artemia sp.* καταναλώνοντας τους με μία μόνο ημέρα καθυστέρηση από την χορήγηση τους. Φαίνεται ότι η αυξημένη κινητικότητα των πλαγκτονικών αυτών οργανισμών και οι ελκυστικές ουσίες που εμπεριέχονται σε αυτούς προκαλούν αυξημένο ενδιαφέρον από τις νύμφες (Hart and Purser, 1996; Kolkovski et al., 1997a; Kolkovski et al., 1997b). Αντιθέτως, το μαγιάτικο έδειξε ιδιαίτερη προτίμηση σε μικρότερου μεγέθους και λιγότερο κινητικές λείες. Παρόμοια αποτελέσματα διατροφικής συμπεριφοράς έχουν παρατηρηθεί σε αντίστοιχα αναπτυξιακά στάδια νυμφών του είδους κόκκινου τόνου (προσωπικά αδημοσίευτα δεδομένα). Στον κρυνιό όπως και στο μαγιάτικο το ποσοστό λίπους στο συκώτι αυξήθηκε από την στιγμή που άρχισε η κατανάλωση ναυπλίων *Artemia sp.*, γεγονός που έχει αναφερθεί

και για το είδος Pike-perch *Sander lucioperca* (Ostaszewska et al., 2005). Αντίθετα, στη συναγρίδα αρχικά οι ναύπλιοι *Artemia sp.* περνούσαν από το πεπτικό σύστημα άπεπτοι με αποτέλεσμα το ποσοστό του λίπους στο συκώτι να μην αυξηθεί με την έναρξη της κατανάλωσης ναυπλίων *Artemia sp.*. Η διαφορά αυτή μεταξύ των ειδών μπορεί να αποδοθεί τόσο στον χρόνο εμφάνισης των διαφόρων οργάνων όσο και στην οντογένεση και την λειτουργικότητα των πεπτικών ενζύμων. Για το μαγιάτικο και τον κρυνό δεν υπάρχουν δεδομένα σχετικά με την οντογένεση των πεπτικών τους ενζύμων.

Για την συναγρίδα, σε μελέτη αναφέρεται (Gisbert et al., 2009) ότι κατά την οντογένεση των ενζύμων παρουσιάζεται μεγάλη δράση των παγκρεατικών ενζύμων, όπως της τρυψίνης και της χυμοτρυψίνης που παίζουν σημαντικότατο ρόλο στην πέψη των πρωτεϊνών σε αλκαλικό περιβάλλον. Αυτό, σε συνδυασμό με την εμφάνιση την 8^η ημέρα, των φαρυγγικών δοντιών, που συμβάλλουν στην πρόκληση μιας πρώτης μηχανικής φθοράς των τροχοζώων διευκολύνοντας έτσι την πέψη τους, αιτιολογεί την απότομη αύξηση της εναπόθεσης λίπους στο συκώτι της συναγρίδας όταν διατρέφονταν με εμπλουτισμένα Τροχόζωα (Walford and Lam, 1993). Συνεπώς, κατά τα αρχικά αναπτυξιακά στάδια η έλλειψη όξινου περιβάλλοντος στο στομάχι, που θα προκαλούσε βιοχημική φθορά στα Τροχόζωα, τα φαρυγγικά δόντια βοηθούν την διαδικασία αυτόλυσης των τροχοζώων με την πρόκληση σε αυτά μηχανικής φθοράς (Luizi et al., 1999). Στην συνέχεια, η σημαντική μείωση των τροχοζώων σε συνδυασμό με σύγχρονη αύξηση των ενεργειακών απαιτήσεων των ψαριών και την μη αξιοποίηση των ναυπλίων *Artemia sp.* που παρατηρούνταν άπεπτοι στο έντερο, φαινόμενο που έχει αποδοθεί στην παρουσία μη λειτουργικού στομάχου (Hunter and Carol, 1976; Luiz et al., 1999; Rosenthal, 1969; Shields et al., 1999), προκάλεσε μείωση του ποσοστού λίπους στο συκώτι. Η περίοδος αυτή είναι εμφανώς περίοδος υποσιτισμού για την συναγρίδα. Η μειωμένη πεπτικότητα των ναυπλίων *Artemia sp.* συνδέεται με την έλλειψη εκκρίσεων οξέος αλλά και δράσης της πεψίνης, που όπως αναφέρεται συμβαίνει μετά την 19^η ημέρα στην συναγρίδα (Gisbert et al., 2009). Επιπρόσθετα ένα άλλο σημαντικό ένζυμο, η χιτινάση, (ένζυμο που καταλύει την χιτίνη στους διάφορους εξωσκελετούς όπως και αυτός των ναυπλίων *Artemias sp.*), είναι γνωστό ότι η αποτελεσματική πεπτική δράση της εξαρτάται από την λειτουργικότητα του στομαχίου και κυρίως από την ύπαρξη όξινου περιβάλλοντος σε αυτό (Pedersen and Falk-Petersen, 1992). Έτσι στην συναγρίδα σημείο καθοριστικό για την χορήγηση ναυπλίων *Artemia sp.* είναι όταν το στομάχι είναι λειτουργικό.

Από ιστολογικής άποψης για την συναγρίδα το λειτουργικό στομάχι είναι από την ημέρα όπου εμφανίζονται οι γαστρικοί αδένες (15^η ημέρα).

Τα παραπάνω πιθανώς να συνδέονται και με την αύξηση του λίπους στο συκώτι και στο μαγιάτικο μετά από την καλύτερη αξιοποίηση των ναυπλίων *Artemia sp.*. Έτσι η διαφορετική διατροφική συμπεριφορά που εμφανίστηκε στο μαγιάτικο, που κατανάλωσε τους ναυπλίους *Artemia sp.* μετά την 16^η ημέρα (μετά από την εμφάνιση των γαστρικών αδένων την 13^η ημέρα), είχε ως αποτέλεσμα και την πιθανή καλύτερη αξιοποίηση τους, συμβάλλοντας θετικά και στην μετέπειτα αύξηση του λίπους στο συκώτι του.

Η διαφορετική ανταπόκριση (θετική) που έδειξε ο κρανιός στην μεταβολή του λίπους στο συκώτι πιθανώς να οφείλεται και σε αποτελεσματικότερη έκκριση πεπτικών ενζύμων αφού, είχε συγκριτικό πλεονέκτημα από οντογενετικής άποψης, σε πολλές από τις δομές του πεπτικού του συστήματος που παράγουν τα διάφορα πεπτικά ένζυμα. Επίσης, η μεγαλύτερη και σε αριθμό και σε μέγεθος ανάπτυξη των φαρυγγικών δοντιών του κρανιού σε σχέση με τα άλλα δυο είδη, είναι πιθανό να προκάλεσε μηχανική φθορά στους ναυπλίους *Artemia sp.* με αποτέλεσμα την καλύτερη μετέπειτα αξιοποίηση τους. Είναι γεγονός ότι, από την στιγμή που θα καταναλωθούν και στη συνέχεια θα διασπαστούν οι ναύπλιοι *Artemia sp.*, διευκολύνεται επιπλέον η διαδικασία της πέψης τους διότι εμπλουτίζουν με τα ενδογενή τους ένζυμα το πεπτικό σύστημα των νυμφών (Kolkovski et al., 1997a). Η μεγαλύτερη ποσότητα λίπους στο συκώτι κατά την διάρκεια αυτής της περιόδου παρατηρείται όταν καταναλώνονται και τα Κωπήποδα τα οποία αναπτύσσονται αυθόρμητα μέσα στις δεξαμενές. Η παρατήρηση αυτή ταυτίζεται με αντίστοιχη που έχει γίνει στο είδος Atlantic halibut *Hippoglossus hippoglossus* (Shields et al., 1999).

Κατά την μετάβαση από την ζωντανή τροφή στην ξηρού τύπου βιομηχανική τροφή, παρατηρήθηκε μείωση του λίπους στο συκώτι και στα τρία είδη. Όμως, κάθε είδος ανταποκρίθηκε διαφορετικά, με τη συναγρίδα να παρουσιάζει την μεγαλύτερη μείωση του ποσοστού λίπους σε σχέση με τα άλλα δυο είδη. Από την μελέτη των στομαχικών περιεχομένων προκύπτει ότι η συναγρίδα και το μαγιάτικο χρειάστηκαν 18 και 20 ημέρες προσαρμογής αντίστοιχα για να καταναλώσουν τη βιομηχανική τροφή ενώ ο κρανιός μόνο οκτώ. Η μετάβαση από το ζωοπλαγκτόν στην βιομηχανική τροφή θεωρείται από τις πιο κρίσιμες φάσεις της ζωής των πρώτων αναπτυξιακών σταδίων (Garcia-Ortega et al., 2003; Hamlin et al., 2000) και συνήθως χαρακτηρίζεται από υψηλές θνησιμότητες λόγω των χαμηλών ρυθμών τροφοληψίας

και την περιορισμένη αφομοίωσή της (Watanabe and Kiron, 1994). Δεδομένου ότι η συνολική ποσότητα της τροφής που χορηγείται δεν αλλάζει κατά την περίοδο αυτή, αφού όσο μειώνονται οι ναύπλιοι *Artemia sp.* αυξάνει η βιομηχανική τροφή, η παρατηρούμενη μείωση του ποσοστού ηπατικού λίπους οφείλεται στην άρνηση των νυμφών να την καταναλώσουν, με αποτέλεσμα να υποσιτίζονται και να καταναλώνουν τα αποθέματα λίπους που υπάρχουν στο συκώτι (Papadakis et al., 2009).

Η μικρή αποδοχή της ξηρής τροφής πιθανώς να οφείλεται τόσο στη μειωμένη ελκυστικότητά της για τις νύμφες όσο και στη διατροφική καταπόνηση που επέρχεται προοδευτικά και μέχρι την πλήρη αποδοχή της. Η μειωμένη ελκυστικότητά της βιομηχανικής τροφής οφείλεται τόσο στη μονοδιάστατη κίνησή της στην στήλη του νερού όσο και στην έλλειψη ελκυστικών παραγόντων. Η ξηρή τροφή δεν παρουσιάζει ενεργητική μετακίνηση πολλών κατευθύνσεων στις δεξαμενές εκτροφής, αλλά μόνο μια δυναμική κίνηση (βύθιση μόνο προς τα κάτω). Αντίθετα, η ζωντανή τροφή, λόγω της πολυδιάστατης κίνησής της αλλά και χάρις στους διάφορους μεταβολικούς ρύπους και ελκυστικούς παράγοντες (κυρίως ελεύθερα αμινοξέα) που απελευθερώνει, διεγείρει τη διατροφική συμπεριφορά και προκαλεί την κίνηση των λαρβών προς αυτήν (Hart and Purser, 1996; Kolkovski, 2001; Kolkovski et al., 1997b; Kolkovski et al., 2004).

Η διατροφική καταπόνηση που συμβαίνει όταν οι νύμφες έρθουν σε επαφή με την βιομηχανική τροφή οφείλεται στο χαμηλό ποσοστό υγρασίας των βιομηχανικών τροφών (7-10 %). Γενικά τα εκτρεφόμενα ψάρια ωθούνται να τραφούν με τροφές χαμηλής υγρασίας ενώ σε αντίθετη περίπτωση στην φύση θα κατανάλωναν τροφές με ποσοστό υγρασίας μέχρι και 95% υγρασία (Buddington et al., 1997). Η τροφή που είναι ικανοποιητικά ενυδατωμένη έχει αυξημένη ελαστικότητα, άρα μειωμένη δυσκολία να περάσει τον οισοφάγο και να βρεθεί στο στομάχι. Στο στομάχι μία ήδη ενυδατωμένη τροφή απαιτεί λιγότερο χρόνο για να αρχίσει να πέπτεται από ότι θα χρειαζόταν μια ξηρού τύπου τροφή (Papadakis et al., 2008). Επιπλέον η ενυδατωμένη τροφή είναι περισσότερο εύπεπτη αφού η υγρασία που περιέχει βελτιώνει την διαδικασία της πέψης (όπως κινητικότητα των ενζύμων), αυξάνοντας τελικά την συνολική κατανάλωση της τροφής (Ruohonen et al., 1997). Για να υποβοηθηθεί αυτή η κατάσταση κατά την νυμφική εκτροφή χορηγείται συγχρόνως για ορισμένο χρονικό διάστημα και ζωντανή τροφή η οποία έχει περισσότερη υγρασία σε σχέση με την βιομηχανική τροφή (πραγματοποιείται ένα είδος

συνδιαστικού ταΐσματος με συνύπαρξη ζωοπλαγκτονικών οργανισμών και ξηρής τροφής). Κατά την φάση αυτή με την συνύπαρξη την ζωντανής τροφής και της βιομηχανικής τροφής εκτός του ότι μετριάζεται η συνολική μείωση της υγρασίας στο σύνολο της τροφής που καταναλώνουν οι νύμφες, εφοδιάζεται το πεπτικό σύστημα των νυμφών και με εξωτερικά ένζυμα που υπάρχουν στους ζωοπλαγκτονικούς οργανισμούς προάγοντας έτσι και τις διαδικασίες πέψης (Baskerville-Bridges and Kling, 2000) και τελικά ο εκτρεφόμενος οργανισμός μεταβαίνει στην βιομηχανική τροφή ομαλότερα.

Διαφοροποίηση των πρωτοκόλλων εκτροφής

Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης δείχνουν ότι τα τρία είδη εμφάνισαν διαφορετικές περιόδους διατροφικής καταπόνησης που συσχετίζονται με το πρωτόκολλο διατροφής και την οντογένεση του πεπτικού συστήματος. Έτσι, χρησιμοποιώντας ως δείκτη διατροφικής καταπόνησης τη μείωση του ποσοστού του λίπους στο συκώτι, ο κраниός δεν παρουσίασε περιόδους διατροφικής καταπόνησης. Έμφανίζεται έτσι, ως ένα είδος με ιδιαίτερα πλεονεκτήματα σε σχέση με τα άλλα δυο είδη που μελετήθηκαν. Η σχετικά μικρή ποσότητα ναυπλίων *Artemia sp.* που χρησιμοποιήθηκε κατά διάρκεια εκτροφής του κраниού σε συνδυασμό με το γεγονός ότι κατανάλωσε πολύ πιο γρήγορα βιομηχανική τροφή, χωρίς να απαιτείται μεγάλο διάστημα συνδυαστικής διατροφής ζωντανής τροφής μαζί με βιομηχανική τροφή, οδηγεί στο συμπέρασμα ότι το είδος αυτό πιθανώς να είναι εύκολο να μεταβεί στη βιομηχανικού τύπου τροφή και χωρίς ή με περιορισμένη χρήση ναυπλίων *Artemia sp.*. Μία αλλαγή αυτού του τύπου στο πρωτόκολλο διατροφής θα μείωνε σημαντικά το κόστος εκτροφής του κраниού αφού η προμήθεια και εκτροφή ναυπλίων *Artemia sp.* είναι υψηλού κόστους. Η δυνατότητα μετάβασης από τα Τροχόζωα στην κατανάλωση βιομηχανικού τύπου τροφής έχει αναφερθεί και για συγγενικό είδος του κраниού, το μυλοκόπι, όπου τόσο τα αποτελέσματα αύξησης και επιβίωσης (Papadakis et al., 2009) όσο και η ποιότητα των παραχθέντων ψαριών βάσει της παρουσίας/απουσίας σκελετικών ανωμαλιών ήταν πολύ ικανοποιητικά (Neophytou et al., 2006).

Αντιθέτως, στο μαγιάτικο και τη συναγρίδα παρουσιάστηκαν σημαντικές περιόδοι διατροφικής καταπόνησης. Ειδικότερα στο μαγιάτικο, η καθυστέρηση που παρουσιάστηκε στην κατανάλωση των τροχόζωων, των ναυπλίων *Artemia sp.* αλλά και της βιομηχανικού τύπου ξηρής τροφής είχε ως αποτέλεσμα το ποσοστού λίπους

στο συκώτι να είναι πολύ χαμηλό για μια μακρά περίοδο. Αυτό οδηγεί στο συμπέρασμα ότι, από το άνοιγμα του στόματος και για διάστημα 5 ημερών, πιθανώς το είδος αυτό να χρειάζεται μικρότερα μεγέθη τροφής, ακόμη πιο μικρά και από τα Τροχόζωα του είδους *Brachionus plicatilis*. Στην συνέχεια, τα Τροχόζωα θα πρέπει να χορηγούνται στο είδος έως την 15^η ημέρα εκτροφής ενώ καθοριστικό στοιχείο για την μετάβαση στους ναυπλίους *Artemia sp.* φαίνεται να αποτελεί η παρουσία ενός λειτουργικού στομαχιού. Από μορφολογικής και οντογενετικής άποψης αυτό συμβαίνει με την παρουσία των γαστρικών αδένων. Συνεπώς οι ναυπλιοι *Artemia sp.* θα πρέπει να χορηγούνται για το μαγιάτικο μετά την 13^η ημέρα. Η χρήση αυγών τσιπούρας και νέοεκκολαφθέντων νυμφών λυθρινιού ως τροφή για το μαγιάτικο δεν πρέπει να γίνεται κατά τα πολύ πρώιμα στάδια διότι δεν καταναλώνονται από τις νύμφες του μαγιάτικου. Τα αυγά και οι νύμφες που δίδονται για τροφή στις νύμφες του μαγιάτικου πιθανώς να μην είναι εύκολα αντιληπτές και αυτό γιατί η μεγάλη διαφάνεια των αυγών και των προνυμφών που χορηγούνται για τροφή να δυσκολεύει τον οπτικό εντοπισμό τους από τις νύμφες του μαγιάτικου. Για τον λόγο αυτό όταν χορηγούνται ιχθυονύμφες για τροφή, πιθανώς αυτές να πρέπει να είναι σε μεγαλύτερο αναπτυξιακό στάδιο -τουλάχιστο να έχει σχηματιστεί το μάτι και τα πρώτα χρωματοφόρα- έτσι ώστε ο πιο σκούρος χρωματισμός του θηράματος θα βοηθήσει τον εντοπισμό τους από τον θηρευτή εκτρεφόμενο οργανισμό.

Η συναγρίδα καταναλώσε και αξιοποίησε σε μεγάλο βαθμό τα Τροχόζωα, πριν την εμφάνιση των γαστρικών αδένων, αλλά τότε έδειξε και ιδιαίτερη προτίμηση στους ναυπλίους *Artemia sp.*, που όμως αυτοί πέρασαν άπεπτοι από τον πεπτικό σωλήνα. Καθοριστικό σημείο για την κατανάλωση της ναυπλίων *Artemia sp.* και στη συναγρίδα είναι, όπως και στο μαγιάτικο, η παρουσία ενός λειτουργικού στομαχιού. Κατά την φάση της μετάβασης στην ξηρού τύπου βιομηχανική τροφή, η χρήση ναυπλίων *Artemia sp.* είναι επιτακτική και η μετάβαση θα πρέπει να πραγματοποιείται προοδευτικά και όχι με απότομη μείωση των ναυπλίων *Artemia sp.*.

Η περιγραφή της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος στην παρούσα μελέτη δίνει την απαραίτητη πληροφορία σχετικά με το πώς και πότε το κάθε είδος αποκτά τα όργανα και τις δομές που θα του επιτρέψουν να διανύσει την κρίσιμη περίοδο της νυμφικής εκτροφής με επιτυχία. Μελέτες που σχετίζονται με την πλαστικότητα συγκεκριμένων δομών του πεπτικού συστήματος, όπως το συκώτι και το έντερο, μπορεί να βοηθήσουν στον ακριβή προσδιορισμό περιόδων διατροφικής καταπόνησης. Αυτό μπορεί να αποτελέσει πολύτιμο εργαλείο για την άμεση

βελτιστοποίηση των πρωτοκόλλων διατροφής και άλλων ειδών αφού η ελαχιστοποίηση της διατροφικής καταπόνησης του εκάστοτε εκτρεφόμενου οργανισμού-πληθυσμού μπορεί να συνεισφέρει τόσο στην αύξηση της παραγωγής όσο και στην μείωση του κόστους εκτροφής. Αποτελέσματα της οντογένεσης του πεπτικού συστήματος από πληθώρα μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί για διάφορα είδη αξιοποιούνται ήδη προς την προαναφερθείσα κατεύθυνση. Περαιτέρω μελέτες σε αυτά τα είδη που θα εστιάζονταν στην φυσιολογία της πέψης με την μελέτη διαφόρων ένζυμων και άλλων λειτουργιών που συσχετίζονται με την διατροφική συμπεριφορά μπορεί να συμπληρώσουν τις απαραίτητες πληροφορίες για την επίτευξη των αναμενόμενων παραγωγικών αποτελεσμάτων.

3. ΣΥΓΚΡΙΤΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΗΣ ΟΝΤΟΓΕΝΕΣΗΣ ΚΑΙ ΤΗΣ ΔΙΑΦΟΡΟΠΟΙΗΣΗΣ ΤΗΣ ΟΡΑΣΗΣ ΣΤΟ ΜΑΓΙΑΤΙΚΟ (SERIOLA DUMERILI), ΣΤΟΝ ΚΡΑΝΙΟ (ARGYRO SOMUS REGIUS) ΚΑΙ ΣΤΗ ΣΥΝΑΓΡΙΑΔΑ (DENTEX DENTEX).

3.1 ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Το σύστημα της όρασης στα ψάρια είναι προσαρμοσμένο στους περιορισμούς που συσχετίζονται με το διαθέσιμο φως του περιβάλλοντος στο οποίο διαβιούν (Reckel et al., 2003). Συνεπώς, οι οπτικές προσαρμογές που έχουν αναπτύξει παρουσιάζουν μια αξιοσημείωτη ποικιλομορφία που συνδέεται άμεσα με το περιβάλλον διαβίωσής τους. Αυτές οι προσαρμογές μπορεί να αφορούν στην μορφολογία του ματιού, στις χρωστικές που διαθέτουν τα κωνία και τα ραβδία, ή ακόμα στην μορφολογία του αμφιβληστροειδούς (Bowmaker et al., 1994; Collin and Pettigrew, 1988a; Collin and Pettigrew, 1988b; Collin et al., 1998; Engström, 1963; Levine and MacNichol, 1979; Reckel et al., 2001; Thorpe et al., 1993). Σε πολλά είδη οι διαφοροποιήσεις στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς αφορούν στον τύπο των φωτοϋποδοχέων, την πυκνότητά τους αλλά και το πρότυπο χωροθέτησής τους πάνω σε αυτόν και συσχετίζονται με τις συνθήκες φωτός που υπάρχουν στο περιβάλλον και με την συμπεριφορά του κάθε είδους (Ahlbert, 1969; Collin, 1999; Reckel et al., 1999; Reckel et al., 2001; Zaunreiter et al., 1991). Συνδέονται δε με διεργασίες που σχετίζονται κυρίως με τον εντοπισμό και την αναγνώριση της τροφής, του άλλου φύλου (κατά την διαδικασία της αναπαραγωγής) και των θηρευτών (Endler, 1992; Endler, 1993). Τα ψάρια που ζουν σε μεγάλα βάθη, για παράδειγμα, έχουν προσαρμόσει την όραση τους σε πολύ χαμηλές εντάσεις φωτός και ο οπτικός τους μηχανισμός είναι οργανωμένος κατά τέτοιο τρόπο, ώστε να εξυπηρετεί τις απαιτήσεις υπό αυτές τις συνθήκες. Μερικά δε είδη που ζουν σε πολύ μεγάλα βάθη παράγουν δικό τους φως για να γίνονται ορατά από τα υπόλοιπα είδη (Douglas et al., 1998; Mensinger and Case, 1990; 1997). Τα ψάρια που ζουν στα επιφανειακά στρώματα και θηρεύουν κάτω από μεγάλες εντάσεις φωτός παρουσιάζουν μεγάλη οπτική οξύτητα και ευρύτατο οπτικό πεδίο αντίληψης αντικειμένων, ενώ μερικά είδη έχουν συνδυασμένη δυνατότητα να εντοπίζουν αντικείμενα ακόμη και στο υπέρυθρο τμήμα του φασματικού φάσματος (Lythgoe, 1979).

Οι συνθήκες φωτός που επικρατούν σε ένα βιότοπο μπορεί να επηρεάσουν τόσο το ψάρι θηρευτή, όσο και το ψάρι θήραμα, διαμορφώνοντας τα πρότυπα

συμπεριφοράς τους καθώς και τις μεταξύ τους αλληλεπιδράσεις (Barrett et al., 1992; Gregory, 1990; Hanson and Walton, 1990). Συνεπώς οι επικρατούσες συνθήκες φωτός επηρεάζουν σημαντικά την δυναμική του τρόπου διαβίωσης στα υδάτινα οικοσυστήματα.

Πολυάριθμες ανθρωπογενούς φύσεως δραστηριότητες συνδέονται με περιβαλλοντικές διαταραχές που επηρεάζουν τις συνθήκες φωτισμού που επικρατούν στα υδάτινα ενδιαιτήματα. Ένα παράδειγμα είναι ο ευτροφισμός, που συχνά είναι αποτέλεσμα λανθασμένων ανθρωπογενών χειρισμών και ο οποίος αυξάνει την θολερότητα των υδάτων λόγω της υπέρμετρης ανάπτυξης φυτοπλαγκτονικών οργανισμών αλλά και από την αιώρηση ιζηματικών σωματιδίων. Ένα άλλο απλό παράδειγμα είναι η μεταβολή των οπτικών χαρακτηριστικών του νερού από μηχανικές διαταραχές που προκαλούνται από την κυκλοφορία των πλοίων ή κατά την σύρση της τράτας. Μια ιδιαίτερη ανθρωπογενής παρέμβαση που συσχετίζεται με τον χώρο διαβίωσης των ψαριών είναι η υδατοκαλλιέργεια, όπου ο άνθρωπος παρέχει πλέον ένα τεχνητό χώρο διαβίωσης αλλάζοντας πολλά από τα χαρακτηριστικά του φυσικού περιβάλλοντος. Οι αλλαγές αυτές στοχεύουν στην, κατά το δυνατόν, εξομοίωση του τεχνητού περιβάλλοντος εκτροφής που δημιουργεί ο άνθρωπος με τις βέλτιστες συνθήκες που θα είχε το κάθε εκτρεφόμενο είδος στην φύση προκειμένου να αυξηθεί η ευρωστία των εκτρεφόμενων πληθυσμών και δι' αυτής η παραγωγή.

Στα εντατικά συστήματα εκτροφής διαφοροποιήσεις παρατηρούνται και στις συνθήκες φωτός σε σχέση με το φυσικό περιβάλλον διαβίωσης των ψαριών. Ιδιαίτερα κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια (ιχθυογεννητικοί σταθμοί) ακόμα και η ποιότητα του φωτός που χρησιμοποιείται αλλάζει δεδομένου ότι χρησιμοποιούνται πηγές τεχνητού φωτός (λαμπτήρες). Στην Μεσογειακή ιχθυοκαλλιέργεια, κατά τη διαδικασία της πάχυνσης χρησιμοποιούνται αγκυροβολημένοι επιφανειακοί κλωβοί στους οποίους οι συνθήκες φωτισμού καθορίζονται από την ένταση της προσπίπτουσας ηλιακής ακτινοβολίας.

Οι συνθήκες του φωτός σε διαφορετικά ενδιαιτήματα του υδάτινου περιβάλλοντος επηρεάζει την συμπεριφορά των ψαριών και η ικανότητα τους να προσαρμόζονται σε αυτές είναι ανάλογη με την στρατηγική της ζωής που ακολουθούν στην φύση (Kunz, 2004). Στην φύση, η οριζόντια μετακίνηση των προνυμφών των ψαριών εξαρτάται από τα οριζόντια κυρίως ρεύματα και είναι περισσότερο παθητική, ενώ οι μετακινήσεις τους την στήλη του νερού είναι περισσότερο δυναμικές και επηρεάζονται σε σημαντικό βαθμό από το φως που

λειτουργεί ως ελκυστικός ή απωθητικός παράγοντας. Οι εκτροφές υπό εντατικές συνθήκες κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια των ψαριών πραγματοποιούνται σε δεδομένο βάθος δεξαμενών, γεγονός που περιορίζει την κάθετη μετακίνηση τους αλλά και την οριζόντια μεταφορά τους. Η χρήση δεξαμενών με κατάλληλο χρωματισμό των τοιχωμάτων τους, πηγών φωτισμού που παράγουν φως συγκεκριμένης ποιότητας αλλά και η χρήση φυτοπλαγκτονικών οργανισμών που, εκτός από την διατροφική τους σημασία, μεταβάλλουν τις συνθήκες φωτός του περιβάλλοντος εκτροφής, είναι μερικές από τις βασικές βελτιωτικές τροποποιήσεις που πραγματοποιούνται.

3.1.2. Το φως στο θαλάσσιο περιβάλλον

3.1.2.1. Το φως από τον ήλιο στα μάτια των ψαριών

Το φως το οποίο προσπίπτει στην επιφάνεια της γης προέρχεται από τον ήλιο είτε άμεσα, είτε έμμεσα μέσω της αντανάκλασης του από το φεγγάρι και τα αστέρια. Υπό το πρίσμα μιας αυστηρά φυσικής ερμηνείας, το φως είναι τμήμα της ενέργειας των ηλεκτρομαγνητικών κυμάτων (Wetzel, 1983). Το ενεργειακό φάσμα του ορατού φωτός εκφράζεται σε συχνότητα (σε Hz) ή σε μήκη κύματος (L), που μετριοούνται συνήθως σε νανόμετρα nm. Το ορατό φάσμα κυμαίνεται από 400 nm έως 760 nm (Ruttner, 1963).

Το φως πριν εισχωρήσει στην στήλη του νερού υπόκειται σε μια επιλεκτική απορρόφηση από τα διάφορα σωματίδια που συναντά. Τα μικρού μήκους κύματα, ειδικότερα στο φάσμα του υπεριώδους, απορροφώνται κατά κύριο λόγο από την ατμόσφαιρα και ιδιαίτερα από το οξυγόνο. Τα μεγαλύτερου μήκους κύματα, ειδικότερα στο τμήμα του υπέρυθρου, απορροφώνται από τα μικρά σταγονίδια νερού, το όζον και από το διοξείδιο του άνθρακα (Lythgoe, 1979; Nicol, 1989; Wetzel, 1983).

Τα φωτόνια καθώς προσπίπτουν στην επιφάνεια του νερού αντανακλώνται, με αποτέλεσμα, μέρος αυτών να εισχωρεί στο νερό φωτίζοντας τα υποκείμενα στρώματα. Το ποσοστό του φωτός που εισχωρεί στο νερό διαμέσου της επιφάνειας είναι αντιστρόφως ανάλογο της γωνίας πρόσπτωσης της ηλιακής ακτινοβολίας σε αυτή (Wetzel, 1983) και του βαθμού διαταραχής της (ήρεμη ή κυματώδης: (Fernald, 1993)). Δηλαδή, όσο πιο μικρή είναι η γωνία πρόσπτωσης και ήρεμη η επιφάνεια

τόσο περισσότερο είναι το φως που την διαπερνά. Για τον λόγο αυτό το οπτικό περιβάλλον στα υδάτινα ενδιαιτήματα μερικώς εξαρτάται και από την κατάσταση της επιφάνειας. Μόλις το φως διαπεράσει την επιφάνεια και βρεθεί στην στήλη του νερού διαθλάται και σκεδάζεται (Valiela, 1995). Αυτή η διαδικασία μπορεί να καθορίσει την τελική ποσότητα και ποιότητα του φωτός που θα διαμορφώσει στην συνέχεια τις εικόνες του υδάτινου περιβάλλοντος στο αμφιβληστροειδή των ψαριών. Η διαδικασία της σκέδασης και διάθλασης μειώνει την διείσδυση του φωτός στο νερό (Marcotte and Browman, 1986)

Το φως που αντανακλάται από ένα αντικείμενο μέσα στο νερό, στην συνέχεια σκεδάζεται ξανά (διότι το μέσο του νερού αυξάνει περισσότερο το φαινόμενο της σκέδασης), μειώνοντας έτσι την διαθέσιμη πληροφορία που φτάνει στο μάτι (Lythgoe, 1984)

3.1.2.2. Η απορρόφηση του φωτός στο νερό

Κατά την πορεία του στην στήλη του νερού, το φως υπόκειται σε αυξανόμενη υποβάθμιση, η οποία οφείλεται στην απορρόφηση που υφίσταται από το ίδιο το νερό, τις διαλυμένες ουσίες, καθώς και από τα σωματίδια που βρίσκονται μέσα σε αυτό. Διαφορετικά σωματίδια ή διαλυμένες ουσίες έχουν ποικίλες απορροφητικές ιδιότητες. Τα διαλυμένα οργανικά υλικά έχουν μέγιστη απορροφητικότητα στα μικρά μήκη κύματος, απορροφώντας περισσότερο στο υπεριώδες, ιώδες, μπλε και πράσινο φώς (Fernald, 1993). Ειδικότερα, σωματίδια που προέρχονται από αποσύνθεση οργανικής ύλης έχουν μέγιστη απορρόφηση στην περιοχή του μπλε και του πράσινου (Wetzel, 1983), ενώ σωματίδια που προέρχονται από κολλοειδή διαλύματα δεν δείχνουν την ίδια επιλεκτική απορρόφηση (Wetzel, 1983). Το μέγεθος και η συγκέντρωση των διαφόρων τύπων σωματιδίων στο νερό επίσης επηρεάζουν το χρώμα του, ή πιο συγκεκριμένα, το πώς ο άνθρωπος αντιλαμβάνεται το χρώμα του. Το καθαρό νερό έχει μπλε απόχρωση, ενώ οι περισσότερες λίμνες γλυκού νερού, όπου υπάρχουν φύκια, σωματίδια και διαλυμένες ουσίες παρουσιάζουν πράσινο χρώμα.

Ο ρυθμός απορρόφησης του φωτός μπορεί να υπολογισθεί με πολλούς τρόπους. Ένας από τους πιο απλούς είναι με την χρήση της εξίσωσης $I_z = I_0 e^{-kz}$ όπου I_0 είναι η επιφανειακή ένταση φωτός και z το βάθος σε μέτρα (Nicol, 1989). Ο εκθετικός

συντελεστής μείωσης της έντασης του φωτός k επηρεάζεται από την ποσότητα και την σύσταση των διαφορετικών σωματιδίων και διαλυμένων ουσιών στο νερό. Πιο απλά εκφράζεται ως το άθροισμα τριών επιμέρους συντελεστών: του συντελεστή απορρόφησης του νερού (k_w), των σωματιδίων (k_p) και των διαλυμένων σε αυτό ουσιών (k_c) (Wetzel, 1983): $k=k_w+k_p+k_c$.

3.1.2.3. Οπτικός εντοπισμός των αντικειμένων σε νερό

Ο εντοπισμός αντικειμένων μέσα στο υδάτινο περιβάλλον από τα ψάρια επηρεάζεται από παράγοντες, οι οποίοι συνδέονται με τις συνθήκες φωτός που υπάρχουν σε κάθε υδρόβιο περιβάλλον.

Στα ψάρια τα φυσικά χαρακτηριστικά του οπτικού χώρου, δηλαδή της ακανόνιστης οπτικής σφαίρας μέσα στην οποία τα ψάρια μπορούν να δουν αντικείμενα, είναι ένας παράγοντας που προφανώς επηρεάζει και ρυθμίζει την ικανότητα των ψαριών στο να γίνεται ορατό το γύρω τους περιβάλλον. Ο οπτικός διαθέσιμος χώρος αυξάνει με την αύξηση της έντασης του φωτός και μειώνεται με την αύξηση της θολότητας. Ο οπτικός χώρος στα ψάρια επεκτείνεται περισσότερο προς την επιφάνεια, λόγω του γεγονότος ότι η ένταση του εισερχόμενου φωτός από αυτήν είναι συνήθως είκοσι φορές μεγαλύτερη από το διάσπαρτο διαχέον φως που έρχεται από τον πυθμένα. Συνεπώς είναι μεγαλύτερο πλεονέκτημα για το ψάρι θηρευτή να επιτίθεται στα θηράματα του από κάτω προς τα πάνω (πυθμένα προς επιφάνεια).

Οι οπτικές χρωστικές στα μάτια των ψαριών συνήθως έχουν την μέγιστη απορροφητική ικανότητα στο φάσμα που επικρατεί στο περιβάλλον που διαβιώνει (Sandström, 1999). Στους βαθύβιους ιχθύες φαίνεται να υπάρχει μια πολύ καλή αντιστοιχία μεταξύ αυτών των δύο παραμέτρων, αλλά σε πολλά είδη που ζουν επιφανειακά αυτό δεν είναι τόσο ξεκάθαρο. Στα ψάρια των γλυκών νερών και των παράκτιων περιοχών το μέγιστο της απορρόφησης των οπτικών τους χρωστικών παρουσιάζει μια μικρή απόκλιση από το μέγιστο της απορρόφησης που επικρατεί στο περιβάλλον διαβίωσης. Αυτή η απόκλιση του μέγιστου της απορρόφησης οδήγησε τον Lythgoe το 1975 υποστηρίζει ότι το παραπάνω γεγονός βοηθά να ενισχύεται η ικανότητα των ψαριών να αναγνωρίζουν τις αντιθέσεις που σχηματίζουν τα αντικείμενα με το υπόβαθρο μέσα στο νερό. Εν συνεχεία τόνισε τη σημασία της ικανότητας αντίληψης οπτικών αντιθέσεων ως το κύριο μέσο επιλογής για την

εξέλιξη των προσαρμογών του οπτικού τους συστήματος των ψαριών ανάλογα με το περιβάλλον που διαβιών. Όταν το φως αντανακλάται από ένα αντικείμενο για να φτάσει στο μάτι του ψαριού διανύει μικρότερη απόσταση από ότι το σκεδαζόμενο φως του υπόβαθρου, που είναι πίσω από το αντικείμενο, δίνοντας στο αντικείμενο μια διαφορετική χρωματική σύνθεση από ότι το υπόβαθρο (Munz, 1971). Το μέγιστο μήκος κύματος του φωτός που αντανακλάται από το αντικείμενο είναι πιο κοντά στην φασματική περιοχή που επικρατεί στην επιφάνεια, σε σχέση με το μέγιστο μήκος κύματος του υπόβαθρου, το οποίο είναι πιο κοντά στο μέγιστο σημείο απορρόφησης σε εκείνο το βάθος νερού (Lythgoe, 1986). Επομένως, η μέγιστη απορρόφηση στα μάτια των ψαριών των γλυκών και παράκτιων υδάτων, που εμφανίζεται να είναι λίγο απομακρυσμένη από το ανώτατο όριο μετάδοσης απορρόφησης του περιβάλλοντος νερού, γίνεται προκειμένου να ενισχυθεί η οπτική αντίθεση ανάμεσα στο αντικείμενο που παρατηρεί το ψάρι και το υπόβαθρο (Lythgoe, 1986).

Συνεπώς η σημασία των αντιθέσεων όσο αφορά τον εντοπισμό υποθαλάσσιων αντικειμένων είναι πολύ σημαντική (Collyer, 1997). Επίσης ο Collyer το 1997 αναφέρει πως οι αντιθέσεις είναι υπερβολικά σημαντικές για το οπτικό σύστημα των ψαριών και δηλώνει ότι: «Η όραση στα ψάρια επικεντρώνεται πάνω στις αντιθέσεις μεταξύ του αντικειμένου και του υπόβαθρου. Για τον λόγο αυτό το πιο σημαντικό μέρος από το σκηνικό που επικρατεί κάτω από το νερό και που απεικονίζεται στον αμφιβληστροειδή είναι το όριο του περιγράμματος του σχήματος του αντικειμένου σε σχέση με το υπόβαθρο».

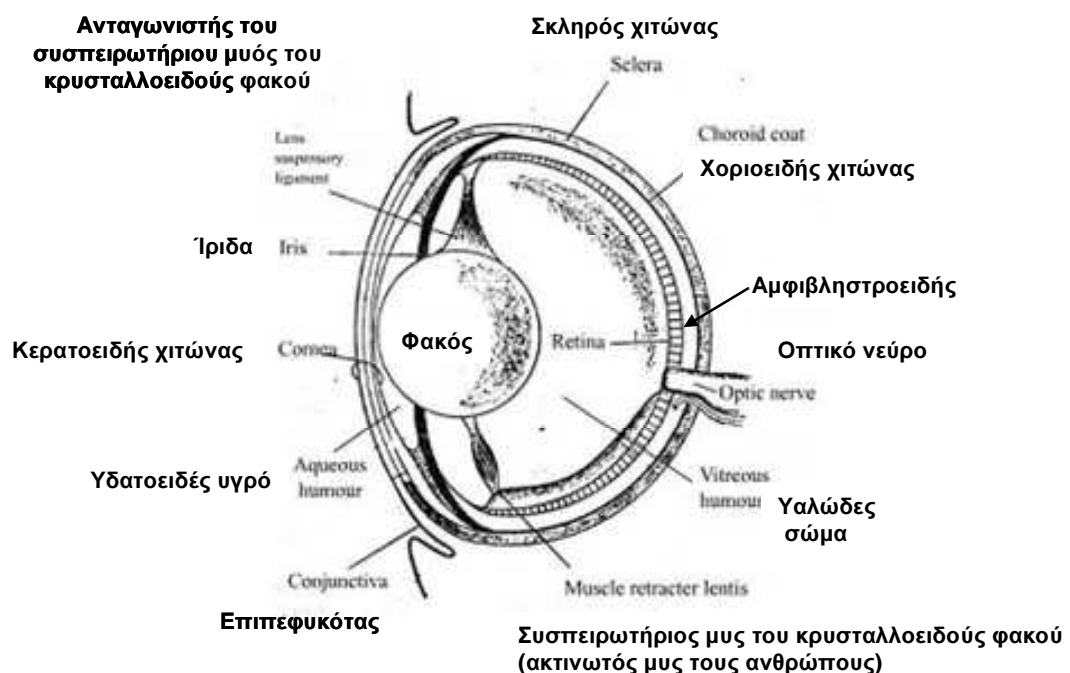
Από ιχθυοκαλλιεργητικής και βιολογικής άποψης τα αντικείμενα που τα ψάρια παρατηρούν και που συνήθως μελετούνται είναι είτε, κάποιο θήραμα είτε κάποιος θηρευτής. Η αναζήτηση τροφής στα ψάρια και η θήρευση της, περιλαμβάνει μια σειρά από διακριτά στάδια. Το πρώτο είναι ο εντοπισμός του θηράματος. Στη συνέχεια πραγματοποιείται μια πορεία προσέγγισης του θηράματος. Ακολουθεί η αντίδραση του θηράματος και η σύλληψη του. Εκτός από τις εξωτερικές περιβαλλοντικές συνθήκες, που επικρατούν στο υδάτινο περιβάλλον και καθορίζουν την απόσταση εντοπισμού του θηράματος, όπως η ένταση του φωτός και το επίπεδο της θολερότητας, σε μεγάλο βαθμό επηρεάζεται από το μέγεθος του θηράματος, την θέση προβολής προς τον θηρευτή, καθώς και την οπτική οξύτητα του ψαριού θηρευτή. Η τελευταία είναι συνάρτηση της διαμέτρου του φακού και της πυκνότητας των κωνίων στον αμφιβληστροειδή (Breck and Gitter, 1983).

3.1.3. Το οπτικό σύστημα των ψαριών

Το οπτικό σύστημα των ψαριών προσομοιάζει με αυτό των περισσότερων χερσαίων Σπονδυλωτών δεδομένου ότι το μάτι συλλέγει το φως που συγκεντρώνεται από ένα φακό σχηματίζοντας μια εστιασμένη εικόνα στον αμφιβληστροειδή (Kunz, 2004). Όμως, επιπρόσθετα, τα ψάρια παρουσιάζουν μία μεγάλη ποικιλία οπτικών προσαρμογών τόσο σε σύγκριση με τα χερσαία σπονδυλωτά όσο και μεταξύ τους, ως αποτέλεσμα της σχέσης τους με την μεγάλη ποικιλία των οικοτόπων στους οποίους διαβιούν. Για παράδειγμα, το σύνολο των χρωστικών στον αμφιβληστροειδή των ψαριών εμφανίζει μεγαλύτερη ποικιλομορφία και μεταβλητότητα σε σχέση με άλλες ομάδες Σπονδυλωτών (Lythgoe, 1986). Αυτή η εξελικτική διαφοροποίηση διασφαλίζει μεγαλύτερη προσαρμοστική ικανότητα στις ιδιαίτερες συνθήκες του υδάτινου περιβάλλοντος διαβίωσής τους (Munz, 1971).

3.1.4. Οργάνωση του ματιού στα ψάρια – διαφορές με χερσαία σπονδυλωτά

Το μάτι των ψαριών αυξάνει συγχρόνως με την αύξηση του σώματος, καθ' όλη την διάρκεια της ζωής τους άρα οι διάφορες μορφολογικές προσαρμογές του οπτικού συστήματος τους πρέπει να πληρούν τόσο τις άμεσες όσο και τις μελλοντικές ανάγκες της όρασης τους (Fernald, 1993; Loew and Wahl, 1991; Nicol, 1989). Το μάτι των ψαριών μορφολογικά έχει πολλές ομοιότητες με αυτό των χερσαίων Σπονδυλωτών (Εικ. 29).



Εικόνα 29. Ανατομία του οφθαλμού στα ψάρια (Lagler et al., 1977)).

Βρίσκεται σε μια οστέινη κοιλότητα που καλύπτεται από συνδετικό και χόνδρινο ιστό και περιβάλλεται από ένα παχύ ινώδη χιτώνα, τον σκληρό χιτώνα, (Nicol, 1989). Το διαφανές τμήμα, στο μπροστινό μέρος του οφθαλμού, ονομάζεται κερατοειδής χιτώνας. Το φως περνάει μέσω του κερατοειδούς, διαθλάται από τον φακό και στη συνέχεια συγκεντρώνεται σε τμήματα του εσωτερικού χιτώνα της κοιλότητας του ματιού, τον αμφιβληστροειδή. Ο αμφιβληστροειδής είναι ιστός νευρο-εξωδερμικής προέλευσης. Σε ένα λεπτό στρώμα επάνω στο αμφιβληστροειδή, είναι τοποθετημένα τα διάφορα φωτο-δεκτικά κύτταρα (φωτοϋποδοχείς, κωνία & ραβδία).

Στα περισσότερα ψάρια ο βολβός του ματιού είναι σχεδόν σφαιρικός, όμως μεταξύ των ειδών παρατηρούνται πολύ σημαντικές μορφολογικές διαφοροποιήσεις οι οποίες σχετίζονται άμεσα με τα διαφορετικά ενδιαίτηματα στα οποία διαβιούν (Kunz, 2004). Έτσι, σε ορισμένα βαθύβια ψάρια που διαβιούν σε περιβάλλοντα με μικρή ένταση φωτός, έχουν αναπτυχθεί τα ονομαζόμενα σωληνωτά μάτια, με τον αμφιβληστροειδή να τοποθετείται σε διαφορετικά σημεία μέσα στο μάτι (Kunz, 2004). Σε άλλες περιπτώσεις ψάρια τα οποία διαβιούν σε σπήλαια παρουσιάζουν οπτικό εκφυλισμό. Ένα πολύ ενδιαφέρον φαινόμενο παρατηρείται στο ψάρι *Astyanax mexicanus*, το οποίο παρουσιάζει διαφορετικούς βαθμούς απώλειας της οπτικής του ικανότητας (Kunz, 2004). Ένα άλλο χαρακτηριστικό παράδειγμα διαφοροποίησης αποτελεί το ψάρι με τα «4 μάτια» της οικογένειας των Anablepidae τα οποία κολυμπάνε στην επιφάνεια και με την βοήθεια δυο διαφορετικών κερατοειδών χιτώνων και διαφοροποιημένες περιοχές στον αμφιβληστροειδή είναι ικανά να δουν ταυτόχρονα και έξω και κάτω από την επιφάνεια του νερού (Avery and Bowmaker, 1982).

Η όραση των ψαριών είναι διαφορετική από αυτή των χερσαίων σπονδυλωτών δεδομένου ότι δεν υπάρχει αλληλεπίδραση του αέρα με την επιφάνεια του κερατοειδούς χιτώνα, γεγονός που ενισχύει την οπτική ισχύ των χερσαίων (Kunz, 2004). Αντ' αυτού, ο κερατοειδής των ψαριών είναι σε επαφή με το νερό και ο δείκτης διάθλασής του είναι παρόμοιος με αυτόν του περιβάλλοντος νερού. Το χαρακτηριστικό αυτό τα στερεί από μέρος της οπτικής τους ικανότητας σε σύγκριση με τα χερσαία σπονδυλωτά καθιστώντας δυσχερέστερη την ικανότητα εστίασης ακόμα και όταν ο φακός τους παρέχει όλη την διοπτρική του ισχύ (Easter Jr., 1975).

Το μάτι των ψαριών διαθέτει φακό με μικρή εστιακή απόσταση, (Fernald, 1993). Εάν ο φακός είχε μεγαλύτερη εστιακή απόσταση θα έπρεπε είτε το μάτι να ήταν μεγαλύτερο είτε να ήταν διαφορετικά τοποθετημένο γεγονός που πιθανώς προκαλούσε αλλοίωση της υδροδυναμικής των ψαριών (Fernald, 1993). Για να επιτευχθούν αυτοί οι δύο περιορισμοί στα ψάρια (μικρή εστιακή απόσταση και διαφύλαξη του υδροδυναμικού σχήματος των ψαριών) έχει αναπτυχθεί ένας σφαιρικός φακός με πολύ υψηλή διαθλαστική ισχύ (Fernald, 1993) ο οποίος είναι υπεύθυνος για την εστίαση. Το μάτι στην φάση της ηρεμίας είναι ρυθμισμένο για κοντινή όραση και προσαρμόζεται για την μακρινή όραση (Kunz, 2004). Για την καλύτερη εστίαση της εικόνας στα ψάρια αντί να αλλάζει το σχήμα του φακού τους, όπως αυτό γίνεται στους ανθρώπους, αλλάζει η απόσταση του φακού από τον αμφιβληστροειδή (Nicol, 1989). Η μεταβολή της απόστασης του φακού από τον αμφιβληστροειδή επιτυγχάνεται με την συστολή ή την διαστολή ενός μυός (συσπειρωτήρας) που είναι συνδεδεμένος με τον φακό. Ένα σύνδεσμος τοποθετημένος ραχιαία στο φακό λειτουργεί ως ανταγωνιστής (του συσπειρωτήρα μυός) όπου στην συνέχεια ρυθμίζει και την θέση του φακού για εστίαση (Kunz, 2004). Όλα τα ψάρια, με εξαίρεση τα πετρομυζηντόμορφα (Lampreys), έχουν αυτή την ικανότητα (Nicol, 1989).

Σε γενικές γραμμές τα μεγάλα μάτια συγκεντρώνουν περισσότερο φως γι' αυτό έχουν αυξημένη οπτική οξύτητα. Τα μάτια των βαθύβιων ιχθύων είναι πιο μεγάλα γεγονός που τους επιτρέπει να αξιοποιούν πολύ πιο αποτελεσματικά το ελάχιστο φως που υπάρχει στα μεγάλα βάθη (Kunz, 2004).

Οι διαειδικές διαφοροποιήσεις μπορούν να γίνουν καλύτερα αντιληπτές μέσω μιας λεπτομερούς περιγραφής του ματιού ενός ενήλικου ψαριού (Kunz, 2004).

Στο μάτι των ψαριών διακρίνεται ο κερατοειδής χιτώνας, ο οποίος έχει ρόλο προστασίας του και αποτελείται από ίνες κολλαγόνου, αλλά συχνά περιέχει και ένα δακτύλιο από χόνδρο (ή οστέινο) που συνήθως τοποθετείται πάνω από το σημείο που τελειώνει ο αμφιβληστροειδής (Kunz, 2004). Σε ορισμένα είδη ψαριών ο κερατοειδής χιτώνας είναι χρωματισμένος. Χάρη σε αυτή την προσαρμογή, φιλτράρει το φως που θα μπορούσε να αλλοιώσει την εικόνα που σχηματίζεται στον αμφιβληστροειδή. Έτσι αντισταθμίζεται η έντονη φωτεινότητα αντικειμένων που βρίσκονται σε ανώτερα επίπεδα της στήλης του νερού κάνοντας τα να φαίνονται περισσότερο σαν σκιά σε ένα φωτεινότερο υπόβαθρο (Fernald, 1993; Lythgoe, 1979). Για παράδειγμα στα περισσότερα πελαγικά είδη η κοιλιακή χώρα τους έχει

ανοιχτόχρωμο ασημί χρωματισμό που τα καθιστά φωτεινά αντικείμενα σε ένα φωτεινό υπόβαθρο που είναι η επιφάνεια του νερού και προκαλεί σύγχυση στους θηρευτές τους. Για να αντιμετωπίσουν τα ψάρια θηρευτές αυτήν την κατάσταση έχουν διαμορφωμένο τον κερατοειδή τους όπως προαναφέρθηκε. Αυτό συμβαίνει ειδικότερα στα περισσότερα πελαγικά ψάρια - θηρευτές που δραστηριοποιούνται κυρίως την ημέρα και διαβιούν κοντά στην επιφάνεια, έχουν συνήθως αυτού του είδους διαμόρφωση τα οποία παρουσιάζοντας συνήθως κίτρινο χρώματος κερατοειδή χιτώνα (Nicol, 1989). Ο κερατοειδής κίτρινου χρώματος μειώνει το φως στα μικρά μήκη κύματος, το οποίο έχει μεγάλο βαθμό σκέδασης και ως εκ τούτου θα μπορούσε να υποβαθμίσει περισσότερο την ποιότητα μίας εικόνας. Ορισμένα νυκτόβια είδη έχουν στον κερατοειδή τους χιτώνα χρωματοφόρα κύτταρα που φιλτράρουν το φως κατά την διάρκεια της ημέρας ενώ το βράδυ γίνεται σχεδόν διάφανος (Fernald, 1993).

Κάτω από τον σκληρό χιτώνα του ματιού βρίσκεται ο χοριοειδής χιτώνας, ο οποίος είναι αγγειοβριθής και εκτείνεται δημιουργώντας την ίριδα που σχηματίζει την κόρη του οφθαλμού. Τα κύτταρα που τον συνθέτουν είναι εξαγωνικά και εμπριέχουν μαύρα κοκκία μελανίνης και κρυστάλλους γουανίνης στα πελαγικά ψάρια (Kunz, 2004).

Η ίριδα στα ψάρια δεν είναι εφοδιασμένη με μύες. Για τον λόγο αυτό, σε αντίθεση με τα θηλαστικά, η κόρη του ματιού δεν συστέλλεται ούτε διαστέλλεται κατά την διάρκεια της φωτεινής ή σκοτεινής προσαρμογής (εξαίρεση αποτελεί η ίριδα στο γατόψαρο η οποία είναι κινητική) (Kunz, 2004). Σε αναπλήρωση του παραπάνω (αναλύεται σε παρακάτω παράγραφο) παρατηρείται κινητικότητα των φωτοϋποδοχέων (ραβδίων και κωνίων) και του μελάχρου επιθηλίου (RPE) του αμφιβληστροειδούς (φωτομηχανική αλλαγή), ρυθμίζοντας έτσι την ποσότητα του φωτός το οποίο φθάνει στους φωτοϋποδοχείς. Σε γενικές γραμμές τα ραβδία εκτείνονται προς την πλευρά του σκληρού χιτώνα κατά την διάρκεια της ημέρας και συστέλλονται προς το υαλώδες σώμα του ματιού κατά την διάρκεια του σκότους (Douglas, 1982; Douglas and Wagner, 1982). Σε αντίθεση, τα κωνία συστέλλονται κατά τη διάρκεια της φωτεινής φάσης και εκτείνονται μέσα στο μελάχρουν επιθήλιο (RPE) κατά τη διάρκεια του σκότους (Douglas, 1982).

Στα ψάρια οι φακοί των ματιών μεγαλώνουν καθ' όλη τη διάρκεια ανάπτυξης του αμφιβληστροειδή (Easter et al., 1977; Fernald, 1989). Πρόκειται για σφαιρικές δομές που παρουσιάζουν συμμετρία και χαρακτηρίζονται από διαβαθμιζόμενο διαθλαστικό δείκτη, ως αποτέλεσμα του οποίου είναι η παραγωγή πολύ καλών

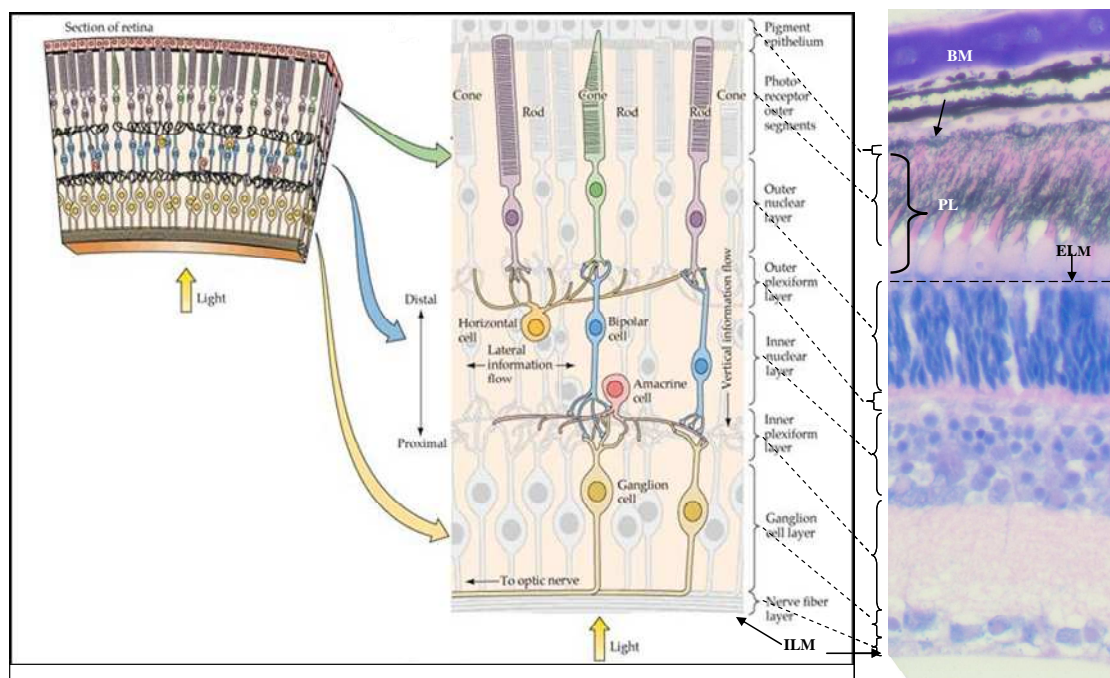
εικόνων ακόμα και στην περιφέρεια (Fernald and Wright, 1983). Ο κεντρικός πυρήνας του φακού είναι μια σκληρή σφαίρα από πυκνές πρωτεΐνες, ο οποίος έχει ομοιόμορφο διαθλαστικό δείκτη με αποτέλεσμα να παράγει σφαιρικές παρεκκλίνουσες εικόνες. Όμως, επειδή προστίθεται συνεχώς καινούργιος ιστός στην επιφάνεια του φακού, ο οποίος έχει μικρότερο διαθλαστικό δείκτη από ότι ο πυρήνας κυρίως λόγω της μικρής περιεκτικότητας του σε πρωτεΐνες (Fernald and Wright, 1983), δημιουργείται, από μέσα προς τα έξω, ένας βαθμιδωτός διαθλαστικός δείκτης, ο οποίος διατηρείται καθώς ο φακός αυξάνει σε μέγεθος. Καθώς τα κύτταρα προστίθενται στην επιφάνεια του φακού, εκείνα που γειτνιάζουν με τα κύτταρα του πυρήνα χάνουν νερό και συμπυκνώνονται συνεχώς μεγαλώνοντας έτσι τον σφαιρικό κεντρικό πυρήνα του φακού. Φαίνεται ότι η αύξηση του πάχους του φλοιού του φακού ίσως δρα διορθωτικά στον βαθμιδωτό διαθλαστικό δείκτη (Fernald, 1989; Fernald and Wright, 1983).

Ο αμφιβληστροειδής στο μάτι των ψαριών αποτελεί την δομή, η οποία θα λάβει τα οπτικά σήματα και στην συνέχεια μέσω του οπτικού νεύρου θα μεταφερθούν στον εγκέφαλο για την περαιτέρω ανάλυση τους. Στα ψάρια ο αμφιβληστροειδής δεν έχει αγγεία. Το αίμα φτάνει στα τριχοειδή αγγεία του χοριοειδή (χοριοτριχοειδή-choriocapillaris) και στη συνέχεια από μικρές οπές οδηγείται στο μελάχρουν επιθήλιο του αμφιβληστροειδούς προμηθευόντάς το με τις περισσότερες ουσίες. Εξωτερικά του χοριοτριχοειδούς συχνά βρίσκεται ένας χοριοειδής αδένας που έχει σχήμα ημισελήνου και λειτουργεί ως ρυθμιστής της ροής των θρεπτικών ουσιών (Copeland, 1980).

3.1.5. Η οργάνωση του αμφιβληστροειδή

Ο αμφιβληστροειδής των ψαριών αποτελείται από διαφορετικές στοιβάδες τοποθετημένες στο πίσω μέρος του οφθαλμού οι οποίες, από τον σκληρό χιτώνα προς το υαλώδες σώμα (εικόνα στοιβάδων) είναι διαδοχικά οι εξής (Εικ. 30): Η μεμβράνη του Bruch (BM), το μελάχρουν επιθήλιο (pigment epithelium, RPE), η στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων (photoreceptor layer, PL), η εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα (outer nuclear layer, ONL) που αποτελείται από τους πυρήνες των κωνίων και των ραβδίων, η εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα (outer plexiform layer, OPL), ή εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα (inner nuclear layer, INL) που έχει τα δίπολα, τα οριζόντια, και τα βραχύινα

κύτταρα, η εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα (inner plexiform layer, IPL) και η στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων (ganglion cell layer, GCL). Υπάρχουν επίσης και τα κύτταρα του Müller που εκτείνονται σε όλο το πλάτος του νευρικού τμήματος του αμφιβληστροειδούς. Το όριο των κυττάρων αυτών προς την περιοχή του σκληρού χιτώνα ονομάζεται έξω αφοριστική μεμβράνη (external limiting membrane, ELM) ενώ προς την περιοχή του υαλώδους σώματος ονομάζεται έσω αφοριστική μεμβράνη (internal limiting membrane, ILM) (Walls, 1967).



Εικόνα 30. Εγκάρσια τομή αμφιβληστροειδούς όπου παρουσιάζονται σε σχηματική αναπαράσταση η πορεία του φωτός, η κάθετη και πλευρική μεταφορά των οπτικών σημάτων, καθώς και οι διάφορες στοιβάδες αλλά και οι διάφοροι τύποι κυττάρων που την αποτελούν (πηγή: www.thebrain.mcgill.ca) σε αντιστοιχία με τομή από τον οφθαλμό νύμφης κρανίου. PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, BM = μεμβράνη του Bruch

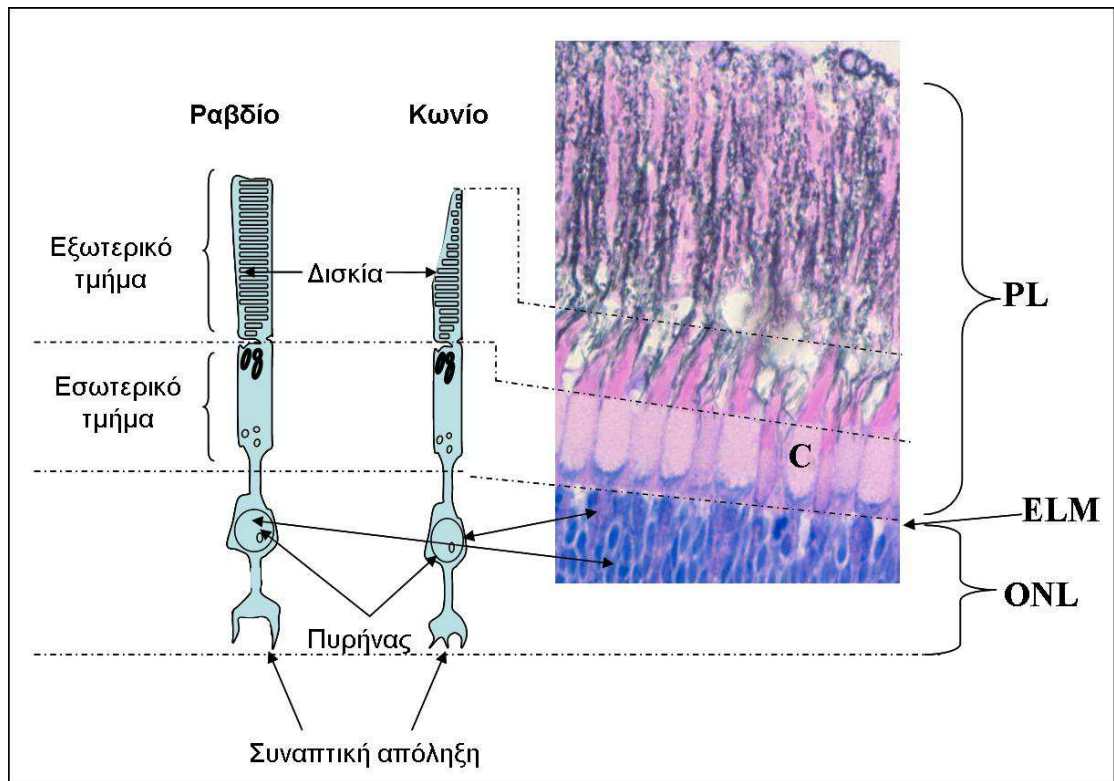
Η **μεμβράνη του Bruch (BM)** περιγράφηκε αρχικά το 1884 ως μια διαχωριστική δομή του μελάχρον επιθηλίου του αμφιβληστροειδούς από το «choriocapillaris» (Kunz, 2004). Στα ενήλικα χορδωτά γενικότερα η BM αποτελείται από 5 υποστοιβάδες: τη βασική μεμβράνη, το εσωτερικό στρώμα κολλαγόνου, το ελαστικό στρώμα, το εξωτερικό στρώμα κολλαγόνου και το βασικό στρώμα του «choriocapillaris». Μελέτες έχουν αποκαλύψει την ύπαρξη ισχυρού δεσμού μεταξύ της BM και του μελάχρον επιθηλίου (RPE), με ίνες κολλαγόνου. Παρόλα αυτά οι έως τώρα μελέτες έχουν δείξει ότι στα ψάρια υπάρχουν τρία στρώματα στην BM. Η λειτουργική σημασία της BM είναι να παρέχει συνοχή, επισύναψη και σύνδεση για το RPE. Επίσης δρα και ως επιλεκτικό φίλτρο των θρεπτικών ουσιών μεταξύ του

αμφιβληστροειδούς και των τριχοειδών του χοριοειδούς χιτώνα (choriocapillaris) όπως προαναφέρθηκε (Deary and Burnside, 1986; Ennis and Kunz, 1984a).

Το μελάγχρον επιθήλιο (RPE) εμπεριέχει σωματία μελανίνης σφαιρικού και επιμήκους σχήματος. Τα τελευταία κινούνται προς το υαλώδες σώμα κατά την διάρκεια της ημέρας, προστατεύοντας τα ραβδία από το φως, και αντίθετα, προς τον **σκληρό χιτώνα**, το βράδυ. Αυτή η διαδικασία είναι γνωστή και ως κινητικότητα του αμφιβληστροειδούς. Τα σφαιρικά σωματία δεν αλλάζουν θέση. Το RPE διαμεσολαβεί στην ροή των θρεπτικών και απορριπτέων προϊόντων μεταξύ του choriocapillaris και του αμφιβληστροειδούς (Kunz, 2004).

Η **στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων** (PL) αποτελείται από ραβδία, τα οποία λειτουργούν σε χαμηλές εντάσεις φωτός, και διάφορους τύπους κωνίων (εικόνα κωνία ραβδία), τα οποία συνδέονται με την έγχρωμη όραση (Kunz, 2004). Στα περισσότερα ψάρια ο αμφιβληστροειδής είναι διπλός, δηλαδή αποτελείται από ραβδία και κωνία, με τα ψάρια που διαβιούν σε οικοσυστήματα με χαμηλό φωτισμό να έχουν περισσότερα ραβδία παρά κωνία. Απλός αμφιβληστροειδής (ραβδία μόνο) συναντάται σε βαθύβια, νυκτόβια και σπηλαιόβια ψάρια (Kunz, 2004) ενώ σε κάποια βαθύβια είδη έχουν παρατηρηθεί ομαδοποιημένα ραβδία (Locket, 1970).

Οι φωτοϋποδοχείς έχουν λάβει το όνομα τους από το σχήμα των εξωτερικών τμημάτων τους, το οποίο είναι κυλινδρικό, μακρόστενο και με μορφή ραβδίου στα ραβδία και κωνικό στα κωνία (Εικ. 31).



Εικόνα 31. Εγκάρσια σχηματική αναπαράσταση της μορφολογίας των ραβδίων και των κωνίων σε αντιστοιχία με τομή από τον οφθαλμό νέμφης κρυνίου. Στην τελευταία είναι εμφανή μόνο τα κωνία ενώ τα ραβδία λόγω του μεγέθους του δεν είναι εμφανή. ONL = εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη.

Η πρώτη περιγραφή των κυττάρων αυτών έγινε στα μέσα του δέκατου ένατου αιώνα από τον Müller, ενώ μια δεκαετία αργότερα ο Schültze ανακάλυψε ότι οι κώνοι λειτουργούν κατά τη διάρκεια της ημέρας σε έντονο φως και τα ραβδία κατά τη διάρκεια της νύχτας σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού (Munz, 1971). Τα κωνία έχουν την τάση να λειτουργούν και να προσφέρουν πληροφορίες που στην πλειονότητα σχετίζονται με την χρωματική όραση, ενώ σε αντίθεση τα ραβδία παρέχουν πληροφορίες για μόνο χαμηλής ανάλυσης μονοχρωματικές εικόνες. Το μήκος των κωνίων είναι συνδεδεμένο με τη φασματική τους ευαισθησία. Τα μικρότερα κωνία απορροφούν σε μικρότερα μήκη κύματος φωτός ενώ τα μεγαλύτερα σε μεγαλύτερο (Lythgoe, 1979). Δυο ανεξάρτητες ομάδες ερευνητών (Marc and Spearling, 1976a; b; Stell and Harosi, 1976) περιέγραψαν τέσσερις διαφορετικούς τύπους μονών κωνίων στον αμφιβληστροειδή του χρυσόψαρου, οι οποίοι ταξινομήθηκαν σύμφωνα με την ορολογία που είχε ορισθεί από παλαιότερη μελέτη (Stell and Lightfoot, 1975). Έτσι ταξινομήθηκαν σε μακρά μονά (LS) και μονά βραχεία κωνία (SS), στα υπερβραχεία μονά κωνία (MS) και σε μια ποικιλία από επιμήκη μικρά κωνία (MLS). Αργότερα επιβεβαιώθηκε η παρουσία τριών τυπικών κλάσεων μονών κωνίων (LS, SS, MS)

στον αμφιβληστροειδή του *Rutilus rutilus* (Downing et al., 1986), ενώ σε επόμενες εργασίες προσδιορίστηκαν τρεις διαφορετικοί τύποι κωνίων στον αμφιβληστροειδή της πέστροφας (*Salmo irideus*), οι οποίοι, με βάση το σχήμα και το μέγεθος τους ονομάστηκαν μικρά, ενδιάμεσα και μεγάλα μονά κωνία (Kusmic et al., 1993).

Εκτός από τα διαφόρου μήκους μονά κωνία (μεγάλα, μεσαία και πολύ μικρά) υπάρχουν και τα διπλά (σε ζεύγη), των οποίων τα μονά μέλη μπορεί να είναι ίσα ή ανισομεγέθη και τα οποία διευθετούνται συχνά σε μωσαϊκό. Στον κυπρίνο *Scardinius erythrophthalmus*, το 50% των κωνίων είναι διπλά (Scholes, 1975). Επίσης, σε μεγάλο αριθμό ειδών, έχουν βρεθεί τριπλά αλλά και τετραπλά κωνία, τα οποία λόγω της συχνότητας εμφάνισής τους δεν μπορεί να θεωρηθούν ως ανωμαλία κατασκευής (Kusmic and Gualtieri, 2000). Έτσι, στον κυπρίνο το μεγαλύτερο τμήμα του αμφιβληστροειδή εμπεριέχει τριπλά και τετραπλά κωνία (Lyall, 1956).

Στα άνισα διπλά κωνία, τα μακρύτερα μέλη ονομάζονται κύρια και τα μικρότερα βοηθητικά. Κατά μήκος των διπλών κωνίων παρεμβάλλονται έξι εσωτερικές υποεπιφανιακές μεμβράνες. Μελέτες έδειξαν ότι τα δύο μέλη των διπλών κωνίων στον αμφιβληστροειδή της *Tinca tinca* και άλλων ειδών είναι λειτουργικά συνδεδεμένα (συνεργάζονται) (Marchiafava et al., 1985; Marchiafava, 1986). Η συνεργασία αυτή διατηρείται ακόμα και αν τα κωνία αποσυνδεθούν από τους ποδίσκους τους. Παρόλα αυτά δεν έχουν εντοπιστεί συνδετήρια ανοίγματα μεταξύ των εσωτερικών τμημάτων των διπλών κωνίων στα είδη *Tinca tinca* και *Carassius auratus* (Cantino et al., 1986).

Τα ραβδία λειτουργούν καλύτερα σε αμυδρό φως και βρίσκονται σε συναθροίσεις, ώστε να μπορούν να συλλάβουν σήματα ακόμα και με μικρές διακυμάνσεις του φωτός. Στο είδος *Polyodon spatula* και στο γατόψαρο *Ictalurus* sp. είναι μακριά και πολύ λεπτά ενώ σε άλλα ψάρια, όπως η γλώσσα, είναι μακριά και λιγότερο λεπτά (Kunz, 2004). Στα βαθύβια ψάρια αλλά και σε είδη που διαβιούν σε μικρότερα βάθη διευθετούνται σε σειρές. Το εξωτερικό τμήμα των ραβδίων είναι μεγαλύτερο από εκείνο των κωνίων, συνδέεται με το εσωτερικό τμήμα με μικρές βλεφαρίδες (Kunz, 2004).

Οι **φωτοχρωστικές** των ραβδίων στα ψάρια είναι η ροδοψίνη και η πορφυροψίνη. Ο τύπος της χρωστικής στα κωνία εκτιμάται με μικροσπεκτροφωτομετρία (MSP) και πραγματοποιείται με άμεση μέτρηση της απορρόφησης της οπτικής χρωστικής σε κάθε φωτοϋποδοχέα (Kunz, 2004). Τα περισσότερα είδη ψαριών είναι τρι-χρωματικά (MacNichol et al., 1978) άλλα είναι

δυ-χρωματικά, όπως η *Trachinus vipera* (Bowmaker and Kunz, 1985) και άλλα τετρα-χρωματικά και συμπεριλαμβάνουν και υπεριώδεις (UV) υποδοχείς (Bowmaker, 1990). Για παράδειγμα τα ψάρια που διατρέφονται με ζωοπλαγκτονικούς οργανισμούς έχουν ευαισθησία και στο υπεριώδες φως (Browman et al., 1994; Loew et al., 1993; Losey et al., 2003). Το ζωοπλαγκτόν απορροφά και στο υπεριώδες φάσμα φωτός, έτσι τα ψάρια που έχουν φωτοϋποδοχείς ευαίσθητους και στο υπεριώδες φάσμα φωτός μπορούν να εντοπίζουν το ζωοπλαγκτόν ευκολότερα, ειδικότερα όταν αυτό βρίσκεται μπροστά από φωτεινά υπόβαθρα. Τα ψάρια που δεν τρέφονται με πλαγκτόν συχνά χάνουν την ευαισθησία αυτή στο υπεριώδες φάσμα φωτός (Siebeck and Marshall, 2001). Η υπεριώδης ευαισθησία μπορεί να ποικίλει κατά τη διάρκεια της οντογένεσης και είναι δυνατόν να χαθεί μετά από το στάδιο του ιχθυδίου ή κατά την φάση του ενήλικου ατόμου (Beaudet et al., 1993; Beaudet et al., 1997; Bowmaker and Kunz, 1987; Kunz, 1987; Kusmic et al., 1993; Novales Flamarique, 2000; Novales Flamarique and Hawryshyn, 1996). Επίσης, έχει παρατηρηθεί, ότι μπορεί να μεταβληθεί ανάλογα και με την κατάσταση αναπαραγωγικής ωρίμανσης στα ενήλικα αφού, αναπαραγωγικά ώριμοι σολομοί εμφανίζονται να έχουν μεγαλύτερο αριθμό κωνίων ευαίσθητων στο υπεριώδες φάσμα από αυτούς που δεν είναι ώριμοι αναπαραγωγικά (Beaudet et al., 1997), γεγονός που οδηγεί στην υπόθεση ότι αυτά τα κωνία (ευαίσθητα στην υπεριώδη ακτινοβολία) μπορεί να επανεμφανίζονται πριν ή κατά την αναπαραγωγική περίοδο (Beaudet et al., 1997).

Η MSP στον αμφιβληστροειδή των ψαριών διευκολύνεται από το γεγονός ότι οι διάφοροι τύποι των κωνίων τους είναι μορφολογικά διαφορετικοί. Πολλά είδη ψαριών έχουν δύο τύπους μονών κωνίων, τα μακριά και τα κοντά, και κατασκευαστικά ίσα και άνισα διπλά κωνία (Kunz, 2004). Τα κοντά μονά κωνία συνήθως παρατηρείται να απορροφούν στα μικρά μήκη κύματος φωτός, τα πολύ μικρά εξ αυτών στο υπεριώδες, και τα μεγαλύτερα στα μεγαλύτερα μήκη φωτός. Οι διπλοί κώνοι μπορεί να αποτελούνται από ίσα ή άνισα μονά κωνία και ανάλογα να έχουν όσον αφορά τις φωτοχρωστικές που αντιστοιχούν σε κάθε μέγεθος κωνίων. Δηλαδή ίσα μεγάλα διπλά κωνία μπορεί να έχουν φωτοχρωστικές που το μέγιστο της απορρόφησης τους μπορεί να είναι το ίδιο για κάθε μονό μέλος τους (π.χ. κόκκινο/κόκκινο) ενώ άνισα διπλά κωνία μπορεί να έχουν διαφορετικά μέγιστα μήκη απορρόφησης των φωτοχρωστικών τους (π.χ. κόκκινη/πράσινη) (Kunz, 2004). Οι φωτοϋποδοχείς που βρίσκονται στον αμφιβληστροειδή απορροφούν φωτόνια και

μεταδίδουν αυτήν την ενέργεια με μορφή ηλεκτρικών σημάτων, τα οποία μέσω του οπτικού νεύρου φτάνουν στον εγκέφαλο.

Η εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα (ONL) αποτελείται από τους πυρήνες των ραβδίων και των κωνίων. Συνήθως, οι πυρήνες των κωνίων έχουν σχήμα οβάλ και χρωματίζονται ασθενέστερα σε σχέση με τους πυρήνες των ραβδίων, οι οποίοι έχουν σχήμα κυκλικό. Οι πυρήνες των ραβδίων διατάσσονται κάτω από του πυρήνες των κωνίων και προς το υαλώδες σώμα (Kunz, 2004).

Στην **εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα (OPL)**, τα ραβδία και τα κωνία έχουν τις συναπτικές τους απολήξεις, οι οποίες έρχονται σε επαφή με τους δέκτες των οριζοντίων και των δίπολων κυττάρων που βρίσκονται στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα (INL). Οι απολήξεις των ραβδίων είναι σφαιρικού συνήθως σχήματος με μία συναπτική σύνδεση ενώ οι απολήξεις των κωνίων έχουν σχήμα ποδίσκου με περισσότερες από μία συναπτικές συνδέσεις. Σύζευξη εμφανίζεται και μεταξύ των φωτοϋποδοχέων και ονομάζεται τελοδεντρία (telodentria) (Kunz, 2004).

Στην **εσωτερική -κοκκώδη στοιβάδα (INL)**, υπάρχουν τα οριζόντια, τα δίπολα και τα βραχύνα κύτταρα.

Τα **οριζόντια κύτταρα** (horizontal cells) διευθετούνται σε στρώματα, καταλαμβάνοντας περισσότερο την περιοχή προς τον σκληρό χιτώνα. Τα οριζόντια κύτταρα συνδέονται άμεσα με τις απολήξεις των φωτοϋποδοχέων στην ONL (Kunz, 2004). Επειδή τα οριζόντια κύτταρα συνδέονται πλευρικά με πολλά ραβδία, κωνία και δίπολα κύτταρα ο ρόλος τους είναι να περιορίζουν την δραστηριότητα των γειτονικών κυττάρων. Αυτή η επιλεκτική καταστολή των κεντρικών νευρικών σημάτων καλείται πλευρική καταστολή και έχει σαν σκοπό την αύξηση της οξύτητας των αισθητηρίων σημάτων. Το φως, όταν φτάνει στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς, δεν έχει σε όλα τα σημεία την ίδια ένταση, οπότε μπορεί να φωτίζει μερικούς υποδοχείς περισσότερο και άλλους πολύ λιγότερο. Τα οριζόντια κύτταρα με το να καταστέλλουν τα σήματα από τους υποδοχείς που είναι λιγότερο φωτισμένοι, εξασφαλίζουν, ότι μόνο σήματα από πολύ καλά φωτισμένους φωτοϋποδοχείς θα φτάσουν στα γαγγλιακά κύτταρα, βελτιώνοντας έτσι την αντίθεση αλλά και κυρίως την ποιότητα των οπτικών ερεθισμάτων (Kunz, 2004).

Τα **δίπολα κύτταρα** (bipolar cells) συνδέουν τους φωτοϋποδοχείς με τα γαγγλιακά κύτταρα. Ωστόσο, λαμβάνουν δεδομένα, μέσω των συνάψεων τους με τα οριζόντια κύτταρα, οργανώνοντας δεκτικά πεδία. Τα δίπολα κύτταρα είναι εύκολα αναγνωρίσιμα λόγω των μικρο-δομικών ιδιαιτεροτήτων τους δηλαδή το οδοντωτό

περίγραμμα, τα μεγάλα μιτοχόνδρια και την ομογένεια που παρουσιάζουν. Έχουν συναπτικές απολήξεις οι οποίες, σε αντίθεση με τις απολήξεις των φωτοϋποδοχέων, είναι κοντύτερες (Kunz, 2004). Κάθε διπολικό κύτταρο λαμβάνει άμεσα σήματα μέσω συναπτικών συνδέσεων από τους φωτοϋποδοχείς. Επιπρόσθετα, εκτός από τις άμεσες συνδέσεις με τους φωτοϋποδοχείς, κάθε διπολικό κύτταρο λαμβάνει σήματα και από τις πλευρικές νευρικές συνδέσεις του με τα οριζόντια κύτταρα. Τα οριζόντια κύτταρα είναι συνδεδεμένα γύρω από την κεντρική ομάδα των δίπολων κυττάρων που λαμβάνουν άμεσα σήματα από τους φωτοϋποδοχείς. Ως αποτέλεσμα αυτού το δεκτικό πεδίο των δίπολων κυττάρων παρουσιάζει ένα κεντρικό δεκτικό πεδίο, το οποίο συνθέτει τις πληροφορίες που ταξιδεύουν κατευθείαν από τους φωτοϋποδοχείς στα δίπολα κύτταρα και ένα περιφερικό δεκτικό πεδίο στο οποίο συνθέτονται οι πληροφορίες που φτάνουν δια μέσου των οριζοντίων κυττάρων.

Τα **βραχύνια κύτταρα** (amacrine cells) τοποθετούνται στην περιοχή του υαλώδους σώματος της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας, ενώ μερικά συναντώνται σε στρώσεις και στο στρώμα των γαγγλιακών κυττάρων (εκτοπισμένα βραχύνια κύτταρα). Τα βραχύνια κύτταρα στο στρώμα των γαγγλιακών κυττάρων διαφέρουν από τους κοινούς νευρώνες από την εμφανή έλλειψη άξονα. Τα βραχύνια κύτταρα έχουν συνάψεις με απολήξεις στα δίπολα κύτταρα, με δενδρίτες γαγγλιακών κυττάρων καθώς και με άλλα βραχύνια κύτταρα. Έτσι, με εξαίρεση τους φωτοϋποδοχείς, τα βραχύνια κύτταρα είναι σε επαφή με όλες τις κλάσεις των νευρώνων του αμφιβληστροειδούς (Kunz, 2004), παρουσιάζουν μεγάλη μορφολογική διαφοροποίηση και απασχολούν ένα εντυπωσιακό αριθμό νευροδιαβιβαστών. Τα κυτταρικά τους σώματα τοποθετούνται στην εσωτερική πυρηνική στοιβάδα (INL), ενώ οι συναπτικές τους απολήξεις τοποθετούνται στο εσωτερικό (IPL). Με τη σύνδεση των βραχύνιων κυττάρων με τα δίπολα κύτταρα δημιουργείται μια εναλλακτική άμεση διαδρομή του οπτικού σήματος προς τα γαγγλιακά κύτταρα (Kunz, 2004).

Τα **κύτταρα του Müller (MC)** καλύπτουν όλο το βάθος του αμφιβληστροειδούς. Οι μικρο-ακτινωτές πορείες των MC εισβάλλουν στο OPL και στην IPL καθώς και στο στρώμα των γαγγλιακών κυττάρων. Οι πορείες των MC είναι εύκολα διακριτές λόγω της μεγάλης συγκέντρωσης κοκκίων γλυκογόνου. Τα μιτοχόνδρια δεν έχουν ενδομιτοχονδριακά κοκκία και τα κυστίδια τους περιορίζονται κυρίως στην περιφέρεια. Προς την περιοχή του σκληρού χιτώνα, μεταξύ των

φωτοϋποδοχέων και του χώρου συμπλοκής τους, προεξέχουν μακριές μικρολάχνες (Kunz, 2004).

Η εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα (IPL) αντιπροσωπεύει τη συναπτική περιοχή, η οποία περιέχει τους συναπτικούς άξονες των δίπολων κυττάρων, των βραχύνων κυττάρων και των MC με δενδρίτες των γαγγλιακών κυττάρων (Kunz, 2004).

Η στοιβάδα **των γαγγλιακών κυττάρων** (ganglia cells) αποτελείται από τα γαγγλιακά κύτταρα. Οι νευράξονες των γαγγλιακών κυττάρων σχηματίζουν το οπτικό νεύρο που μεταφέρει όλες τις οπτικές πληροφορίες από τον αμφιβληστροειδή στον εγκέφαλο (Kunz, 2004).

3.1.6. Η μετατροπή των φωτονίων σε οπτικό σήμα.

Η μετατροπή του σήματος σε εικόνα γίνεται χάρις σε ένα μηχανισμό διαμέσου του οποίου η ενέργεια των φωτονίων μετατρέπεται, μέσα στο κύτταρο του φωτοϋποδοχέα, σε ηλεκτρική πόλωση, η οποία καταλήγει στην αποστολή ή την αναστολή νευρικών σημάτων στον εγκέφαλο δια μέσου του οπτικού νεύρου. Συνοπτικά η μετατροπή του φωτεινού σήματος στους φωτοϋποδοχείς των κωνίων και των ραβδίων στον αμφιβληστροειδή των χορδωτών ακολουθεί την εξής πορεία (Cote, 2008; Ripps, 2010; Shichida and Matsuyama, 2009): όταν ένα φωτόνιο φτάσει σε ένα ραβδίο ή κωνίο η ενέργεια που έχει απορροφάται από ένα από τα 100 εκατομμύρια μόρια της πρωτεΐνης «ροδοψίνη» που υπάρχουν σε αυτό. Αυτό γίνεται εφικτό χάρις στην ύπαρξη μια μορφής βιταμίνης A η οποία, στο σκοτάδι, είναι εγκλωβισμένη μέσα στο μόριο της ροδοψίνης ενώ στο φως πυροδοτεί αλυσιδωτές και συνεχείς αντιδράσεις. Έτσι αρχικά προκαλείται αλλαγή στη στερεοδιάταξη της πρωτεΐνης A, η οποία με τη σειρά της επιφέρει αλλαγή στη στερεοδιάταξη της ροδοψίνης, γεγονός που ενεργοποιεί μια πρωτεΐνη της οικογένειας G, η οποία διασπά ένα μόριο, το κυκλικό GMP. Η συγκέντρωση του κυκλικού GMP στο κύτταρο ελέγχει τη λειτουργία των καναλιών από τα οποία τα ιόντα εισέρχονται και εξέρχονται από αυτό. Στο σκοτάδι η συγκέντρωση του GMP είναι μεγάλη, τα κανάλια ιόντων ανοιχτά και τα θετικά φορτισμένα ιόντα νατρίου και καλίου μπαίνουν ελεύθερα στο κύτταρο. Η παρουσία φωτός, η οποία οδηγεί στη διάσπαση και άρα την μείωση της συγκέντρωσης του κυκλικού GMP στο κύτταρο, έχει ως αποτέλεσμα το κλείσιμο των καναλιών και την αλλαγή του ηλεκτρικού δυναμικού του κυττάρου (το οποίο τώρα γίνεται αρνητικότερο). Η αλλαγή αυτή μειώνει τη συγκέντρωση του

νευροδιαβιβαστή που απελευθερώνεται από το ραβδί ή το κωνίο στο επόμενο νευρικό κύτταρο, ενημερώνοντας το έτσι για την πρόσληψη φωτός που έχει προηγηθεί.

Οι πληροφορίες που συλλέγουν οι φωτοϋποδοχείς ταξιδεύουν δια μέσου του αμφιβληστροειδή προς τα δίπολα και έπειτα στα γαγγλιακά κύτταρα. Σε κάθε στάδιο, κατά μήκος αυτού του άμεσου οπτικού μονοπατιού, τα οπτικά σήματα τροποποιούνται από την δραστηριοποίηση πλευρικών (παράλληλων) συνδέσεων που πραγματοποιούν τα οριζόντια και βραχύινα κύτταρα. Συνεπώς, η ανάλυση του οπτικού σήματος πραγματοποιείται αρχικά από την αμφιβληστροειδή (Kunz, 2004).

3.1.7. Φωτοπική και σκοτοπική όραση

Ανάλογα με τις φωτεινές συνθήκες που επικρατούν στο περιβάλλον διακρίνουμε την όραση σε φωτοπική, σκοτοπική όραση και μεσοτοπική, με την τελευταία να ορίζεται ως η διαβάθμιση μεταξύ της φωτοπικής και της σκοτοπικής όρασης (Rader et al., 2007).

Κατά τη διάρκεια της ημέρας ο αμφιβληστροειδής των ψαριών λειτουργεί με την φωτοτοπική όραση και τα κωνία αποτελούν το μεγαλύτερο μέσο λήψης οπτικών σημάτων. Όταν το φως μειώνεται, ο αμφιβληστροειδής υπόκειται σε μορφολογικές αλλαγές και μεταβάλλεται προς την σκοτοπική όραση. Η σκοτοπική όραση η οποία είναι προσαρμοσμένη στο σκοτάδι, παράγεται από ένα αριθμό ηλεκτροφυσιολογικών και βιοχημικών αλλαγών που πραγματοποιούνται στον αμφιβληστροειδή (Bowmaker, 1990; Wagner, 1990). Το παραπάνω πραγματοποιείται διαμέσου του μηχανισμού της κινητικής ανταπόκρισης του αμφιβληστροειδούς (Guma'a, 1982), όπου τα κωνία συμπύσσονται προς τα πίσω, και τα ραβδία εκτείνονται προς τα εμπρός (ο μηχανισμός αναλύθηκε σε προηγούμενη παράγραφο). Η σκοτοπική όραση είναι δυνατή όταν επαρκής αριθμός φωτονίων προσπέσει στον αμφιβληστροειδή ώστε να προκληθεί η νευρική διέγερση (Partridge, 1990). Μέγιστη ευαισθησία σε χαμηλές εντάσεις φωτός έχει ορισθεί ως, ο ελάχιστος αριθμός φωτονίων που απαιτείται ώστε ένα πλήρως προσαρμοσμένο ζώο σε σκοτάδι να δείξει μια οποιαδήποτε συμπεριφορά ανταπόκρισης (Douglas and Hawryshyn, 1990).

Η **οπτική οξύτητα** καθορίζεται από την σχέση μεταξύ της διάταξης των κωνίων, της εστιακής απόστασης από τον φακό και την σχέση του αριθμού των κωνίων με υψηλότερους στην σειρά νευρώνες. Στα ψάρια, η οπτική οξύτητα των

ματιών (ή η αναλυτική ισχύς) ορίζεται ως η μικρότερη γωνία που στοιχηματίζουν στο μάτι δύο ίδια αντικείμενα σε παράλληλη τοποθέτηση ώστε να μπορούν να διακριθούν ως ξεχωριστά αντικείμενα (Douglas and Hawryshyn, 1990). Η οπτική οξύτητα μετριέται με βαθμούς γωνιακού τόξου (Neave, 1984) και στη μεγιστοποίηση της συμβάλει η ύπαρξη μεγάλου αριθμού κυττάρων κωνίων ανά μονάδα επιφανείας του αμφιβληστροειδούς καθώς και μικρός λόγος σύγκλισης (συνάθροισης) των κωνίων στα γαγγλιακά κύτταρα (η αναλογία κωνίων προς γαγγλιακά κύτταρα να είναι μικρή). Η οπτική οξύτητα αυξάνει κατά την διάρκεια της ανάπτυξης και της επέκτασης του αμφιβληστροειδούς στα ψάρια, γιατί παρά το γεγονός της συνεχούς γένεσης νευρικών κυττάρων που συμβαίνει στα περιθώρια του αμφιβληστροειδούς, βαθμιαία προστίθενται νέα κωνία στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς, (Fernald, 1985; Johns and Easter, 1977; Lyall, 1957). Μελέτες συμπεριφοράς που συσχετίζονται με την οπτική οξύτητα επιβεβαιώνουν ότι η οπτική οξύτητα αυξάνει συγχρόνως με την αύξηση του σώματος και κατά συνέπεια και του μεγέθους του ματιού των ψαριών (Breck and Gitter, 1983; Hairston et al., 1982; Neave, 1984; Rahmann et al., 1979; Wright and O'Brien, 1982).

Για την **σκοτοπική ευαισθησία** υπεύθυνα είναι κυρίως τα ραβδία, τα οποία αναπτύσσονται μετά τα κωνία και συχνά εμφανίζονται με την αλλαγή του ενδιαίτηματος από την πελαγική στην βενθική φάση διαβίωσης. Η προσθήκη των ραβδίων γίνεται κατά μήκος όλης της επιφάνειας του αμφιβληστροειδούς από πρόδρομα βλαστικά κύτταρα που συνεχώς δημιουργούνται στην περιοχή της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (ONL) (Blaxter and Jones, 1967a; Johns and Fernald, 1981; Raymond and Rivlin, 1987). Η αύξηση του αριθμού των ραβδίων και του βαθμού συνάθροισης τους στα γαγγλιακά κύτταρα και στα κύτταρα της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας υποδηλώνουν αύξηση της σκοτοπικής ευαισθησίας (Pankhurst et al., 2002; Shand, 1997).

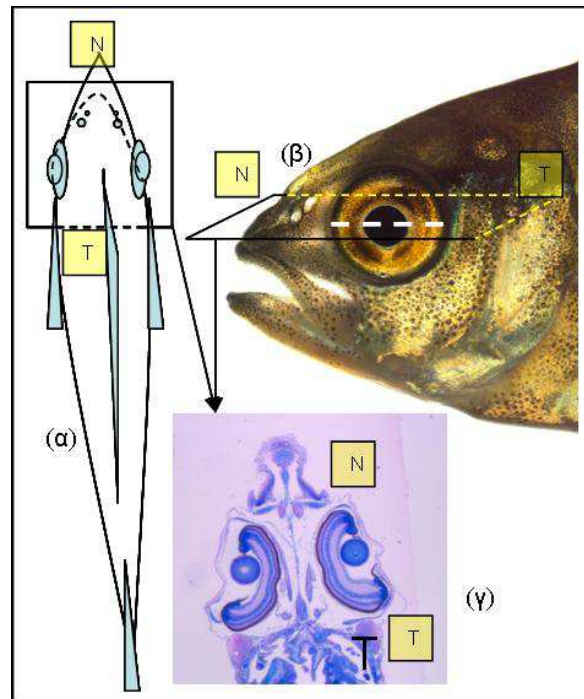
3.1.8. Έχουν τα ψάρια την ικανότητα να διακρίνουν διαφορετικά χρώματα;

Το 1964 οι Marks και McNichol διεξήγαγαν φασματοφωτομετρικές μετρήσεις σε μονά κωνία στο χρυσόψαρο (*Carassius auratus*) και κατέληξαν στο συμπέρασμα, ότι είχε τρεις διαφορετικούς τύπους κωνίων στον αμφιβληστροειδή του που απορροφούσαν σε μήκη κύματος που αντιστοιχούν στο μπλε, το πράσινο και το

κόκκινο. Η διεξαγωγή πειραμάτων συμπεριφοράς αποκάλυψε ότι το χρυσόψαρο είχε την ικανότητα να διακρίνει αντικείμενα με τα παραπάνω χρώματα, υποστηρίζοντας έτσι τη θεωρία της τριχρωματικής όρασης (Ingle, 1971). Πιο πρόσφατη έρευνα έδειξε, ότι τα ψάρια έχουν την ικανότητα να διακρίνουν διαφορετικά χρώματα ή πιο συγκεκριμένα να αντιλαμβάνονται τη διαφορά μεταξύ δύο αποχρώσεων (Fernald, 1993). Προφανώς τα ερεθίσματα που εκπέμπουν οι φωτοϋποδοχείς δεν περιέχουν καμία πληροφορία για το χρώμα αλλά όμως η πληροφορία αυτή διαμορφώνεται από τη συντονισμένη συνεργασία του εγκεφάλου και του αμφιβληστροειδούς κατά τη σύγκριση των απολήξεων των φωτοϋποδοχέων που έχουν διαφορετική φασματική ευαισθησία (Lythgoe, 1986).

3.2. ΥΛΙΚΑ & ΜΕΘΟΔΟΙ

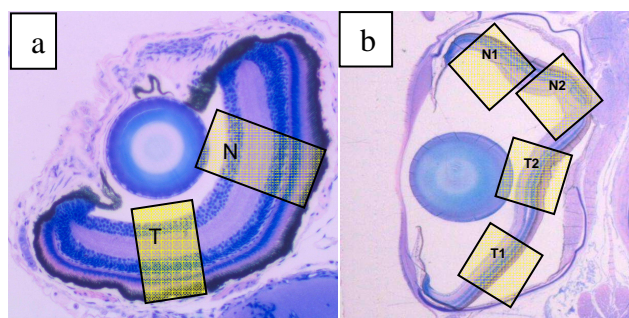
Η οντογένεση των διαφορετικών δομών που συνιστούν τον αμφιβληστροειδή και η ποσοτική διαφοροποίηση των δομών αυτών στην διάρκεια της εκτροφής



Εικόνα 32. α) Σχηματική αναπαράσταση της θέσης των ιστολογικών τομών. β) και τοποθέτηση της (λευκή διακεκομμένη γραμμή) στον οφθαλμό νεαρού ιχθυοδίου μαγιάτικου (34 ημερών) γ) φωτογραφία ενδεικτική της τελικής ιστολογικής τομής που στην συνέχεια αναλύθηκε. N: περιοχή προς το σύστημα της όσφρησης, T: περιοχή προς τον κορμό του σώματος.

πραγματοποιήθηκαν και στα τρία είδη με μελέτη ιστολογικών τομών ατόμων (βλέπε ημέρες δειγματοληψίας; πίνακας 2). Για κάθε ημέρα δειγματοληψίας, ένα μάτι (δεξί) από τέσσερα διαφορετικά άτομα χρησιμοποιήθηκε. Τα δείγματα είχαν μονιμοποιηθεί κατά τρόπο ώστε οι τομές να είναι εγκάρσιες (Εικ. 32). Οι τομές είχαν κατεύθυνση από την περιοχή των οσφρητικών πόρων (Εικ. 32: N) προς την περιοχή του σώματος (Εικ. 32: T) των ψαριών. Για η μελέτη

της οντογένεσης των διαφορετικών δομών του αμφιβληστροειδούς έγινε σε φωτογραφίες που πάρθηκαν κάτω από μικροσκόπιο. Στην συνέχεια οι



Εικόνα 33. Μάτι από νύμφες μαγιάτικου την 5^η ημέρα (a) και την 36^η ημέρα (b). Τα πλαίσια υποδηλώνουν τις περιοχές που μελετήθηκαν και στις οποίες μετρήθηκαν οι διάφορες δομές του αμφιβληστροειδούς.

μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με την χρήση του συστήματος ανάλυσης εικόνας Image j. Αρχικά ο αμφιβληστροειδής φωτογραφήθηκε σε όλο του το μήκος σε μεγέθυνση x40. Τέλος με την με βοήθεια του συστήματος ανάλυσης εικόνας Image j έγιναν όλες οι μετρήσεις σε επιλεγμένες φωτογραφίες όπως

αναφέρεται σε παρακάτω παράγραφο.

Για τη μελέτη επιλέχθηκαν διαφορετικές περιοχές μήκους 100 μm και πλάτους που εμπεριείχε πάντοτε όλες τις στοιβάδες του αμφιβληστροειδή των νυμφών (Εικ.

33). Στις περισσότερες των περιπτώσεων οι περιοχές κάλυπταν συνολικό μήκος που κυμαινόταν από 60 έως 90 % του συνολικού μήκους του αμφιβληστροειδούς.

Στις δειγματοληψίες που έλαβαν χώρα μεταξύ της 3^{ης} και 16^{ης} ημέρας (Πιν. 2) οι σχετικές μετρήσεις έγιναν σε δύο μόνο περιοχές του αμφιβληστροειδή διότι το μάτι ήταν σχετικά μικρό και κατά συνέπεια το συνολικό μήκος μελέτης του αμφιβληστροειδή ήταν περιορισμένο. Σε αυτές τις περιπτώσεις οι μετρήσεις κάλυπταν έως και το 90% του συνολικού μήκους του αμφιβληστροειδή. Η μια περιοχή (N) ήταν προς την περιοχή των οσφρητικών πόρων (Nasal) και η δεύτερη (T) ήταν η περιοχή προς τον κορμό του σώματος των νυμφών (Temporal) (Εικ 31a). Μετά την 16^η ημέρα, όπου ο αμφιβληστροειδής και στα τρία είδη είχε μεγαλώσει αρκετά, ο αριθμός των περιοχών που μελετήθηκαν αυξήθηκε σε τέσσερις, δυο προς κάθε κατεύθυνση (δηλαδή μια εξωτερική (N1 και T1) και μια εσωτερική περιοχή (N2 και T2, Εικ. 31 b).

Ο προσδιορισμός των διαφορετικών δομών έγινε βάση οπτικής αναγνώρισης και όχι αυτόματα από το πρόγραμμα ανάλυσης εικόνας προκειμένου να μηδενιστεί κάθε πιθανότητα σύγχυσης και λάθους. Έτσι αφού κάθε δομή εντοπιζόταν οπτικά, σημειώνονταν και αυτόματα γίνονταν καταμέτρηση με την βοήθεια του συστήματος ανάλυσης εικόνας.

Οι μετρήσεις που πραγματοποιηθήκαν αφορούσαν:

- Στο μήκος της διαμέτρου του φακού (mm).
- Στον αριθμό των κωνίων, των πυρήνων των ραβδίων, καθώς και τα οριζόντια, τα δίπολα, τα βραχύνα και τα γαγγλιακά κύτταρα.
- Σε τρία διαφορετικά σημεία, κατά μήκος κάθε περιοχής που μελετήθηκε (N, T ή N1,N2,T1,T2), μετρήθηκε το πλάτος (mm) όλων των ξεχωριστών στοιβάδων κυττάρων που υπάρχουν στον αμφιβληστροειδή.

Υπολογίστηκαν επίσης

- οι λόγοι ραβδίων προς κωνία,
- ο βαθμός συνάθροισης (σύγκλισης) των ραβδίων προς γαγγλιακά κύτταρα, ο βαθμός συνάθροισης των ραβδίων προς τον συνολικό αριθμό κυττάρων της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας
- ο βαθμός συνάθροισης των ραβδίων προς τα δίπολα κύτταρα.
- ο βαθμός συνάθροισης των κωνίων προς γαγγλιακά κύτταρα
- τέλος υπολογίστηκε και η γωνία που αναφέρεται στην ιστολογική οπτική οξύτητα.

Η διάμετρος του ματιού μετρήθηκε με το σύστημα ανάλυσης εικόνας από φωτογραφίες που είχαν παρθεί από τις νύμφες κατά την διάρκεια της εκτροφής.

Η ιστολογική οπτική οξύτητα (η αναλυτική ισχύς) υπολογίστηκε με βάση τη καθολικής αποδοχής μεθοδολογία του (Neave, 1984).

Βάση αυτής της μεθοδολογίας, υποτίθεται ότι η οπτική οξύτητα περιορίζεται από την πυκνότητα των κωνίων στον αμφιβληστροειδή. Τότε όταν μια εικόνα που περιλαμβάνει ένα πλαίσιο από λευκές και μαύρες μπάρες προβάλλεται στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς θα πρέπει να είναι αναγνωρίσιμη από τον οργανισμό όταν οι λευκές (φωτεινές) μπάρες της εικόνας πέφτουν σε εναλλασσόμενες γραμμές κωνίων που διαχωρίζονται από μονές γραμμές αδιέγερτων κωνίων (μαύρες μπάρες). Τότε η γωνία της οπτικής οξύτητας (α) δίδεται από τον τύπο $\sin(\alpha) = c/f$. Όπου α είναι η ελάχιστη γωνία διαχωρισμού των κωνίων, c είναι η απόσταση μεταξύ των κέντρων γειτονικών κωνίων και f είναι το εστιακό μήκος του φακού. Συνεπώς σύμφωνα με την παραπάνω μεθοδολογία μετριέται ο αριθμός των κωνίων (d) σε μήκος 100 μ m του αμφιβληστροειδή. Τότε το αντίστροφο του γινομένου ($10d$) δίδει την απόσταση διαχωρισμού των κωνίων (c) σε mm. Όμως κατά την διάρκεια της ιστολογικής διαδικασίας το μάτι των νυμφών υπόκειται σε συνολική συρρίκνωση περίπου κατά 10% (Neave, 1984). Οπότε για να διορθωθεί η απόκλιση τιμών μεταξύ των συντηρημένων και μη οφθαλμών (ζωντανές νύμφες ψαριών) η παραπάνω σχέση θα πρέπει να πολλαπλασιάζεται με τον συντελεστή 1,11 ο οποίος διορθώνει την απόσταση διαχωρισμού των κωνίων στα ζωντανά πλέον άτομα. Το εστιακό μήκος του φακού (f) υπολογίζεται με το πολλαπλασιασμό της ακτίνας του φακού (r) με το 2,55 (Matthiessen's ratio; (Matthiessen, 1882)). Τα παραπάνω μετατρέπουν την αρχική εξίσωση $\sin(\alpha) = c/f$ ως εξής: $\sin(\alpha) = 1.11/(10d \times 2.55r)$ (Neave, 1984).

Για τον υπολογισμό της οπτικής οξύτητας χρησιμοποιήθηκε ο μέσος αριθμός κωνίων από τις διαφορετικές περιοχές του αμφιβληστροειδούς από κάθε άτομο και η ακτίνα του φακού στο δείγμα που μελετήθηκε κάθε φορά.

Η τελική τιμή ήταν η μέση τιμή που προέρχονταν από τα τέσσερα άτομα ($n=4$) που εξετάστηκαν από κάθε ημέρα δειγματοληψίας. Η τιμή για κάθε άτομο ήταν ο μέσος όρος τιμών που προέρχονταν από τις δυο ή τέσσερις διαφορετικές περιοχές μελέτης του αμφιβληστροειδούς αντίστοιχα.

3.2.1. Ανάλυση και στατιστική επεξεργασία των δεδομένων.

Για κάθε είδος ξεχωριστά έγινε στατιστική ανάλυση με σκοπό να εντοπιστούν οι διαφορές μεταξύ των ειδών αλλά και ο τρόπος εξέλιξη των τιμών της κάθε παραμέτρου κατά την διάρκεια του χρόνου εκτροφής. Αρχικά πραγματοποιήθηκε σύγκριση των τιμών όλων των δειγματοληψιών μεταξύ τους (στην πορεία του χρόνου) για κάθε είδος ξεχωριστά με μονο-παραγοντική ανάλυσης διακύμανσης (one-Way Anova). Σε όλες τις περιπτώσεις, έγινε έλεγχος των τιμών ως προς την κανονικότητα της κατανομής τους. Οι τιμές της κάθε παραμέτρου που μελετήθηκε αξιολογήθηκε με ανάλυση παλινδρομησης.

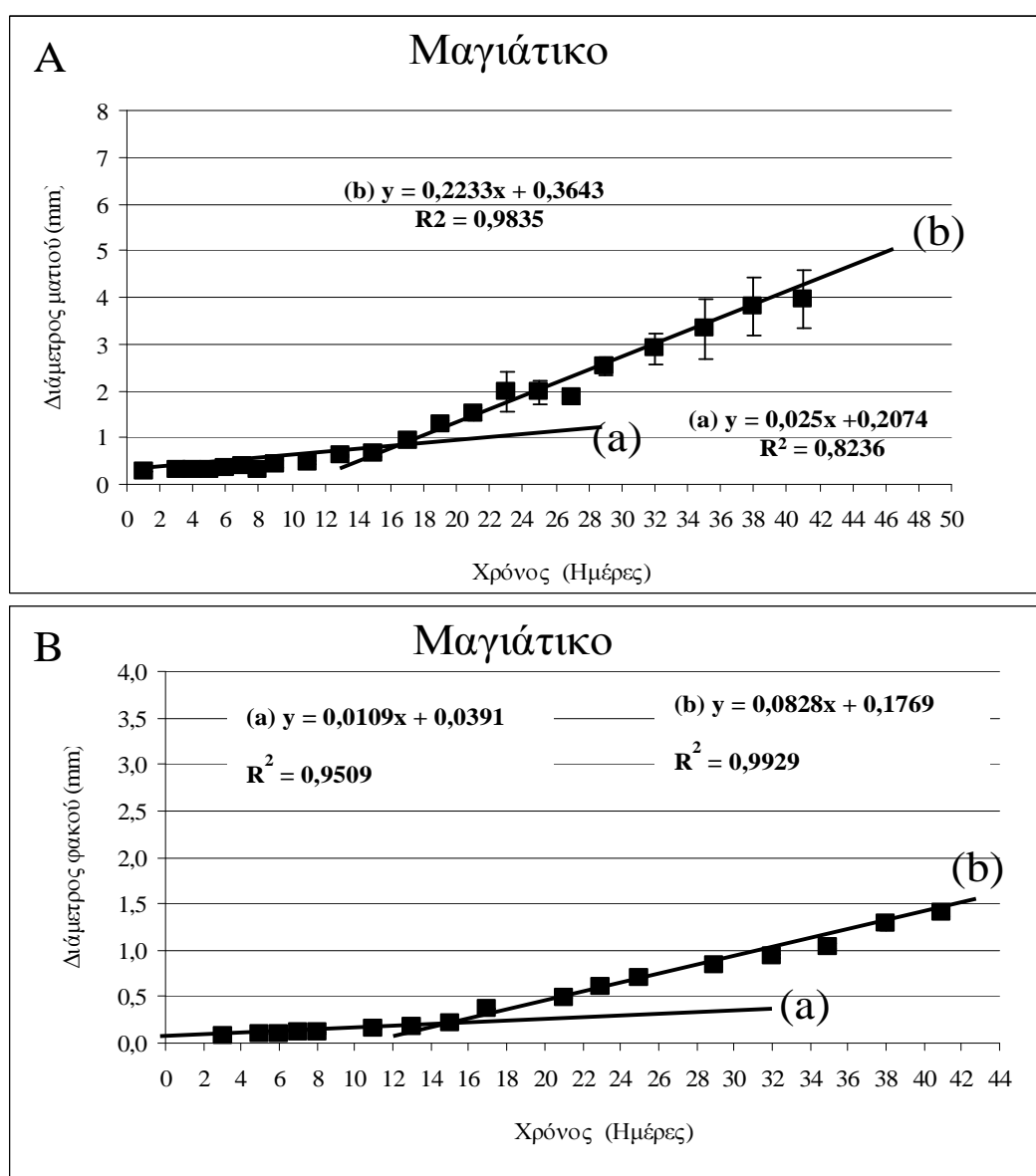
Στην συνέχεια, για κάθε παράμετρο, πραγματοποιήθηκε ενδοειδική σύγκριση των τιμών που ελήφθησαν μεταξύ των διαφορετικών αναπτυξιακών σταδίων (και στα διαφορετικά κοινά συνολικά μήκη για την περίπτωση της οπτικής οξύτητας). Το παραπάνω έγινε με την χρήση μονο-παραγοντικής ανάλυσης διακύμανσης (One – Way ANOVA ακολουθούμενο από το Tukey's Test σε επίπεδο σημαντικότητας $> 95\%$, $P < 0,05$).

Τέλος έγινε διαιδική σύγκριση των τιμών των παραμέτρων που μελετήθηκαν στα κοινά αναπτυξιακά τους στάδια. Προς τούτο χρησιμοποιήθηκε δι-παραγοντική ανάλυση διακύμανσης (Two Way ANOVA) με παράγοντες το αναπτυξιακό στάδιο και τα διαφορετικά είδη ακολουθούμενο από το Tukey's Test σε επίπεδο σημαντικότητας $> 95\%$, $P < 0,05$.

3.3 ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

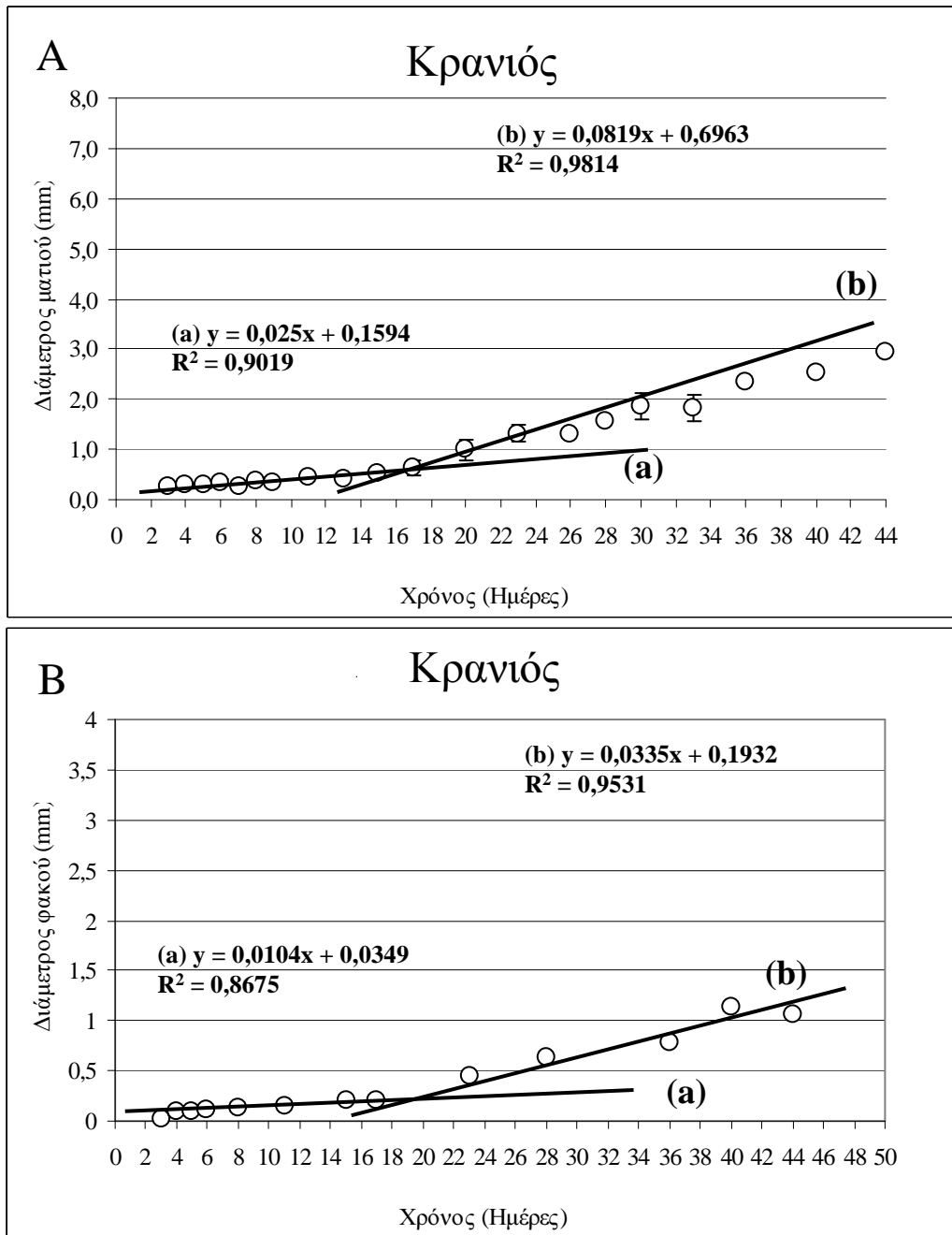
3.3.1 Μορφομετρία οφθαλμού

Στο μαγιάτικο η εξέλιξη της μορφομετρίας του ματιού και του φακού ακολουθεί ανάλογη πορεία με την εξέλιξη του σωματικού μήκους (προηγούμενο κεφάλαιο Εικ. 4). Έτσι παρουσιάζονται δύο περίοδοι όπου οι τιμές αυξάνονται ακολουθώντας γραμμικό μοντέλο και χαρακτηρίζονται από διαφορετικούς ρυθμούς αύξησης (κλίσεις: Εικ. 34).



Εικόνα 34. Εξέλιξη στο μαγιάτικο των τιμών της διαμέτρου του ματιού (A) και του φακού (B) και εξισώσεις που τις περιγράφουν.

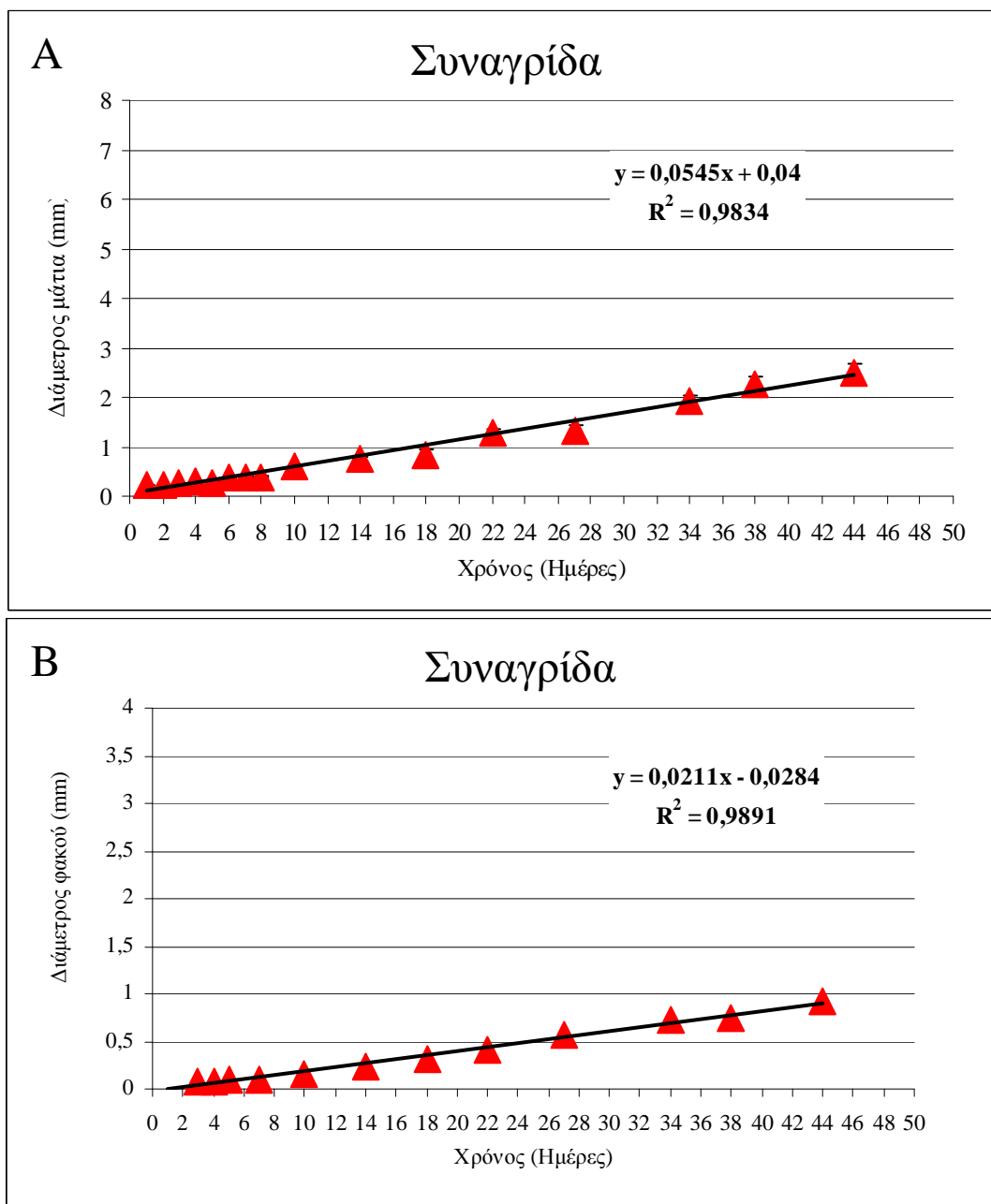
Στον κρανιό εμφανίζεται το ίδιο πρότυπο όπως και στο μαγιάτικο (Εικ. 35).



Εικόνα 35. Εξέλιξη στον κρανιό των τιμών της διαμέτρου του ματιού (A) και του φακού (B) και εξισώσεις που τις περιγράφουν.

Σε αντίθεση με τα προηγούμενα είδη, **στη συναγρίδα**, η πορεία της εξέλιξης της διαμέτρου του ματιού και του φακού περιγράφονται από μία και μοναδική

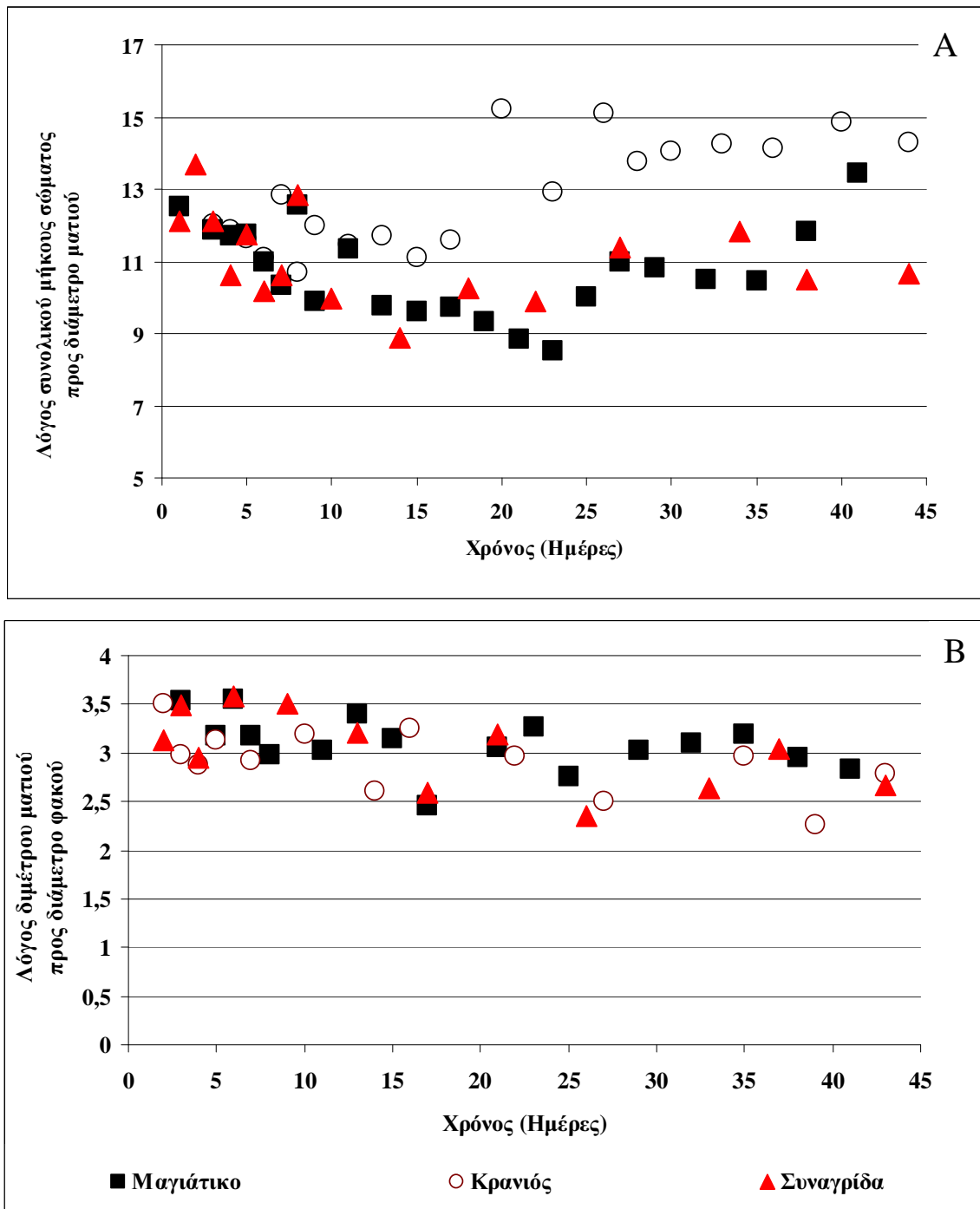
εξίσωση γραμμικής μορφής η οποία δείχνει σαφώς την αύξηση που επέρχεται στην πορεία του χρόνου (Εικ. 36).



Εικόνα 36. Εξέλιξη στην συναγρίδα των τιμών της διαμέτρου του ματιού (A) και του φακού (B) και εξισώσεις που τις περιγράφουν.

Συγκριτικά για τα τρία είδη ο λόγος του συνολικού μήκους του σώματος προς την διάμετρο του ματιού είναι μεγαλύτερος στον κraniό σε σχέση με τα άλλα δύο είδη (Εικ. 37A). Το μαγιάτικο και η συναγρίδα δεν διαφοροποιούνται μεταξύ τους ως προς αυτή την παράμετρο έως την 35^η ημέρα όπου ο λόγος αυτός τότε είναι

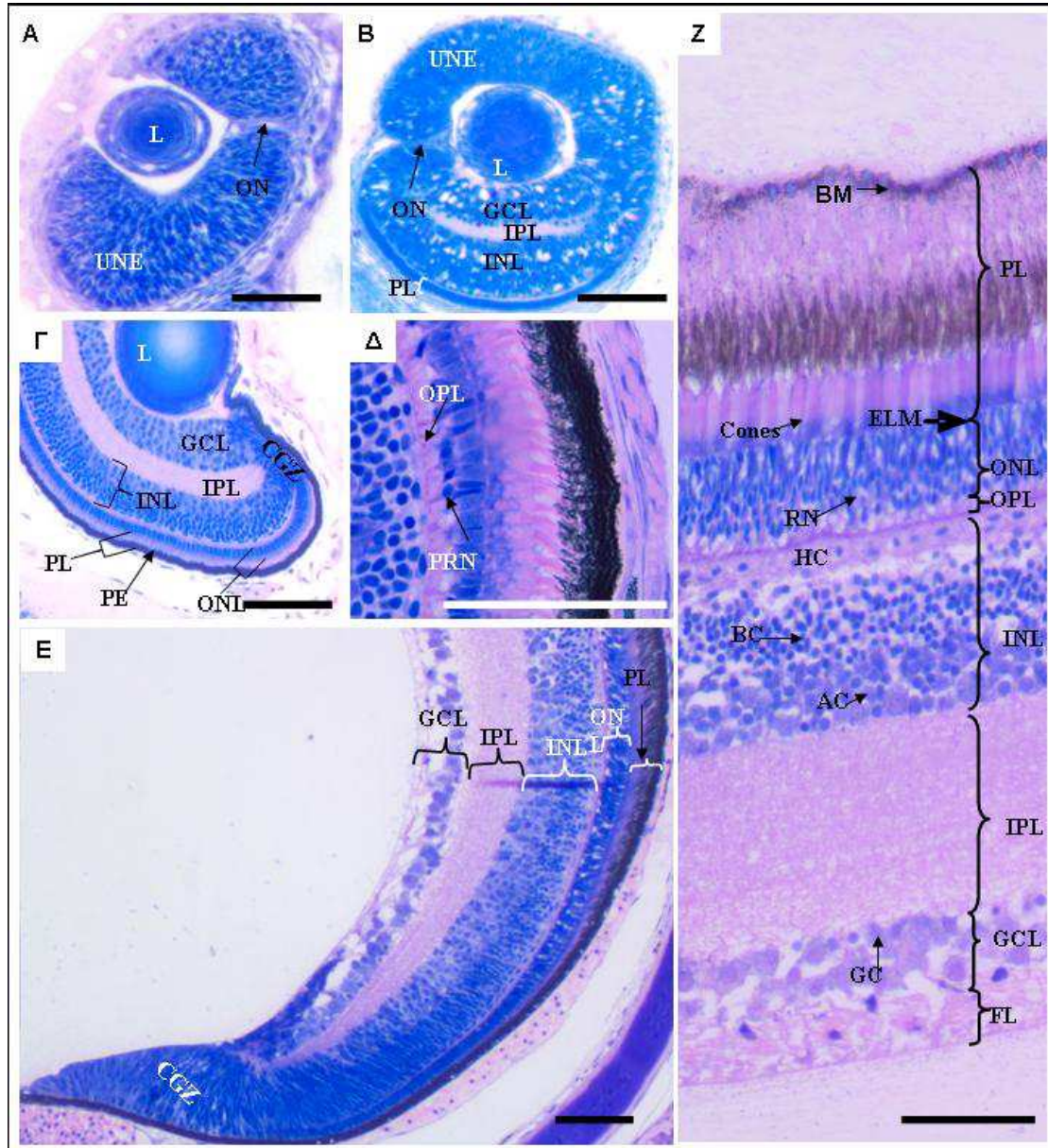
μεγαλύτερος στο μαγιάτικο σε σχέση με τη συναγρίδα. Αντίθετα, ο λόγος «διάμετρος ματιού/διάμετρο φακού» δεν παρουσιάζει διαφοροποιήσεις (Εικ. 37B).



Εικόνα 37. Εξέλιξη, για τα τρία είδη, στην πορεία του χρόνου: (A) του λόγου του συνολικού μήκους σώματος προς τη διάμετρο του φακού και (B) του λόγου της διαμέτρου του ματιού προς τη διάμετρο του φακού.

3.3.2 Οντογένεση οφθαλμού.

Στο μαγιάτικο την ημέρα της εκκόλαψης (Εικ. 38Α) οι διάφορες δομές του ματιού είναι αδιαμόρφωτες.



Εικόνα 38. Τομή ματιού νέμφης μαγιάτικου: (Α) στην εκκόλαψη (ημέρα 0), (Β) την 1^η ημέρα, (Γ) την 3^η ημέρα, (Δ) την 13^η ημέρα, (Ε) την 35^η ημέρα (Ζ) και την 41^η ημέρα. L = φακός, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, UNE = αδιαφοροποίητο νευρικό επιθήλιο του αμφιβληστροειδή, PE = μελάχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, ON = οπτικό νεύρο, CGZ = περιφερειακή βλαστική ζώνη, RN = πυρήνες ραβδίων Cones = κωνία, PRN = πρόδρομοι πυρήνες ραβδίων, GC = γαγγλιακά

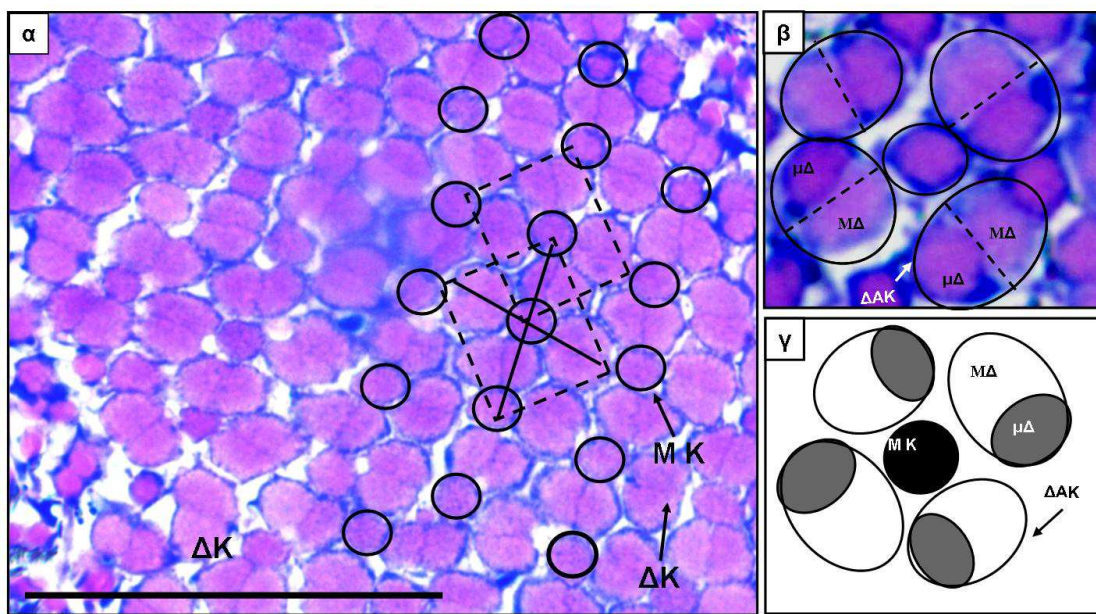
κύτταρα, AC = βραχύνια κύτταρα, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων, PRN = πρώτοι πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε 0,05 mm.

Η πρώτη διαφοροποίηση είναι ορατή αμέσως μετά την 1^η ημέρα (Εικ. 38B) όπου εμφανίζονται κατά σειρά, η στοιβάδα των γαγγλιακών κύτταρων (GCL), η εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα (IPL), η εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα (INL), η εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα (OPL), η εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα (ONL) με τους πρώτους πυρήνες των κυττάρων των κωνίων και η στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων (PL), όπου δεν έχει σχηματιστεί σε αυτήν ακόμη το μελάχρουν επιθήλιο. Από την 3^η ημέρα τα κωνία είναι πλήρως διακριτά καθώς και οι υπόλοιπες χαρακτηριστικές στοιβάδες που αποτελούν τον αμφιβληστροειδή (Εικ. 38Γ). Την ημέρα αυτή (α) εμφανίζεται στην περιφέρεια του αμφιβληστροειδούς η περιφερειακή βλαστική ζώνη (CGZ) η οποία διατηρείται καθ' όλη την διάρκεια της εκτροφής (Εικ. 38Γ), (β) διαφοροποιούνται τα κύτταρα της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (δίπολα, βραχύνια και οριζόντια) και είναι πλέον διακριτός ο διαχωρισμός τους και (γ) σχηματίζεται το οπτικό νεύρο. Την 13^η ημέρα, ένα δεύτερος πληθυσμός από περισσότερο σκουρόχρωμους πυρήνες των πρόδρομων πυρήνων των ραβδίων (PRN) γίνεται διακριτός στην εξωτερική πυρηνική στοιβάδα (ONL) κάτω από του πυρήνες των κωνίων οι οποίοι πληθαίνουν με την πάροδο του χρόνου (Εικ.38Δ). Σε αντίθεση με τα κωνία, τα ραβδία δεν είναι εύκολα ορατά στο χώρο των φωτοϋποδοχέων λόγω του λεπτού σχήματος τους. Ορατοί όμως είναι οι πυρήνες τους που δημιουργούνται και τοποθετούνται κάτω από του πυρήνες των κωνίων, στην εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα. Οι πυρήνες των κυττάρων των ραβδίων, μαζί με τον πληθυσμό των πυρήνων των κωνίων διαμορφώνουν την εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα (Εικ. 38Z).

Στις εγκάρσιες τομές παρατηρείται η διευθέτηση των διπλών και των μονών κωνίων πάνω στον αμφιβληστροειδή του μαγιάτικου (Εικ. 39α, 39β, 39γ). Τα μονά και τα διπλά κωνία δεν διασπείρονται τυχαία αλλά οργανώνονται σε μωσαϊκό, τύπου συνεχόμενων τετραγώνων. Κάθε τετράγωνο εμπεριέχει ένα μονό κωνίο στο κέντρο και σε κάθε μία από τις τέσσερις γωνίες του καθώς και 4 ζεύγη διπλά άνισα¹ κωνία. Οι δυο ευθείες που περνούν από την κοινή επιφάνεια επαφής των μονών μελών των κάθε δυο δπλών κωνίων, που βρίσκονται στις απέναντι πλευρές των τετράγωνων,

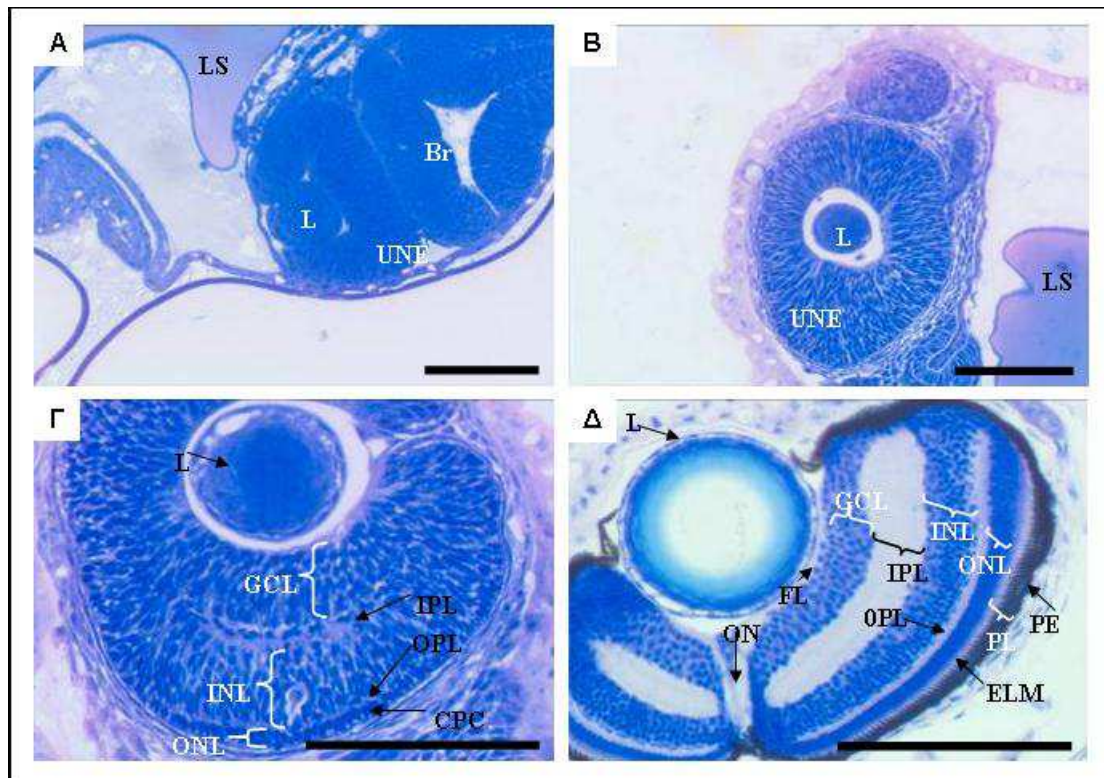
¹ Τα άνισα μέλη των διπλών κωνίων διακρίνονται οπτικά από τον διαφορετικό χρωματισμό τους. Επειδή υπάρχει κατά μήκος διαβάθμιση του χρωματισμού πάνω στα κωνία με το εσωτερικό τμήμα να χρωματίζεται πιο ελαφρά από ότι το τμήμα του φωτοϋποδοχέα (εξωτερικό τμήμα), σε εγκάρσια τομή ο διαφορετικός χρωματισμός στο ένα μέλος των δίπλων κωνίων υποδηλώνει ότι το ένα τμήμα βρίσκεται σε διαφορετικό επίπεδο άρα είναι άνισα.

τέμνονται. Έτσι φαίνεται ότι τα διπλά κωνία στο μαγιάτικο διευθετούνται σε δύο κατευθύνσεις περίπου κάθετες μεταξύ τους σε κάθε μία από τις οποίες εναλλάσσεται ένα ζεύγος διπλών κωνίων με ένα μονό.



Εικόνα 39. (α): Εγκάρσια τομή στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδή όπου διακρίνεται ο τρόπος διευθέτησης των μονών και διπλών κωνίων σε ιχθύδιο μαγιάτικου την 34^η ημέρα. Οι κύκλοι περιβάλλουν μονά κωνία. Τα τετράγωνα πλαίσια με τις διακεκομμένες πλευρές περιβάλλουν ένα μονό κωνίο στο κέντρο, τέσσερα στις γωνίες καθώς και τέσσερα ζεύγη διπλών άνισων κωνίων στις πλευρές. Οι διαγώνιες των τετραγώνων περνούν από το σημείο επαφής των μονών μελών δυο απέναντι διπλών κωνίων. 11β: Διευθέτηση των διπλών ίσων και άνισων κωνίων στο τετράγωνο μοτίβο που σχηματίζουν. 11γ: Σχηματική αναπαράσταση της διευθέτησης των μονών των διπλών ίσων και των διπλών άνισων κωνίων. MK = μονά κωνία, ΔK = διπλά κωνία, ΔAK = διπλό άνισο ζεύγος κωνίων με άνισα μέλη μονά κωνία, ΜΔ = μεγάλο μέλος των δίπλων άνισων κωνίων, μΔ = μικρό μέλος των διπλών άνισων κωνίων. Η μπάρα αντιστοιχεί σε διάστημα 0,05 mm.

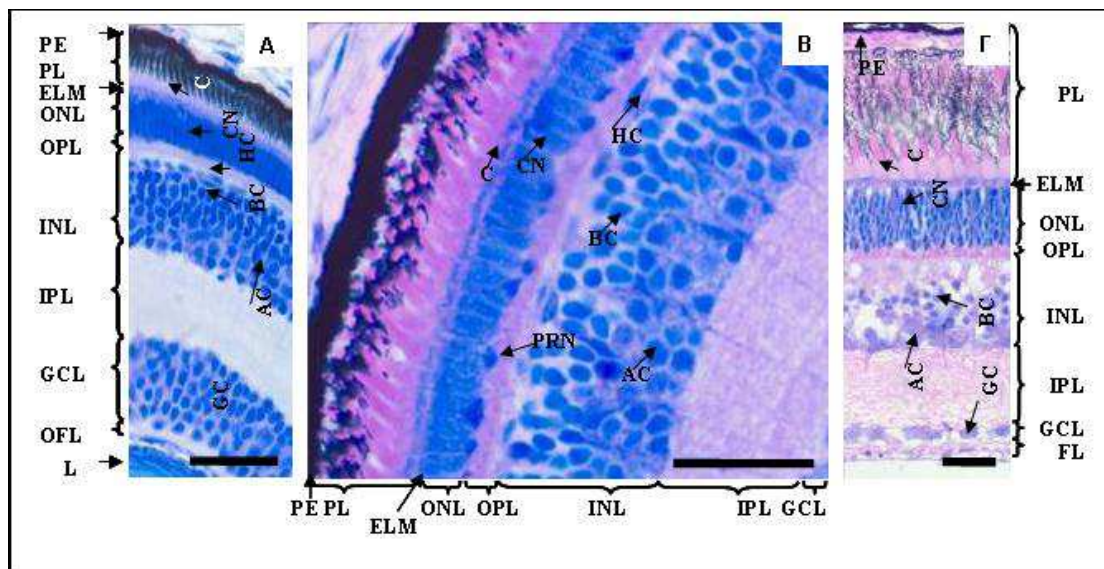
Στον κρανίο, όπως και στο μαγιάτικο, μια μέρα πριν την εκκόλαψη οι διάφορες δομές του ματιού είναι αδιαφοροποίητες. Ο φακός (L) απεικονίζεται με τα κύτταρα του χωρίς να είναι κρυσταλοποιημένα σε σφαιρική διάταξη (Εικ. 40A) ενώ τα αδιαφοροποίητα νευρικά κύτταρα του αμφιβληστροειδή (UNE) είναι τοποθετημένα με μορφή ημισφαιρίου στην εσωτερική περιφέρεια του ματιού (Εικ. 40A). Η ίδια κατάσταση παρατηρείται και στον αδιαφοροποίητο νευρικό ιστό που αποτελεί τον αμφιβληστροειδή (Εικ. 34B).



Εικόνα 40. Τομή ματιού νόμφης κρυνίου: (Α)μία μέρα πριν την εκκόλαψη, (Β) κατά την ημέρα της εκκόλαψης (ημέρα 0), Γ) την 1^η, και (Δ) την 3^η ημέρα. L = φακός, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL= εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL=εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, UNE = αδιαφοροποίητα νευρικό επιθήλιο του αμφιβληστροειδή, PE = μελάχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, LS= λεκιθικός σάκος, Br= εγκέφαλος, ON = οπτικό νεύρο. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε διάστημα 0,1 mm.

Την 1^η ημέρα αρχίζουν να οργανώνονται μερικές από τις στιβάδες που πρόκειται να σχηματιστούν στο κέντρο του αμφιβληστροειδούς (Εικ. 40Γ). Οι πρώτοι πυρήνες των κωνίων (CPC) τοποθετούνται στην εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα (ONL) (Εικ. 40Γ). Αμέσως μετά, εσωτερικά του αμφιβληστροειδή, διαγράφεται ο χώρος που πρόκειται να σχηματισθεί η εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα (OPL), όπου δημιουργούνται οι συνάψεις μεταξύ των κυττάρων των φωτοϋποδοχέων και αυτών της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (INL) (Εικ. 40Γ). Στη συνέχεια, διαφοροποιείται ο χώρος που πρόκειται να σχηματισθεί η εσωτερική στοιβάδα πυρήνων (INL) και μετά από αυτήν η εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα (IPL), όπου υπάρχουν οι συνάψεις των κυττάρων της INL με τα γαγγλιακά κύτταρα (Εικ. 40Γ). Τέλος διαγράφεται η στοιβάδα των γαγγλιακών κυττάρων GCL (Εικ. 40Γ). Η διαφοροποίηση των διαφορετικών κυτταρικών σχηματισμών στον αμφιβληστροειδή συνεχίζεται τις 2 επόμενες ημέρες ενώ την 3^η ημέρα η διαφοροποίηση των κυττάρων σε κάθε στοιβάδα του κεντρικού τμήματος του αμφιβληστροειδή είναι εμφανής (Εικ. 40Δ, 41Α). Εξωτερικά του αμφιβληστροειδή και προς την περιοχή του σκληρού

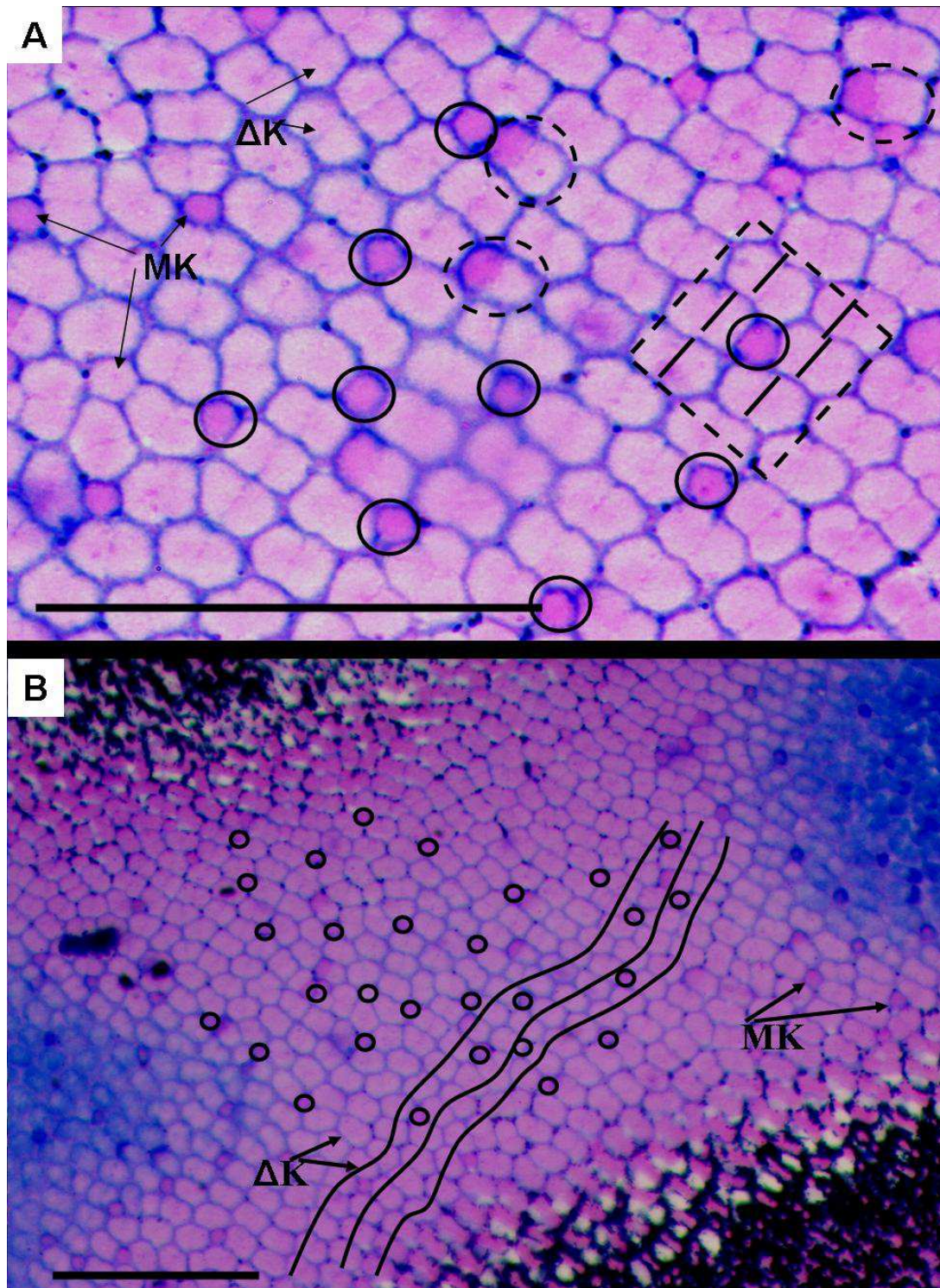
χιτώνα διακρίνεται το μελάχρουν επιθήλιο (PE), ενώ στη στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων PL παρατηρούνται τα κωνία των οποίων οι πυρήνες τοποθετούνται στην εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα (ONL: Εικ. 41A), δίπλα στην εξωτερική οριακή μεμβράνη (ELM). Αντίθετα, οι φωτοϋποδοχείς των ραβδίων δεν έχουν ακόμα σχηματισθεί δεδομένου ότι οι πυρήνες τους, οι οποίοι τοποθετούνται στην εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα (ONL), δεν είναι ορατοί. Αμέσως μετά την ELM, εσωτερικά του αμφιβληστροειδή τοποθετείται η εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα (OPL: Εικ. 41A) και ακόμα ενδότερα η εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα (INL), στην οποία έχουν αρχίσει να διαφοροποιούνται οι διαφορετικοί κυτταρικοί σχηματισμοί. Έτσι, από την πλευρά του σκληρού χιτώνα (από την πλευρά του OPL προς το IPL) αρχικά τοποθετούνται τα οριζόντια κύτταρα (HC) στη συνέχεια, με πιο σκούρο χρωματισμό παρουσιάζονται τα διπολικά κύτταρα (BC) και μετά τα βραχύνια κύτταρα (AC: Εικ. 41A), ενώ στη στοιβάδα των γαγγλιακών κυττάρων GCL παρατηρούνται τα γαγγλιακά κύτταρα (Εικ. 41A). Το σύνολο των οπτικών νευρικών ινών από τη γαγγλιακή στοιβάδα συγκεντρώνονται και σχηματίζουν το οπτικό νεύρο (Εικ. 40Δ) το οποίο συνδέεται με τον οπτικό λοβό του εγκεφάλου. Η διαφάνεια του φακού στο κέντρο είναι πλέον ορατή (Εικ. 40Δ).



Εικόνα 41. Τομή από μάτι νύμφης κρaniuού (A) την 3^η ημέρα (B) την 6^η ημέρα, (Γ) και την 44^η ημέρα. L = φακός, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, PE = μελάχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = βραχύνια κύτταρα, BC = διπολικά κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων C = κωνία, CN = πυρήνες κωνίων, PRN = πρώτοι πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε διάστημα 0,025 mm.

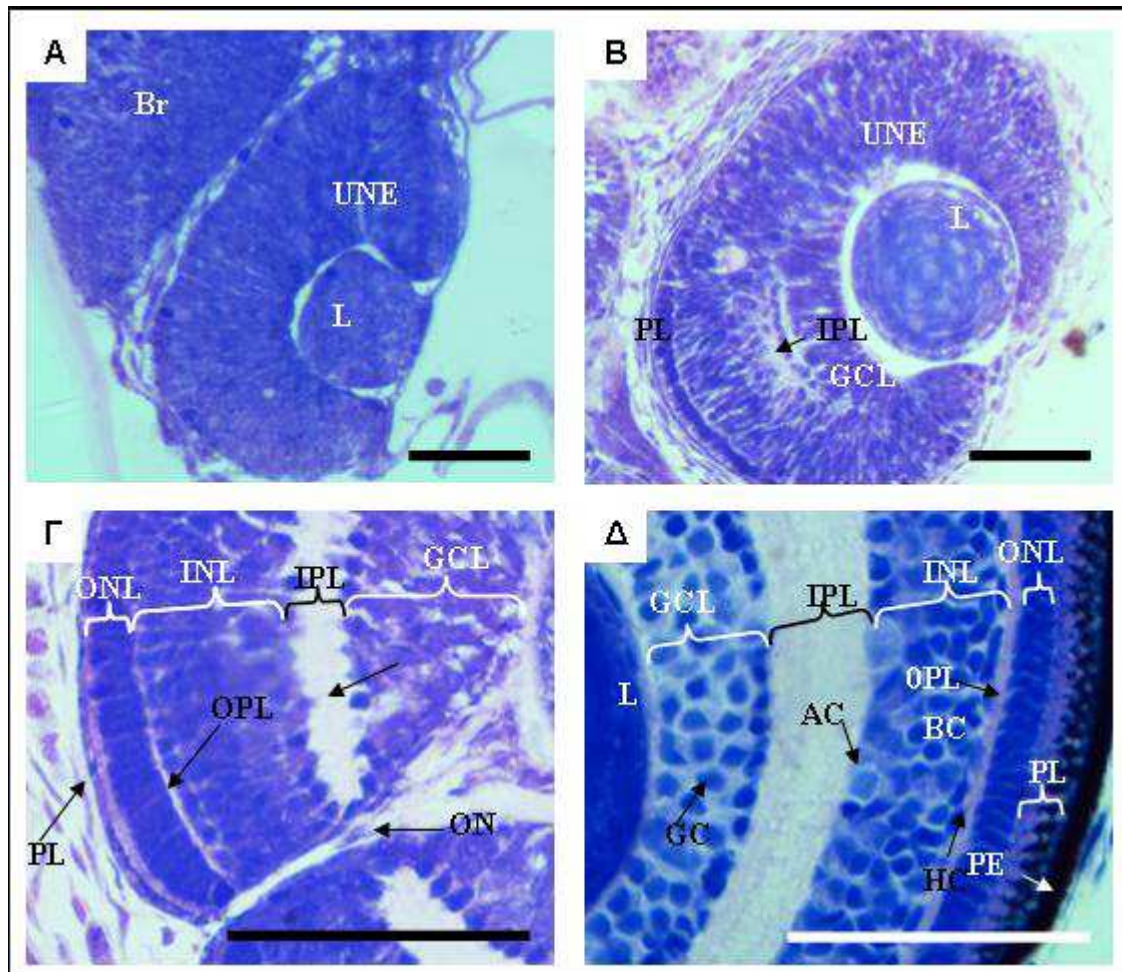
Την 6^η ημέρα, ένα δεύτερος πληθυσμός από περισσότερο σκουρόχρωμους πυρήνες (PRN) γίνεται διακριτός στην εξωτερική πυρηνική στοιβάδα (ONL: Εικ. 41B), οι οποίοι αυξάνουν σε αριθμό με την πάροδο του χρόνου (Εικ. 41Γ). Οι δομές αυτές είναι οι πυρήνες των κυττάρων των ραβδίων των οποίων το τμήμα των φωτοϋποδοχέων τους βρίσκεται στην αντίστοιχη στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων.

Χαρακτηριστική είναι η διευθέτηση των διπλών και μονών κωνίων πάνω στον αμφιβληστροειδή όπως φαίνεται την 34^η ημέρα (Εικ. 42A, 42B). Τα μονά κωνία διασπείρονται τυχαία στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδή ενώ τα ζεύγη των διπλών κωνίων τοποθετούνται σε σειρές (Εικ. 42B). Τα μονά κωνία περιβάλλονται από 3, 4 ή και 5 ζεύγη διπλών κωνίων (Εικ. 42A) τα οποία στην πλειοψηφία τους αποτελούνται από ίσα μονά μέλη.



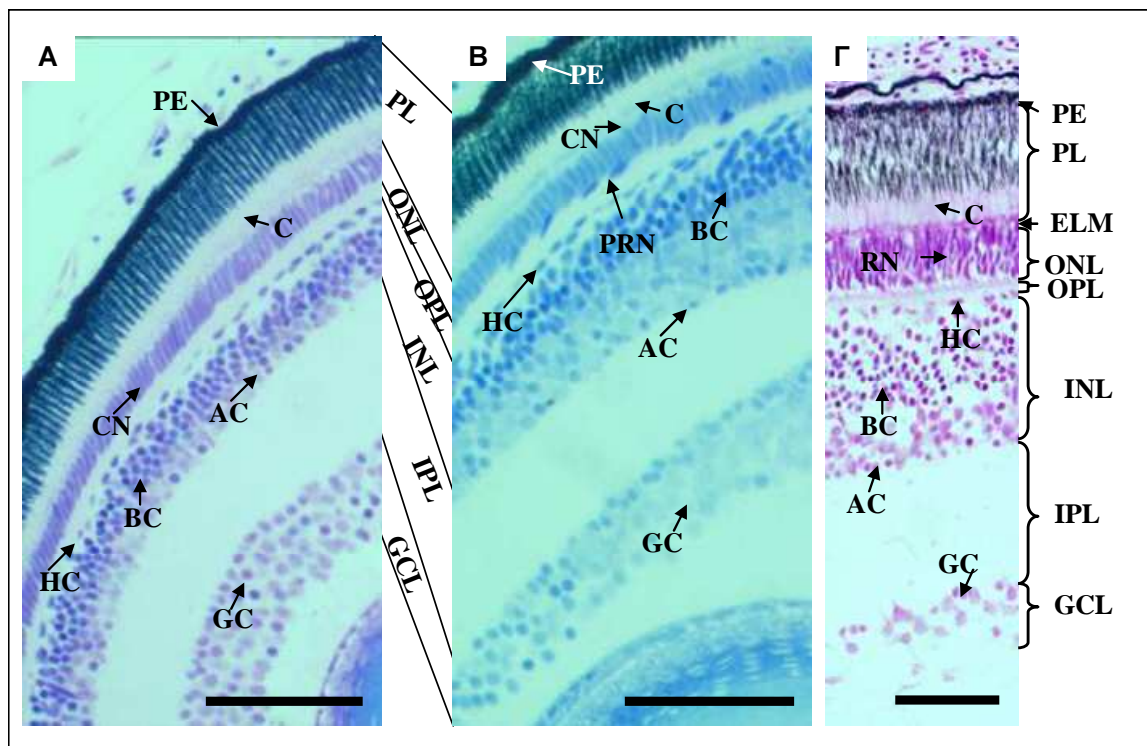
Εικόνα 42. Εγκάρσια τομή στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδή όπου φαίνεται ο τρόπος διευθέτησης των μονών και των διπλών κωνίων σε ιχθύδιο κρανίου την 34^η ημέρα. (Α) παρατηρείται η διασπορά μονών κωνίων μέσα στα διπλά. Οι κύκλοι με και χωρίς διακεκομμένη περιφέρεια εσωκλείουν μονά και ζεύγος άνισων διπλών κωνίων αντίστοιχα. Το παραλληλόγραμμο πλαίσιο εμπεριέχει ένα μονό κωνίο στο κέντρο και πέντε ζεύγη διπλών περιφερικά που εφάπτονται πάνω σε αυτό. Σε κάθε ζεύγος διπλών κωνίων οι μαύρες παράλληλες γραμμές οριοθετούν το κοινό σημείο επαφής των μονών μελών του κάθε ζεύγους των διπλών κωνίων. (Β) Οι κύκλοι εμπεριέχουν μονά κωνία. Οι τρεις γραμμές είναι τοποθετημένες πάνω στο κοινό σημείο επαφής των μελών των μονών κωνίων που εμπεριέχονται στο ζεύγος των κατά σειρά τοποθετημένων δίπλων κωνίων. ΔΚ= διπλό ζεύγος κωνίων, ΜΚ= μονό κωνίο. Η μπάρα αντιστοιχεί σε διάστημα 0,05 mm.

Στη **συναγρίδα**, μια μέρα πριν την εκκόλαψη οι διάφορες δομές του ματιού είναι επίσης αδιαφοροποίητες (Εικ. 43Α). Στο τέλος της ημέρας 0 παρατηρείται μερική διαφοροποίηση του αμφιβληστροειδούς (Εικ. 43Β). Η πρώτη πλήρης διαφοροποίηση είναι ορατή την 1^η ημέρα (Εικ. 43Γ). Μετά την 3^η ημέρα ο αριθμός των κωνίων αυξάνει ενώ την ίδια χρονική στιγμή οι υπόλοιπες στοιβάδες είναι πλέον ευδιάκριτες (Εικ. 43Δ, 44Α).



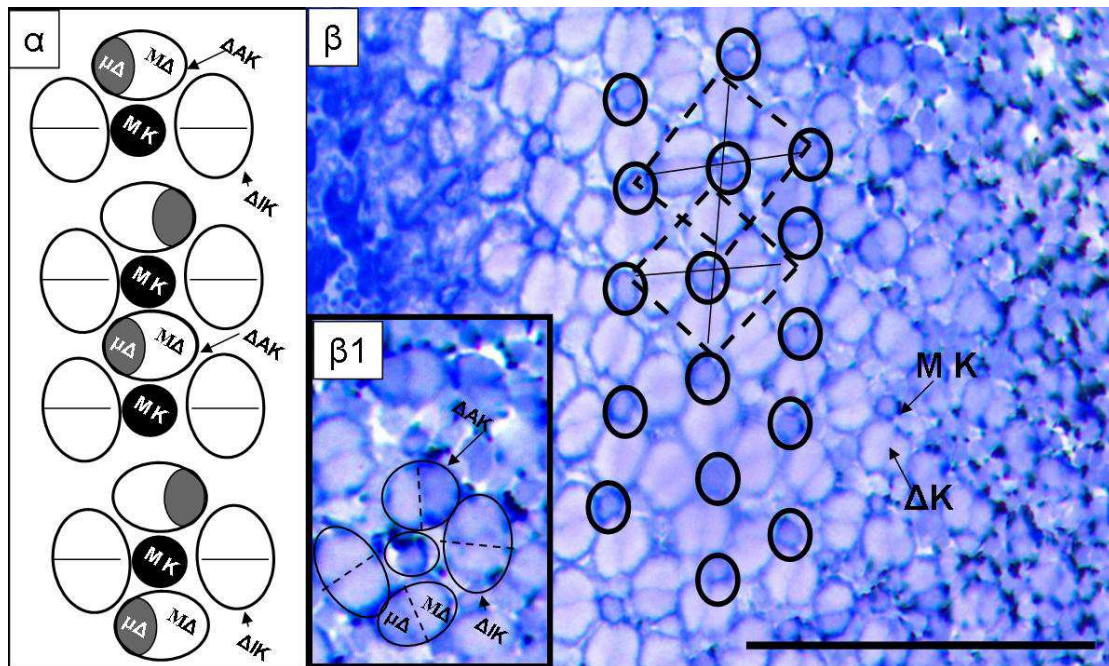
Εικόνα 43. Τομή από μάτι νύμφης συναγρίδας, (Α) μία μέρα πριν την εκκόλαψη, (Β) κατά την ημέρα της εκκόλαψης ημέρα 0, (Γ) μια ημέρα μετά την εκκόλαψη (1^η ημέρα) και (Δ) την 3^η ημέρα. L= φακός, GCL= στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL= εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL= εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL= εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL=εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PE= μελάγχρον επιθήλιο, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, UNE=αδιαφοροποίητο νευρικό επιθήλιο του αμφιβληστροειδή, PE= μελάγχρον επιθήλιο, ELM= εξωτερική οριακή μεμβράνη, L= φακός, Br= εγκέφαλος, ON= οπτικό νεύρο, AC= βραχύινα κύτταρα, BC=δίπολα κύτταρα, GC= γαγγλιακά κύτταρα HC= οριζόντια κύτταρα. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε διάστημα μήκους 0,05 mm.

Την 14^η ημέρα ένα πληθυσμός από πρόδρομους πυρήνες ραβδίων (PRN) εμφανίζεται στην εξωτερική πυρηνική στοιβάδα (ONL) (Εικ. 44B), ο οποίος πληθαίνει με την πάροδο του χρόνου (Εικ. 44Γ).



Εικόνα 44. Τομή από μάτι νύμφης συναγρίδας (A) την 3^η ημέρα, (B) την 14^η ημέρα, (Γ) την 44^η ημέρα. L = φακός, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, UNE = αδιαφοροποίητο νευρικό επιθήλιο του αμφιβληστροειδή, PE = μελάγχρον επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων C = κωνία, CN = πυρήνες κωνίων, PRN = πρόδρομοι πυρήνες ραβδίων (precursors rod nucleus) GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = Βραχύνια κύτταρα, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε διάστημα μήκους 0,05 mm.

Η διευθέτηση των διπλών και των μονών κωνίων πάνω στον αμφιβληστροειδή ακολουθεί το μοντέλο που περιγράφηκε για το μαγιάτικο, διαφέροντας από αυτό του κρανίου (Εικ. 45 α, 45β). Μοναδική διαφορά με το μαγιάτικο είναι ότι στο κάθε τετράγωνο πλαίσιο υπάρχουν δύο διπλά κωνία με ίσα μέλη και δύο με άνισα μέλη (Εικ. 45 β1) αντί για τέσσερα ζεύγη διπλών άνισων κωνίων που παρατηρούνται στο μαγιάτικο.

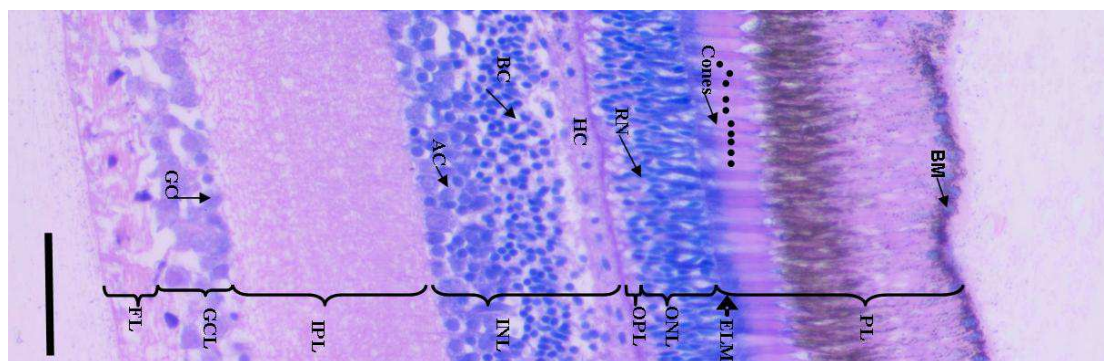


Εικόνα 45. Διευθέτηση των κωνίων στον αμφιβληστροειδή σε νύμφη συναγρίδας την 34^η ημέρα. (α):Σχηματική αναπαράσταση της διευθέτησης των μονών, των διπλών κωνίων με ίσα και άνισα μέλη. (β): Εγκάρσια τομή στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδή όπου φαίνεται ο τρόπος διευθέτησης των μονών των διπλών κωνίων και των διπλών άνισων κωνίων σε ιχθύδιο συναγρίδας. Οι κύκλοι εμπεριέχουν μονά κωνία. Τα τετράγωνα πλαίσια με τις διακεκομμένες πλευρές περιβάλλουν το μονό κωνίο στο κέντρο και στις γωνίες και 4 ζεύγη διπλών κωνίων περιφερικά. Οι διαγώνιες των τετραγώνων περνούν από το σημείο επαφής των μονών μελών των κάθε δυο απέναντι ζευγών διπλών κωνίων. β1: μεγέθυνση τμήματος της εικόνας όπου φαίνεται η διευθέτηση των διπλών ίσων και άνισων κωνίων στο τετραγωνικό πλαίσιο που σχηματίζουν. ΔΙΚ = διπλό ζευγος κωνίων με ίσα μέλη μονά κωνία, ΜΚ = μονό κωνίο, ΔΑΚ = διπλό άνισο ζευγος κωνίων με άνισα μέλη μονά κωνία, ΜΔ = μεγάλο μέλος του διπλού άνισου κωνίου, μΔ = μικρό μέλος του διπλού άνισου κωνίου. Η μπάρα αναφέρεται σε διάστημα 0,05 mm.

3.3.3 Εξέλιξη του αριθμού των διαφόρων τύπων κυττάρων στις διαφορετικές στοιβάδες του αμφιβληστροειδή.

3.3.3.1. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων.

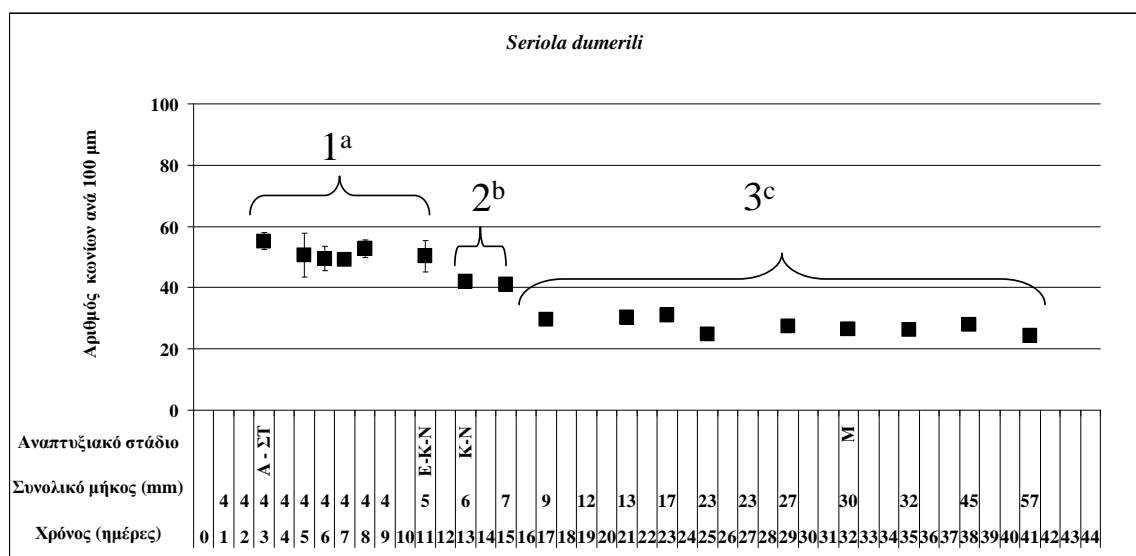
Τα κωνία βρίσκονται στη στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων (Εικ. 46).



Εικόνα 46. Εγκάρσια τομή ματιού νύμφης μαγιάτικου την 41^η ημέρα. Μερικά από τα κωνία έχουν σημειωθεί με μαύρες κουκίδες. FL = στοιβάδα νευρικών ινών, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL=εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, PE = μελάγχρον επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων, Cones = κωνία, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = Βραχύνια κύτταρα, BM = μεμβράνη του Bruch, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιπροσωπεύει 0,05 mm. Οι μαύρες κουκίδες δείχνουν ενδεικτικά μερικά από τα κωνία τα οποία μετρήθηκαν.

Στο μαγιάτικο η εξέλιξη του αριθμού των κωνίων παρουσιάζει μια φθίνουσα πορεία στον χρόνο χαρακτηριζόμενη από τρεις διακριτές περιόδους (Εικ. 47).

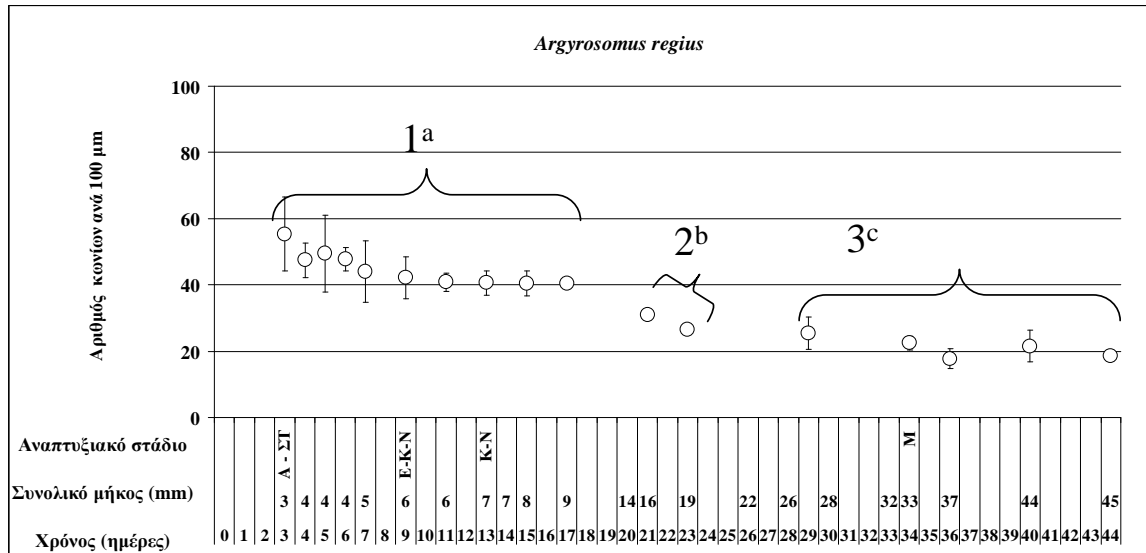
Η 1^η περίοδος διάρκει από την 3^η ημέρα (Α-ΣΤ) έως την 11^η ημέρα (Ε-Κ-Ν), η 2^η περίοδος από την 12^η έως την 15^η ημέρα και τέλος η 3^η περίοδος από την 15^η έως την 41^η ημέρα. Οι τιμές (αριθμός κωνίων) εντός των χρονικών πλαισίων κάθε περιόδου δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P>0,05$). Ομως μεταξύ των διαφορετικών περιόδων οι τιμές αυτές διαφέρουν στατιστικά σημαντικά ($P<0,05$). Κατά τη διάρκεια της 3^{ης} περιόδου ο αριθμός των κωνίων διατηρείται σταθερός ακολουθώντας μια ασυμπτωτική πορεία σε σχέση με τον άξονα (X) του χρόνου.



Εικόνα 47. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυξιακού τους σταδίου (A-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση). Οι διαφορετικοί αριθμοί αναφέρονται στις τρεις περιόδους όπου διαφοροποιείται η εξέλιξη του αριθμού των κωνίων. Οι διαφορετικοί γραμματικοί εκθέτες αναφέρονται στην ύπαρξη στατιστικά σημαντικών διαφορών μεταξύ των τιμών των διαφορετικών περιόδων (One Way ANOVA, Tuckey's Test, $P < 0,05$).

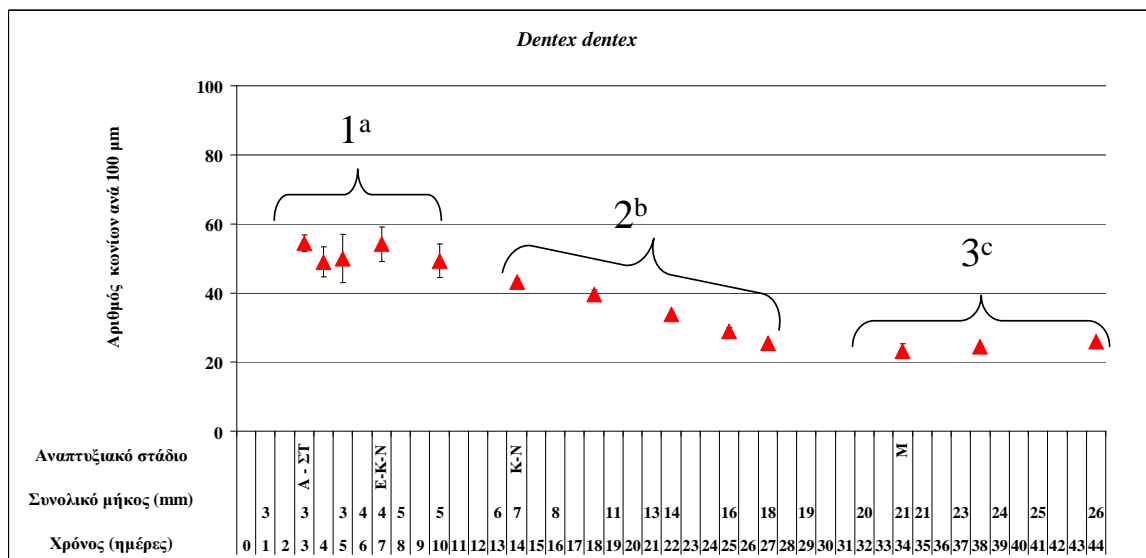
Στον **κρανίο**, όπως και το μαγιάτικο, η εξέλιξη του αριθμού των κωνίων παρουσιάζει μια φθίνουσα πορεία στον χρόνο χαρακτηριζόμενη από τρεις συνεχόμενες αλλά διακριτές περιόδους (Εικ. 48), όπου οι τιμές που αντιστοιχούν σε κάθε μία από αυτές διαφέρουν στατιστικά σημαντικά ($P < 0,05$) από αυτές των άλλων περιόδων.

Η 1^η περίοδος διαρκεί από το άνοιγμα του στόματος (A-ΣΤ) έως την 17^η ημέρα, η 2^η έως την 23^η και η 3^η περίοδος έως την 44^η ημέρα. Οι τιμές της κάθε περιόδου δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους με εξαίρεση την 2^η περίοδο όπου οι δύο τιμές που αντιστοιχούν διαφέρουν μεταξύ τους λόγω της απότομης μείωσης του αριθμού των κωνίων που συμβαίνει αυτή την περίοδο.



Εικόνα 48. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του κρανίου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκος και του αναπτυξιακού τους σταδίου (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση). Οι αριθμοί (1-3) αναφέρονται στις τρεις περιόδους όπου διαφοροποιείται η εξέλιξη του αριθμού των κωνίων. Οι διαφορετικοί γραμματικοί εκθέτες δείχνουν την ύπαρξη στατιστικά σημαντικών διαφορών μεταξύ των τιμών των 3 περιόδων (One Way Anova, $P < 0,05$).

Στη συναγρίδα, όπως στο μαγιάτικο και τον κρανίο, η εξέλιξη του αριθμού των κωνίων στον χρόνο είναι επίσης φθίνουσα χαρακτηριζόμενη από τρεις συνεχόμενες αλλά διακριτές περιόδους (Εικ. 49).



Εικόνα 49. Εξέλιξη του αριθμού των κωνίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκος και του αναπτυξιακού τους σταδίου (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση). Οι διαφορετικοί αριθμοί υποδηλώνουν τις τρεις περιόδους εξέλιξης της πορείας του αριθμού των κωνίων και οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικές σημαντικές διαφορές μεταξύ των περιόδων ($P < 0,05$).

Η ομάδα των τιμών κάθε περιόδου διαφέρει στατιστικά σημαντικά από αυτές των άλλων περιόδων ($P < 0,05$). Η 1^η περίοδος εκτείνεται από το άνοιγμα του στόματος έως την 10^η ημέρα, η 2^η από την 14^η (κάμψη της νοτοχορδής) έως την 25^η ημέρα και η 3^η περίοδος από την 25^η ημέρα έως την 44^η ημέρα. Εντός των 3 περιόδων, οι τιμές που αντιστοιχούν στην 1^η και την 3^η δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ενώ οι τιμές της 2^{ης} περιόδου, όπου παρατηρείται μείωση του αριθμού των κωνίων, διαφέρουν στατιστικά σημαντικά.

Η συγκριτική εξέλιξη του αριθμού των κωνίων των τριών ειδών στα διάφορα αναπτυξιακά τους στάδια παρουσιάζεται στον Πίνακα 9.

Πίνακας 9. Αριθμός κωνίων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	55,25 \pm 2,75 ^a	50,25 \pm 5,12 ^a	42,00 \pm 2,03 ^b	26,52 \pm 0,83 ^c
<i>Κρανίος</i>	55,38 \pm 11,12 ^a	42,20 \pm 6,30 ^a	40,6 \pm 3,71 ^a	22,50 \pm 2,10 ^b
<i>Συναγρίδα</i>	54,50 \pm 2,41 ^a	54,17 \pm 5,00 ^a	43,25 \pm 1,06 ^b	23,25 \pm 2,01 ^c

Από τις τιμές που εμφανίζονται στον πίνακα 9 προκύπτει ότι δεν υπάρχει στατιστικά σημαντική διαφορά μεταξύ των ειδών στα διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Διαφορές όμως παρουσιάζονται στον αριθμό των κωνίων στα διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια του κάθε είδους.

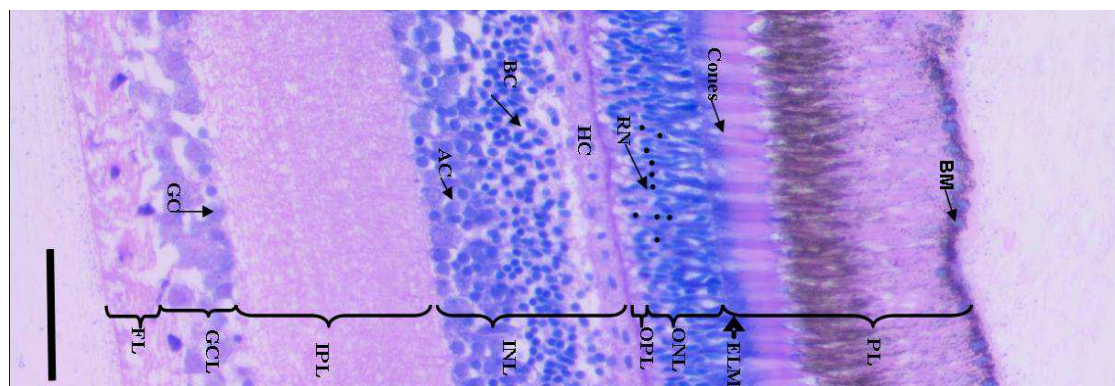
Στο μαγιάτικο οι διαφορές παρατηρούνται στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής και της μεταμόρφωσης, όπου ο αριθμός τους είναι μικρότερος ($P < 0,05$) σε σχέση με αυτόν των προηγούμενων αναπτυξιακών σταδίων.

Στον κρανίο, αντίστοιχη διαφορά (μείωση του αριθμού των κωνίων: $P < 0,05$) παρατηρείται στο στάδιο της μεταμόρφωσης.

Τέλος, η συναγρίδα φαίνεται να ακολουθεί το πρότυπο του μαγιάτικου, δηλαδή ενώ δεν παρατηρούνται διαφορές κατά τα πρώτα δύο αναπτυξιακά στάδια, ο αριθμός των κωνίων εμφανίζεται σημαντικά μειωμένος ($P < 0,05$) στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής και συνεχίζει να μειώνεται κατά την μεταμόρφωση ($P < 0,05$).

3.3.3.2. Εξέλιξη του αριθμού των ραβδίων

Οι πυρήνες των ραβδίων βρίσκονται στην εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα (Εικ. 50).



Εικόνα 50. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41^η ημέρα εκτροφής. Μερικοί από τους πυρήνες των ραβδίων που μετρήθηκαν σημειώνονται με μαύρες κουκίδες. FL = στοιβάδα νευρικών ινών, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, PE = μελάγχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων, Cones = κωνία, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = βραχύινα κύτταρα, BM = μεμβράνη του Bruch, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα, RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιπροσωπεύει 0,05 mm. Οι μαύρες κουκίδες δείχνουν ενδεικτικά μερικά από τα ραβδία τα οποία μετρήθηκαν.

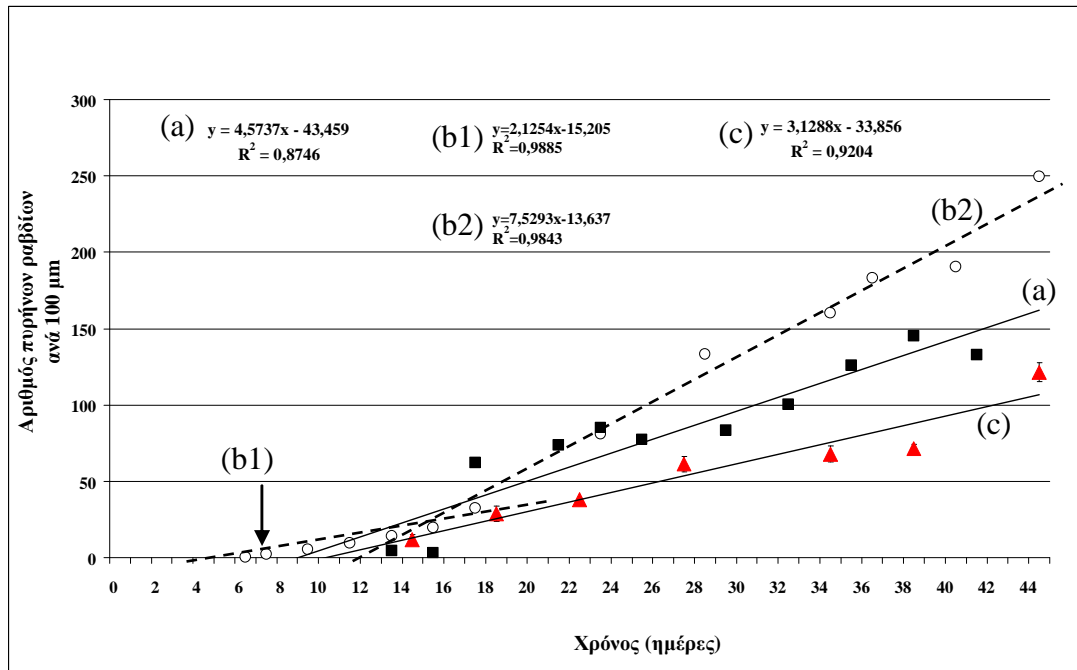
Στο μαγιάτικο η οντογένεση των ραβδίων αρχίζει από το στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής την 13^η ημέρα, όταν οι νύμφες έχουν μήκος $5,98 \pm 0,26$ mm. Ο αριθμός των ραβδίων αυξάνει συνεχώς ακολουθώντας μια ευθεία. Η εξίσωση της ευθείας αυτής σε συνάρτηση με τον χρόνο είναι $y=4,5737x-43,459$ ($R^2=0,8746$).

Στον κρανίο η έναρξη της οντογένεση των ραβδίων παρατηρείται την 6^η ημέρα (πριν το στάδιο της έναρξης της κάμψης της νοτοχορδής) όπου τα ψάρια έχουν μήκος $4,16 \pm 0,73$ mm (Εικ. 51). Εκτοτε, ο αριθμός των ραβδίων ακλουθεί συνεχή αυξητική πορεία η οποία περιγράφεται από δύο διαδοχικές ευθείες. Η πρώτη, $y=2,1254x-15,205$, ($R^2=0,9885$) περιγράφει την εξέλιξη στο διάστημα μεταξύ 6^{ης} και 15^{ης} ημέρας, όπου ο ρυθμός αύξησης (κλήση) είναι μικρότερος και η δεύτερη $y=7,5293x-13,637$ ($R^2=0,9843$) το διάστημα από την 15^η ημέρα και μετά.

Τα πρώτα ραβδία στη **συναγρίδα** εμφανίζονται κατά το στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής, την 13^η ημέρα, και σε μήκος $6,5 \pm 0,4$ mm (Εικ. 51). Στην συνέχεια, ο αριθμός τους αυξάνει συνεχώς ακολουθώντας μια πορεία η οποία περιγράφεται από την εξίσωση $y=3,1288x-33,856$ ($R^2=0,9204$).

Συγκριτικά, ο σχηματισμός των ραβδίων διαφέρει χρονικά από είδος σε είδος (Εικ. 51). Έτσι, στον κρανίο δημιουργούνται την 6^η ημέρα ενώ στην συναγρίδα και το μαγιάτικο την 14^η και 13^η ημέρα αντίστοιχα. Ο ρυθμός με τον οποίο ο αριθμός

των ραβδίων αυξάνει στον αμφιβληστροειδή ακολουθεί το ίδιο πρότυπο (γραμμικό μοντέλο) και για τα τρία είδη αλλά είναι μεγαλύτερος στο κρανίο ενώ ακολουθούν το μαγιάτικο και η συναγρίδα.



Εικόνα 51. Εξέλιξη του αριθμού των ραβδίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στην πορεία του χρόνου στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν (μαγιάτικο ■, κρανιός ○ και συναγρίδα ▲) και εξισώσεις που την περιγράφουν. a) μαγιάτικο, b1 και b2) κρανιός και c) συναγρίδα.

Στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής ο κρανιός και η συναγρίδα παρουσιάζουν μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$) σε σχέση με το μαγιάτικο (Πίν. 10). Όμως, στην μεταμόρφωση, τα τρία είδη διαφέρουν μεταξύ τους ($P < 0,05$): ο κρανιός παρουσιάζει τις μεγαλύτερες τιμές, ακολουθεί το μαγιάτικο και τέλος η συναγρίδα.

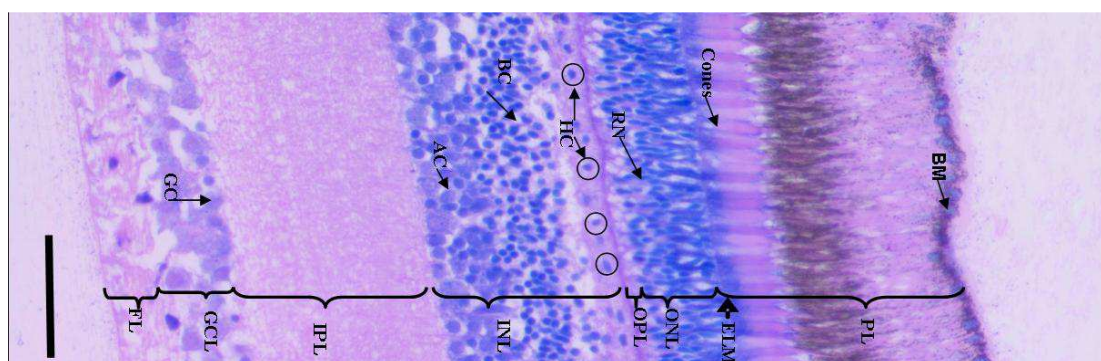
Για κάθε είδος ξεχωριστά, ο αριθμός των ραβδίων διαφέρει στατιστικά σημαντικά ($P < 0,05$) μεταξύ των διαφορετικών αναπτυξιακών τους σταδίων (Πίν. 10).

Πίνακας 10. Αριθμός ραβδίων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	-	-	$4,67 \pm 4,04^{1,a}$	$100,10 \pm 5,20^{1,b}$
<i>Κρανίος</i>	-	$5,30 \pm 2,10^a$	$14,00 \pm 3,40^{2,b}$	$160,30 \pm 7,80^{2,c}$
<i>Συναγρίδα</i>	-	-	$11,25 \pm 3,18^{2,1,a}$	$68,00 \pm 5,41^{3,b}$

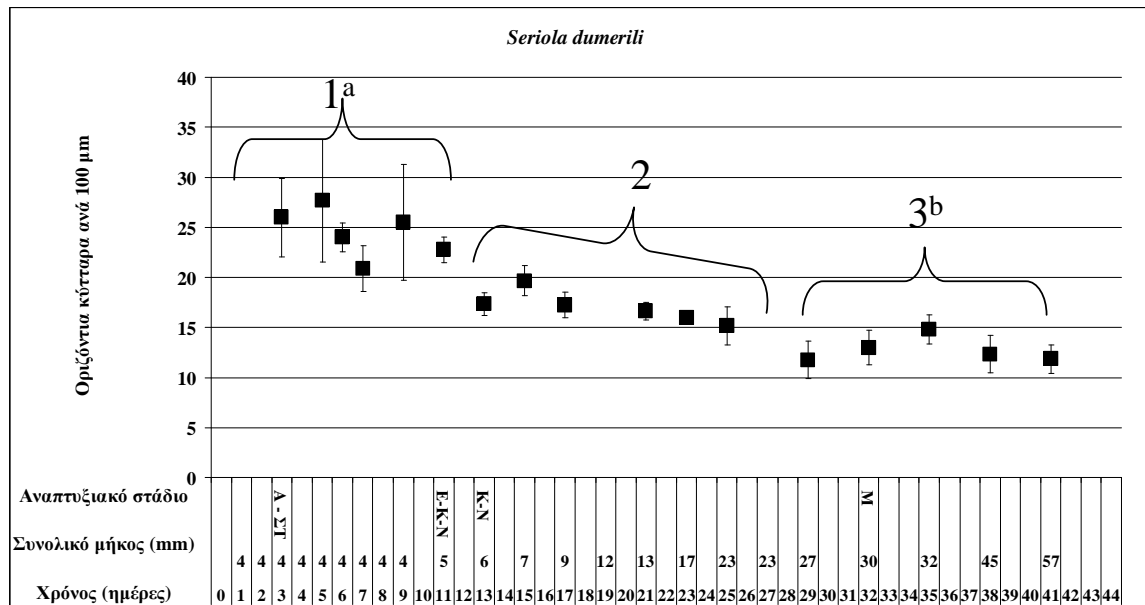
3.3.3.3. Εξέλιξη του αριθμού των οριζόντιων κυττάρων.

Τα οριζόντια κύτταρα τοποθετούνται στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα όπως απεικονίζεται στην (Εικ. 52).



Εικόνα 52. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41^η ημέρα. Μερικά από τα οριζόντια κύτταρα που μετρήθηκαν έχουν κυκλωθεί. BM = μεμβράνη του Bruch, FL = στοιβάδα νευρικών ινών, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα, OP L = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, PE = μελάχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων, Cones = κωνία, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = Βραχύινα κύτταρα, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε 0,05 mm.

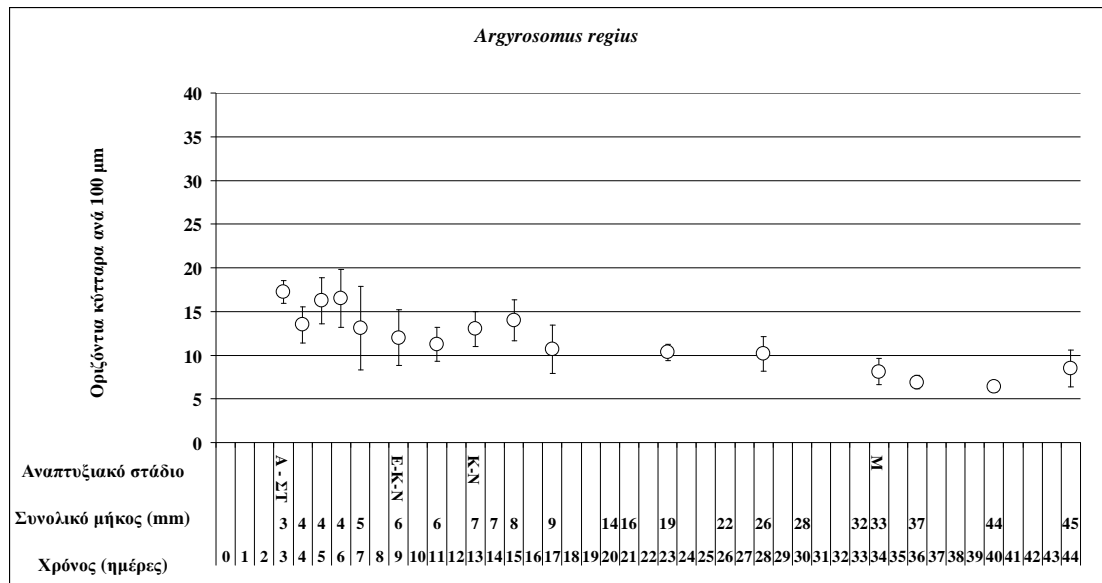
Στο μαγιάτικο, ο ρυθμός εξέλιξης του αριθμού των οριζόντιων κυττάρων διαφοροποιείται στην πορεία του χρόνου διακρινόμενος σε τρεις περιόδους (Εικ. 53). Κατά την 1^η περίοδο, από την 3^η έως την 11^η ημέρα (έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής), ο αριθμός των οριζόντιων κυττάρων παραμένει σταθερός μεταξύ 27,66 και 20,87 ανά 100 μm .



Εικόνα 53. Εξέλιξη του αριθμού των οριζοντίων κυττάρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση με τον χρόνο, το συνολικό μήκος και το αναπτυξιακό στάδιο (A-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση). Οι τρεις περιόδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 έως 3 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} και της 3^{ης} περιόδου ($P < 0.05$).

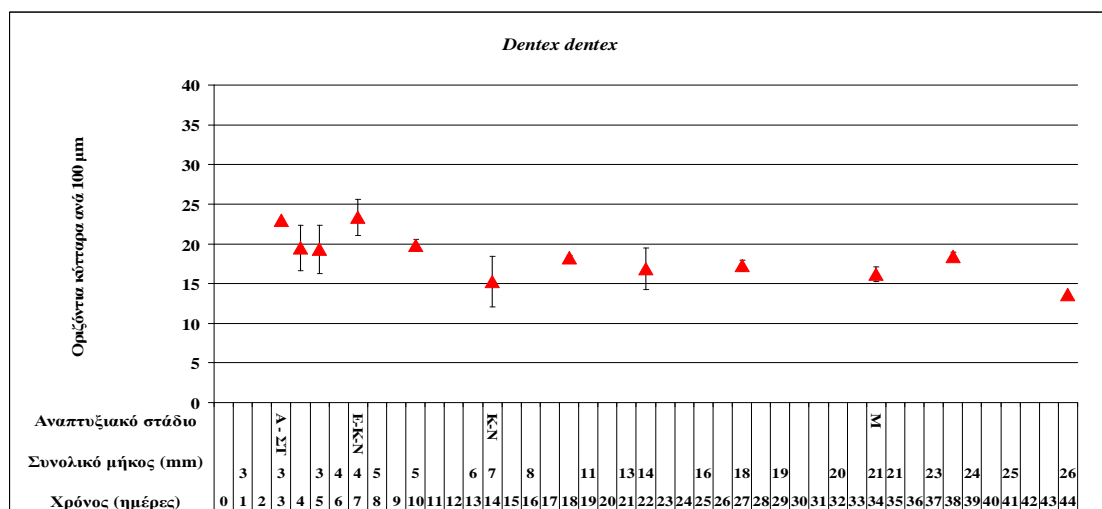
Την δεύτερη περίοδο (11^η έως 29^η ημέρα) οι τιμές που καταγράφονται είναι μικρότερες και διαφέρουν σημαντικά από αυτές της πρώτης περιόδου (εκτός από την τιμή της 15^{ης} ημέρας) και την 3^η περίοδο (29^η - 41^η ημέρα) οι τιμές είναι ακόμα μικρότερες σε σχέση με αυτές των δύο προηγούμενων περιόδων και κυμαίνονται μεταξύ 14,83 και 11,75 κύτταρα ανά 100 μm του αμφιβληστροειδή.

Σε αντίθεση με το μαγιάτικο, ο αριθμός των οριζοντίων κυττάρων **στον κρυνιό** χαρακτηρίζεται από πολύ μικρή μεταβολή των τιμών τους ($P > 0,05$, Εικ. 54) στην πορεία του χρόνου. Για τον λόγο αυτό δεν μπορούν να οριοθετηθούν διακριτές περιόδοι διακύμανσης.



Εικόνα 54. Εξέλιξη του αριθμού των οριζοντίων κυττάρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του κρανίου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυξιακού τους σταδίου (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση).

Ετσι, από την 3^η έως την 28^η ημέρα ο μέσος αριθμός των οριζοντίων κυττάρων κυμαίνεται μεταξύ 20,87 και 27,66 ανά 100 μm (Εικ. 54). Στην συνέχεια (28^η έως και την 44^η ημέρα) παρουσιάζει μειωμένες τιμές που κυμαίνονται από 6,42 έως 8,50 κύτταρα ανά 100 μm μήκος στον αμφιβληστροειδή (Εικ. 54).



Εικόνα 55. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των οριζοντίων κυττάρων στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυξιακού τους σταδίου (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση).

Όπως στον κρανίο έτσι και **στη συναγρίδα** ο αριθμός των οριζοντίων κυττάρων δεν παρουσιάζει ιδιαίτερη μεταβολή των τιμών του ($P > 0,05$) καθόλη την διάρκεια

εκτροφής (Εικ. 55) ο μέσος αριθμός ανά 100 μm μήκους του αμφιβληστροειδή κυμαίνεται μεταξύ 6,42 και 8,50 κύτταρα.

Πίνακας 11. Αριθμός οριζόντιων κυττάρων (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P<0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P<0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	26,00 ± 3,92 ^a	22,75 ± 1,26 ^{1,a}	17,33 ± 1,15 ^b	13,00 ± 1,70 ^{1,b}
<i>Κρανιός</i>	22,25 ± 1,26 ^a	12,00 ± 3,20 ^{2,b}	13,00 ± 2,00 ^b	8,10 ± 1,50 ^{2,b}
<i>Συναγρίδα</i>	23,00 ± 0,00 ^a	23,33 ± 2,31 ^{1,a}	15,25 ± 3,18 ^b	16,17 ± 0,95 ^{1,b}

Η σύγκριση των τριών ειδών στα διάφορα στάδια δείχνει ότι κατά το άνοιγμα του στόματος και το στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής δεν διαφέρουν μεταξύ τους όσον αφορά στον αριθμό των οριζοντίων κυττάρων (Πιν. 11). Όμως κατά την έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής και στο στάδιο της μεταμόρφωσης οι τιμές για τον κρανιό είναι μικρότερες ($P<0,05$) σε σχέση με τα άλλα δυο είδη, τα οποία όμως δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P>0,05$).

Όσον αφορά στον αριθμό των οριζοντίων κυττάρων στον αμφιβληστροειδή σε κάθε είδος ξεχωριστά σε συνάρτηση με το αναπτυξιακό στάδιο παρατηρούνται τα εξής:

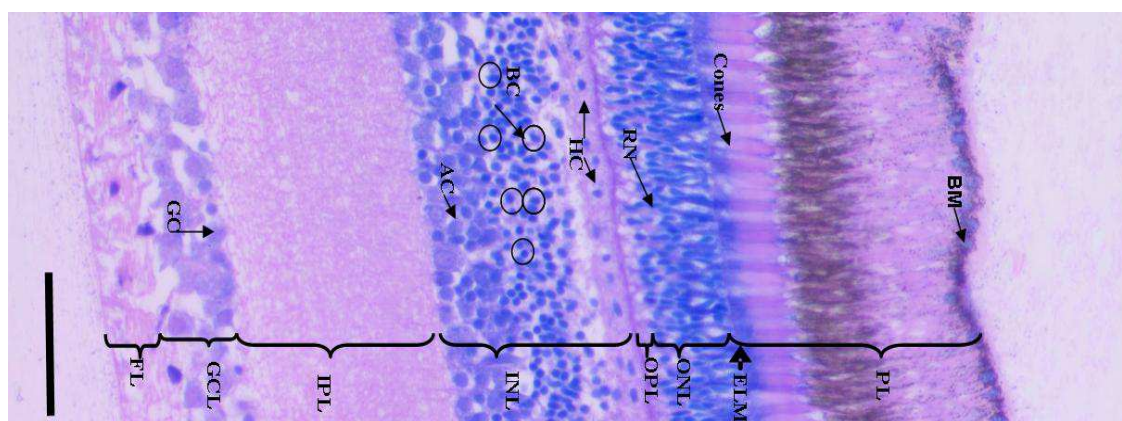
- Στο μαγιάτικο, όπως προαναφέρθηκε, παρατηρείται μια μικρής έκτασης μείωση του αριθμού τους καθ όλη την διάρκεια της εκτροφής. Οι τιμές στα δυο αρχικά στάδια διαφέρουν με τις τιμές των δυο τελευταίων αναπτυξιακών σταδίων ($P<0,05$).

- Στον κρανιό επίσης παρατηρούνται στατιστικά σημαντικές διαφορές. Ειδικότερα, οι τιμές των οριζοντίων κυττάρων στο στάδιο του ανοίγματος του στόματος είναι υψηλότερες σε σχέση με όλα τα άλλα αναπτυξιακά στάδια.

- Τέλος, στη **συναγρίδα** επίσης παρουσιάζονται στατιστικά σημαντικές διαφορές, οι οποίες ακολουθούν το ίδιο πρότυπο με αυτές που παρατηρούνται στο μαγιάτικο με τις τιμές στα δυο αρχικά στάδια διαφέρουν με αυτές των δυο τελευταίων αναπτυξιακών σταδίων ($P<0,05$).

3.3.3.4. Εξέλιξη του αριθμού των δίπολων κυττάρων.

Τα δίπολα κύτταρα βρίσκονται στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα και διακρίνονται από τα βραχύινα χάρις στο μικρότερο σχετικά μέγεθος και τον σκουρότερο χρωματισμό που αποκτούν μετά από την ιστολογική επεξεργασία (Εικ. 56).



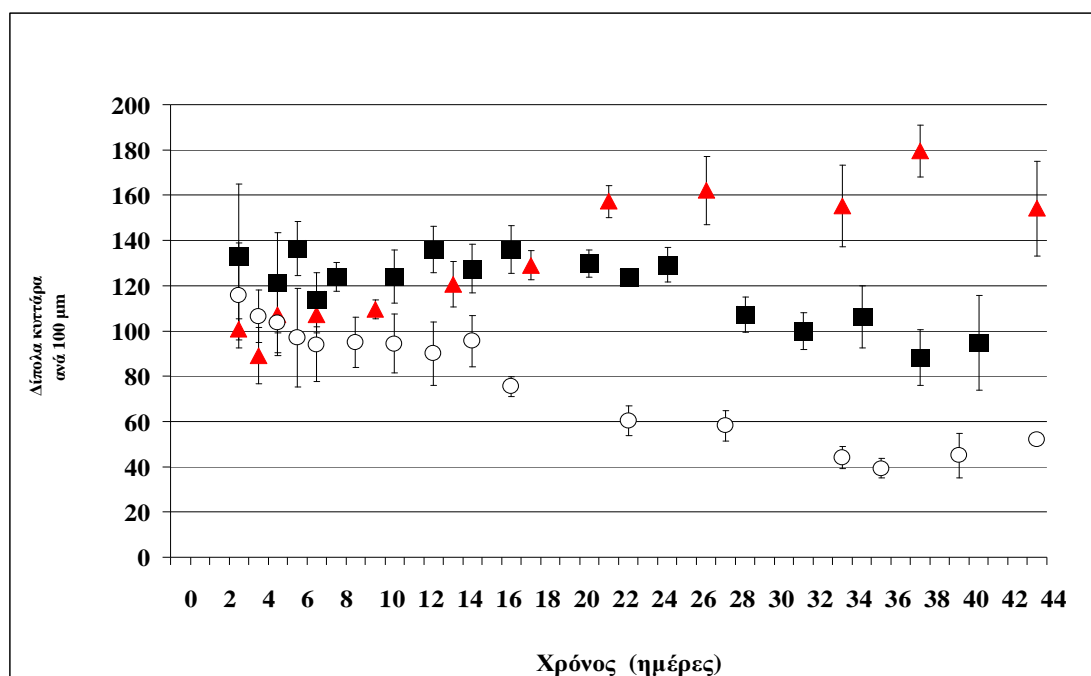
Εικόνα 56. Εγκάρσια τομή από μάτι μαγιάτικου την 41^η ημέρα. Μερικά δίπολα κύτταρα έχουν κυκλωθεί. BM = μεμβράνη του Bruch, FL = στοιβάδα νευρικών ιών, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, PE = μελάχρον επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων, Cones = κωνία, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = βραχύινα κύτταρα, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε 0,05 mm.

Το μαγιάτικο διαφορές ($P < 0,05$) παρουσιάζονται μόνο σε συγκεκριμένες ημέρες εκτροφής και ειδικότερα μεταξύ της 41^{ης} με την 3^η, 6^η, 10^η και 12^η ημέρα.

Σε αντίθεση με το μαγιάτικο, η μεταβολή του αριθμού των δίπολων κυττάρων στον **κρανίο** παρουσιάζει μία πτωτική και στη συνέχεια σταθεροποιητική πορεία που χαρακτηρίζεται από τρεις διακριτές περιόδους (Εικ. 57). Η 1^η περίοδος περιλαμβάνει το χρονικό διάστημα από την εκκόλαψη έως την 15^η ημέρα (δηλαδή δύο μέρες μετά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής). Η 2^η περίοδος εκτείνεται έως την μεταμόρφωση (34^η ημέρα) και η 3^η έως το τέλος της εκτροφής (44^η ημέρα). Μεταξύ των τιμών της κάθε περιόδου δεν παρατηρούνται διαφορές ($P > 0,05$) με εξαίρεση αυτές της δεύτερης περιόδου όπου, η μείωση του αριθμού των δίπολων κυττάρων που παρατηρείται, επιφέρει διαφορές μεταξύ των τιμών της εν λόγω περιόδου. Κατά την 1^η περίοδο ο μέσος αριθμός των δίπολων κυττάρων ανά 100 μm ιστού είναι

μεγαλύτερος από την 2^η, όπου με την σειρά της έχει στατιστικά σημαντικά μεγαλύτερες τιμές από την 3^η περίοδο ($P<0,05$).

Σε αντίθεση με τα υπόλοιπα δύο είδη (μαγιάτικο και κρανιό) η μεταβολή του αριθμού των δίπολων κυττάρων στη **συναγρίδα** παρουσιάζει μια αυξητική και στην συνέχεια σταθερή πορεία (Εικ. 57). Ειδικότερα, παρατηρούνται δυο χαρακτηριστικές περιόδους των οποίων οι τιμές διαφέρουν στατιστικά σημαντικά ($P<0,05$). Η 1^η, εκτείνεται από την 3^η (Α-ΣΤ) έως την 22^η ημέρα (μεταξύ της κάμψης της νοτοχορδής και της μεταμόρφωσης) και η 2^η, έως το τέλος της εκτροφής (44^η ημέρα). Κατά την 2^η περίοδο οι αριθμοί των δίπολων κυττάρων που μετρήθηκαν δεν παρουσιάζαν μεταξύ τους διαφορές.



Εικόνα 57. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των δίπολων κυττάρων στα τρία είδη στην πορεία του χρόνου εκτροφής. ■ μαγιάτικο, ○ κρανιός, και ▲ συναγρίδα.

Συγκρίνοντας τα αποτελέσματα της εξέλιξης του αριθμού των δίπολων κυττάρων στα τρία είδη (Εικ. 57) παρατηρούνται διαφοροποιήσεις οι οποίες συνοψίζονται στα ακόλουθα.

Ο κρανιός από την 10^η ημέρα και έως το τέλος της εκτροφής παρουσιάζει σημαντικά μικρότερο αριθμό δίπολων κυττάρων σε σχέση και με τα άλλα δύο είδη. Το μαγιάτικο διαφοροποιείται από τη συναγρίδα την 18^η ημέρα δεδομένου ότι, στην συνέχεια, η συναγρίδα παρουσιάζει τον μεγαλύτερο μέσο αριθμό δίπολων κυττάρων

σε σχέση με τα υπόλοιπα δυο είδη ενώ το μαγιάτικο βρίσκεται σε ενδιάμεση θέση ως προς αυτήν την παράμετρο σε σύγκριση με τα δυο άλλα είδη.

Πίνακας 12. Αριθμός των δίπολων κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	133,00 \pm 31,84	124,00 \pm 11,75 ^{1,3}	136,00 \pm 10,29 ¹	100,00 \pm 8,30 ¹
<i>Κρανιός</i>	115,75 \pm 23,24 ^a	95,00 \pm 11,00 ^{2,3,a}	90,00 \pm 14,00 ^{2,a}	44,00 \pm 5,00 ^{2,b}
<i>Συναγρίδα</i>	100,75 \pm 4,59 ^a	107,00 \pm 7,71 ^{3,a}	120,75 \pm 10,03 ^{1,a}	155,33 \pm 18,11 ^{3,b}

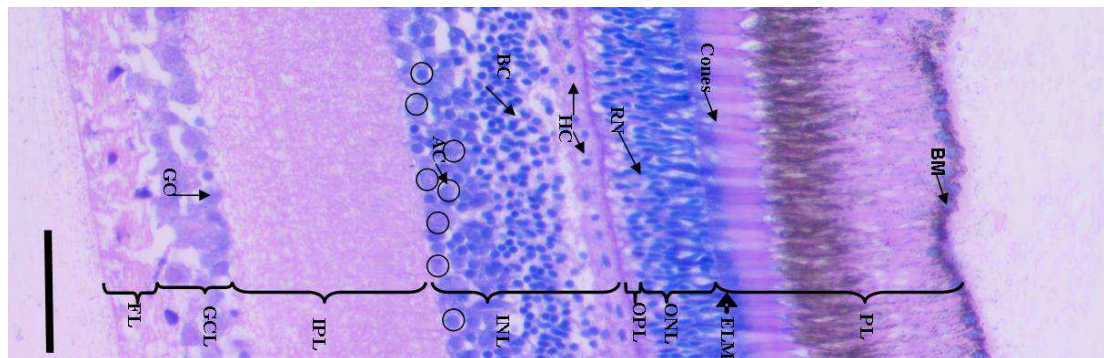
Η σύγκριση αναφορικά με το αναπτυξιακό στάδιο στο οποίο βρίσκεται το κάθε είδος δείχνει ότι, κατά το άνοιγμα του στόματος, τα τρία είδη δεν διαφέρουν στον αριθμό των δίπολων κυττάρων (Πιν. 12). Όμως, όταν αρχίζει η κάμψη της νοτοχορδής ο κρανιός εμφανίζει μικρότερο αριθμό σε σχέση με το μαγιάτικο ($P < 0,05$) ενώ η συναγρίδα δεν διαφέρει ($P > 0,05$) σε σχέση με τα υπόλοιπα δύο είδη. Κατά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής, ο αριθμός των δίπολων κυττάρων στον κρανιό είναι επίσης μικρότερος ($P < 0,05$) σε σχέση με τα άλλα δυο είδη, τα οποία δεν διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους ($P > 0,05$).

Τέλος, στη μεταμόρφωση οι διαφορές στον αριθμό των δίπολων κυττάρων που παρατηρούνται μεταξύ των τριών ειδών είναι στατιστικά σημαντικές ($P < 0,05$). Συγκεκριμένα, η συναγρίδα παρουσιάζει τον μεγαλύτερο αριθμό δίπολων κυττάρων και ακολουθεί το μαγιάτικο και μετά ο κρανιός ($P < 0,05$).

Όσον αφορά στον αριθμό των δίπολων κυττάρων στον αμφιβληστροειδή του κάθε είδους ξεχωριστά σε συνάρτηση με το αναπτυξιακό τους στάδιο παρατηρείται ότι, στο μαγιάτικο, σε κανένα αναπτυξιακό στάδιο δεν καταγράφονται σημαντικές στατιστικές διαφορές. Αντιθέτως, στο κρανιό και τη συναγρίδα παρατηρούνται στατιστικά σημαντικές διαφορές στην μεταμόρφωση ($P < 0,05$).

3.3.3.5. Εξέλιξη αριθμού βραχύνων κυττάρων.

Τα βραχύνια κύτταρα τοποθετούνται στην εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα όπως απεικονίζεται στην εικόνα 58.



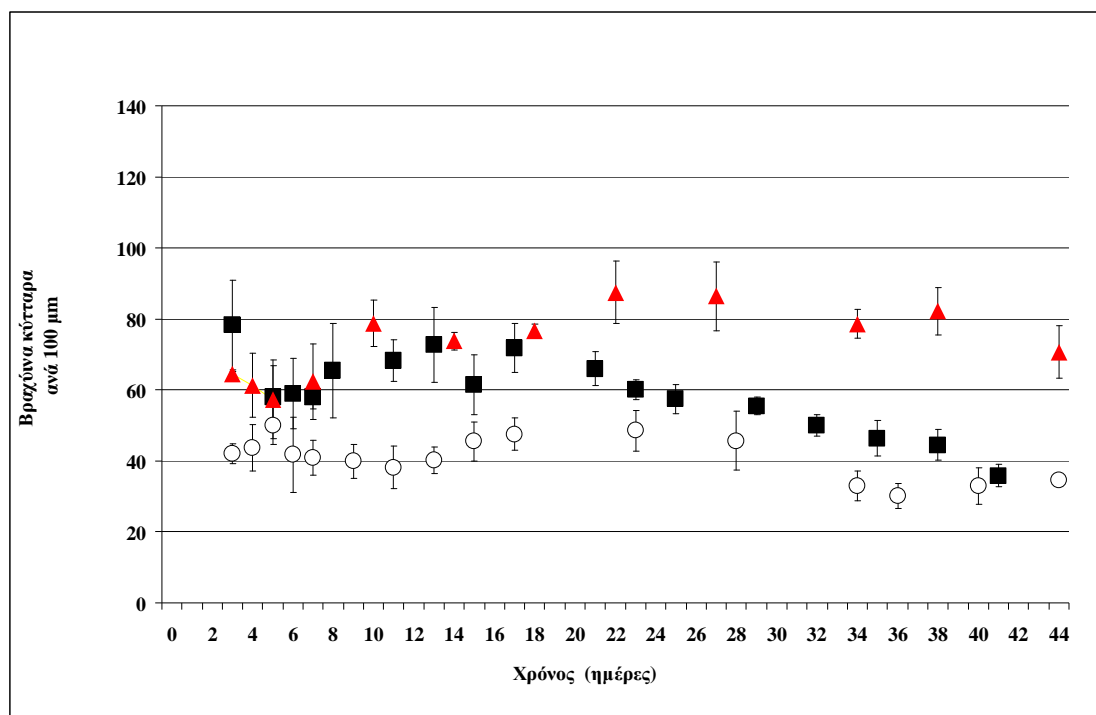
Εικόνα 58. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41^η ημέρα. Μερικά από τα βραχύνια κύτταρα που μετρήθηκαν έχουν κυκλωθεί: BM = μεμβράνη του Bruch, FL = στοιβάδα νευρικών ινών, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτούποδοχέων, PE = μελάγχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων, Cones = κωνία, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = βραχύνια κύτταρα, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί σε 0,05 mm.

Τα βραχύνια κύτταρα βρίσκονται στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα και διακρίνονται από τα δίπολα χάρις στο μεγαλύτερο σχετικά μέγεθός τους και τον πιο ανοιχτόχρωμο χρωματισμό που αποκτούν μετά από την ιστολογική επεξεργασία (Εικ. 58).

Η εξέλιξη του αριθμού των βραχύνων κυττάρων **στο μαγιάτικο** φαίνεται να είναι σταθερή, χωρίς μεγάλες διακυμάνσεις (Εικ. 59). Δυο χαρακτηριστικές περιόδους θα μπορούσαν να διακριθούν, ανάλογα με την διακύμανση του εύρους των τιμών. Την 1^η περίοδο, από το άνοιγμα του στόματος έως την 25^η ημέρα, όπου οι τιμές δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους. Την 2^η περίοδο, από την 25^η έως την 41^η ημέρα, όπου οι τιμές διαφέρουν στατιστικά σημαντικά στις περισσότερες των περιπτώσεων από αυτές της προηγούμενης περιόδου ($P < 0,05$), διαγράφοντας πτωτική πορεία.

Στον αμφιβληστροειδή του **κρανιού**, η μεταβολή της μέσης τιμής των βραχύνων κυττάρων ανά 100 μm ιστού παρουσιάζει επίσης μια σταθερή πορεία χωρίς σημαντικές αλλαγές (Εικ. 59). Στατιστικά σημαντικές διαφορές παρουσιάζονται ($P < 0,05$) σε διαφορετικές χρονικές στιγμές όπως, την 5^η ημέρα, η οποία διαφέρει από τις 34^η, 37^η, 40^η, 44^η, την 23^η που διαφέρει από την 37^η και την 17^η που διαφέρει από την 37^η ημέρα.

Στον αμφιβληστροειδή της **συναγρίδας**, η μεταβολή της μέσης τιμής των βραχύνων κυττάρων ανά 100 μm ιστού παρουσιάζει επίσης μια εξέλιξη χωρίς μεγάλης κλίμακας διαφοροποιήσεις. Στατιστικά σημαντικές διαφορές παρατηρούνται σε δύο περιόδους (Εικ. 59). Η 1^η περίοδος, που διάρκεια από την 3^η έως την 7^η ημέρα, παρουσιάζει σημαντικά μικρότερες τιμές ($P<0,05$) από την 2^η περίοδο (19^η με 44^η ημέρα) η οποία χαρακτηρίζεται από μεγαλύτερες τιμές.



Εικόνα 59. Εξέλιξη του αριθμού των βραχύνων κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) και στα τρία είδη στην πορεία του χρόνου εκτροφής: (■) μαγιάτικο, (○) κρανιός, (▲) συναγρίδα).

Συγκριτικά, ο κρανιός παρουσιάζει, καθόλη τη διάρκεια της μελέτης, μικρότερο αριθμό βραχύνων κυττάρων σε σχέση με τα υπόλοιπα δυο είδη (Εικ. 59).

Για τα τρία πρώτα αναπτυξιακά στάδια που μελετήθηκαν η σύγκριση μεταξύ των ειδών δείχνει ότι, ο κρανιός στο στάδιο του ανοίγματος του στόματος παρουσιάζει σημαντικά χαμηλότερες τιμές σε σύγκριση με τα άλλα δύο είδη (Πίν. 13). Έντονη διαφοροποίηση του αριθμού των βραχύνων κυττάρων και στα τρία είδη παρατηρείται μόνο στο στάδιο της μεταμόρφωσης όπου η συναγρίδα εμφανίζει σημαντικά μεγαλύτερες τιμές σε σχέση με τα άλλα δυο είδη, ακολουθεί το μαγιάτικο και τέλος ο κρανιός ($P<0,05$).

Όσον αφορά στην σύγκριση των τιμών των βραχύνων κυττάρων κάθε είδους σε σχέση με τα αναπτυξιακά του στάδια παρατηρείται ότι το μαγιάτικο διαφέρει μεταξύ του σταδίου ανοίγματος του στόματος και της μεταμόρφωσης ($P<0,05$). Στον κρανιό

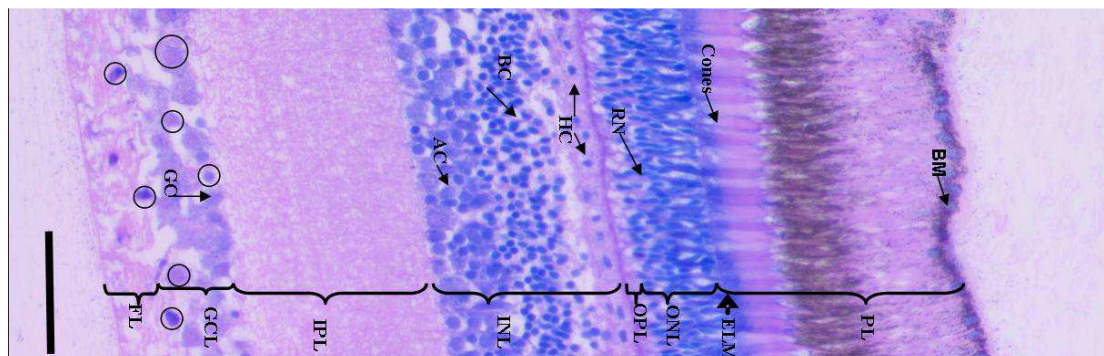
δεν παρατηρούνται διαφορές μεταξύ των διαφορετικών του αναπτυξιακών σταδίων ($P>0,05$). Στη συναγρίδα διαφορές παρουσιάζονται μεταξύ της έναρξης της κάμψης της νοτοχορδής και της μεταμόρφωσης ($P<0,05$).

Πίνακας 13. Αριθμός των βραχύνων κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P<0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P<0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	78,25 \pm 12,60 ^{1,a}	68,25 \pm 5,73 ^{1,a,b}	72,67 \pm 10,50 ^{1,a,b}	50,00 \pm 3,10 ^{1,b}
<i>Κρανίος</i>	42,13 \pm 2,78 ²	39,87 \pm 4,87 ²	40,20 \pm 3,70 ²	33,00 \pm 4,20 ²
<i>Συναγρίδα</i>	64,50 \pm 0,70 ^{1,a,b}	62,33 \pm 10,69 ^{1,a}	73,75 \pm 2,47 ^{1,a,b}	78,58 \pm 4,05 ^{3,b}

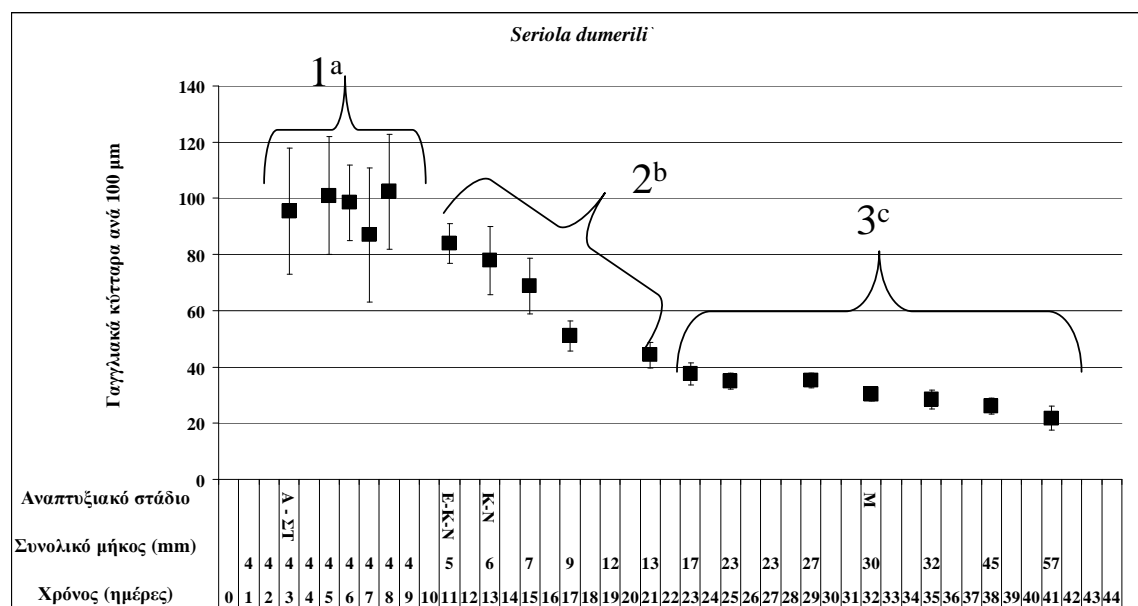
3.3.3.6. Εξέλιξη του αριθμού των γαγγλιακών κυττάρων.

Τα γαγγλιακά κύτταρα βρίσκονται στην γαγγλιακή στοιβάδα (Εικ. 60).



Εικόνα 60. Εγκάρσια τομή από μάτι νύμφης μαγιάτικου την 41^η ημέρα. Μερικά από τα γαγγλιακά κύτταρα που μετρήθηκαν έχουν κυκλωθεί. BM = μεμβράνη του Bruch, FL = στοιβάδα νευρικών ινών, GCL = στοιβάδα γαγγλιακών κυττάρων, IPL = εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, INL = εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα, OPL = εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα, ONL = εξωτερική κοκκώδης στοιβάδα, PL = στοιβάδα φωτοϋποδοχέων, PE = μελάγχρουν επιθήλιο, ELM = εξωτερική οριακή μεμβράνη, RN = πυρήνες ραβδίων, Cones = κωνία, GC = γαγγλιακά κύτταρα, AC = βραχύνια κύτταρα, BC = δίπολα κύτταρα, HC = οριζόντια κύτταρα RN = πυρήνες ραβδίων. Η μπάρα σε κάθε περίπτωση αντιστοιχεί 0,05 mm. Οι μαύροι κύκλοι ενδεικτικά εμπεριέχουν μερικά από τα γαγγλιακά κύτταρα τα οποία μετρήθηκαν.

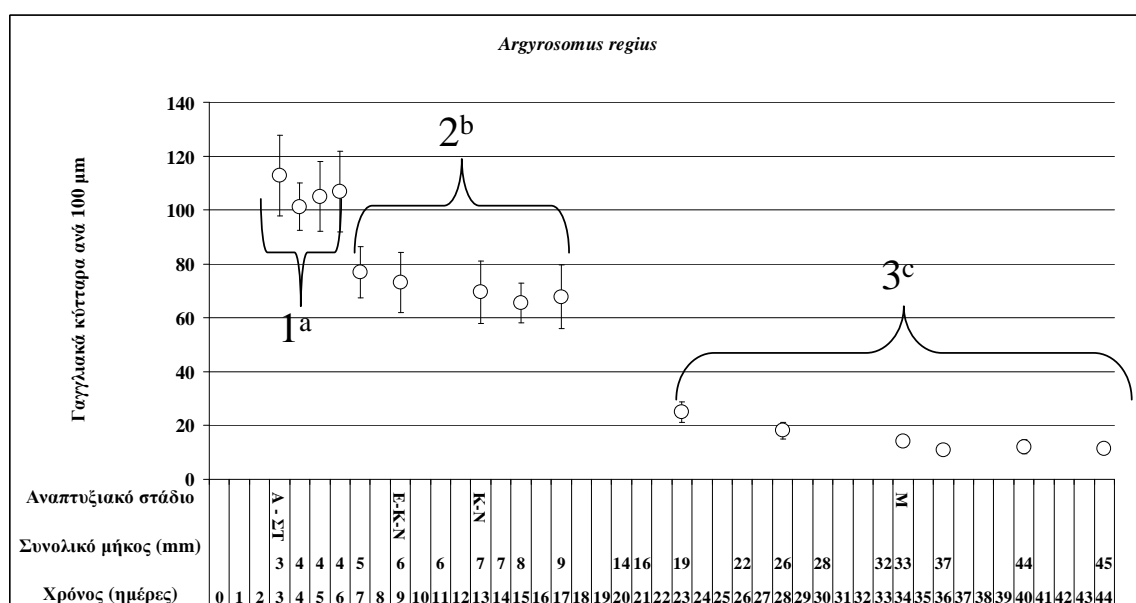
Στο **μαγιάτικο** η εξέλιξη του αριθμού των γαγγλιακών κυττάρων χαρακτηρίζεται από τρεις περιόδους (Εικ. 61).



Εικόνα 61. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (A-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση). Οι τρεις περίοδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 έως 3 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} της 2^{ης} και της 3^{ης} περιόδου ($P < 0.05$).

Η 1^η περίοδος εκτείνεται από την 3^η έως την 8^η ημέρα, η 2^η από την 11^η έως την 21^η και η 3^η από την 23^η έως την 41^η ημέρα. Κατά την 1^η περίοδο ο αριθμός των γαγγλιακών κυττάρων έχει τις υψηλότερες μέσες τιμές. Κατά την 2^η περίοδο, οι μέσες τιμές φθίνουν στην πορεία του χρόνου με την τιμή της 11^{ης} ημέρα να διαφέρει στατιστικά σημαντικά από αυτήν της 21^{ης} ημέρας, η οποία είναι η μόνη από τις τιμές της περιόδου αυτής που διαφέρει στατιστικά σημαντικά από την ομάδα των τιμών της 1^{ης} περιόδου, προφανώς λόγω της έντονης διακύμανσης που χαρακτηρίζει αυτή την ομάδα. Κατά την 3^η περίοδο συνεχίζεται η μείωση των τιμών των γαγγλιακών κυττάρων αλλά με μικρότερο ρυθμό σε σχέση με την 2^η περίοδο, χωρίς όμως να παρουσιάζονται σημαντικές διαφορές μεταξύ των τιμών αυτής της περιόδου.

Η εξέλιξη του αριθμού των γαγγλιακών κυττάρων **στον κρανίο** (Εικ. 62) μπορεί επίσης να χωριστεί σε τρεις διακριτές περιόδους.

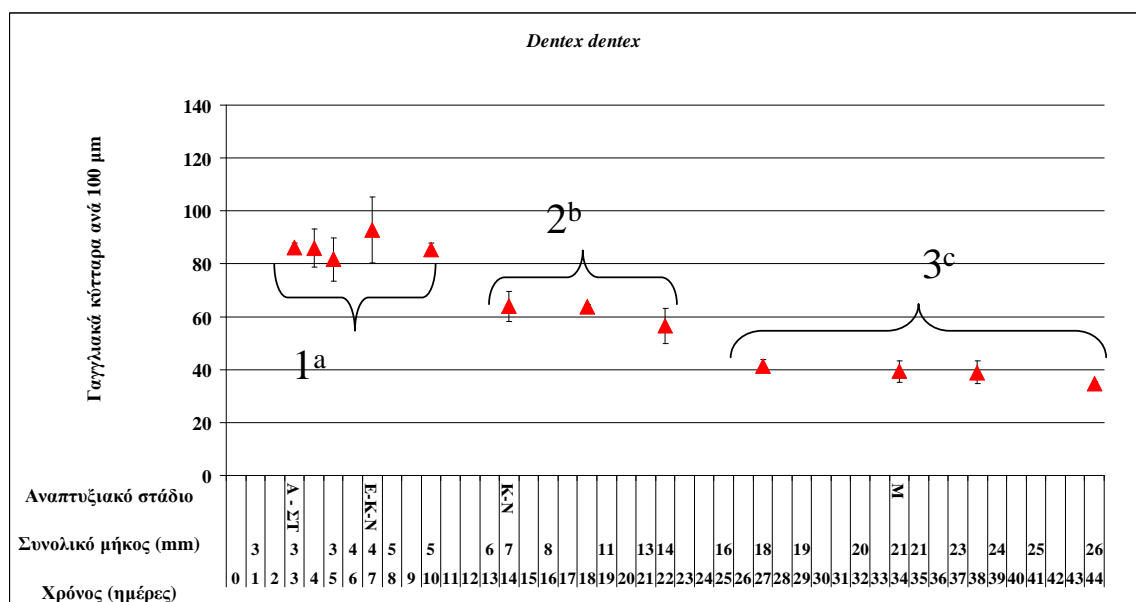


Εικόνα 62. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό του κρανίου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (A-S-T: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση). Οι τρεις περιόδους εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 έως 3 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} της 2^{ης} και της 3^{ης} περιόδου ($P < 0.05$).

Η 1^η περίοδος έχει διάρκεια από την 3^η έως την 6^η ημέρα, η 2^η από την 7^η έως την 17^η ημέρα και η 3^η από την 23^η έως την 44^η ημέρα. Κατά την 1^η περίοδο, ο αριθμός των γαγγλιακών κυττάρων παρουσιάζει τις υψηλότερες μέσες τιμές σε σχέση με τις άλλες περιόδους ($P < 0,05$), με τις τιμές που περιλαμβάνονται μέσα στην περίοδο να μην διαφέρουν σημαντικά στατιστικά μεταξύ τους. Κατά την 2^η περίοδο

παρατηρούνται στατιστικά σημαντικά μικρότερες τιμές σε σχέση με την 1^η περίοδο. Τέλος, κατά την 3^η περίοδο, οι τιμές των γαγγλιακών κυττάρων δεν παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές μεταξύ τους αλλά είναι σημαντικά μικρότερες σε σχέση με τις δυο προηγούμενες περιόδους.

Η εξέλιξη του αριθμού των γαγγλιακών κυττάρων **στη συναγρίδα**, (Εικ. 63) ακολουθεί το ίδιο πρότυπο μεταβολής όπως και στον κρανίο και μπορεί να χωριστεί και αυτή σε τρεις διακριτές περιόδους.



Εικόνα 63. Εξέλιξη του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Π-Κ-Ν: πριν την κάμψη της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση). Οι τρεις περιόδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 έως 3 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} της 2^{ης} και της 3^{ης} περιόδου ($P < 0.05$).

Η 1^η περίοδος έχει διάρκεια από την 3^η έως την 10^η ημέρα, η 2^η από την 14^η έως την 22^η ημέρα και η 3^η από την 27^η έως την 44^η ημέρα. Κατά την 1^η περίοδο ο αριθμός των γαγγλιακών κυττάρων παρουσιάζει υψηλές τιμές που δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$). Κατά την 2^η, οι τιμές των γαγγλιακών κυττάρων είναι μικρότερες σε σχέση με την 1^η περίοδο ($P < 0,05$). Τέλος, κατά την 3^η περίοδο οι τιμές των γαγγλιακών κυττάρων είναι σημαντικά μικρότερες ($P < 0,05$) σε σχέση με τις δυο προηγούμενες περιόδους και δεν παρουσιάζουν σημαντικές διαφορές μεταξύ τους ($P > 0,05$).

Η σύγκριση μεταξύ των ειδών ανά κοινό αναπτυξιακό στάδιο (Πίν. 14) δείχνει ότι και τα τρία είδη διαφοροποιούνται μόνο στο στάδιο της μεταμόρφωσης όπου τότε διαφέρουν όλα στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ($P < 0,05$). Στο στάδιο αυτό η

συναγρίδα παρουσιάζει τις υψηλότερες τιμές, ακολουθεί το μαγιάτικο και τέλος ο κρανίος.

Πίνακας 14. Αριθμός γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	95,50 \pm 22,40 ^a	84,00 \pm 7,07 ^a	77,83 \pm 12,21 ^a	30,20 \pm 2,40 ^{1,b}
<i>Κρανίος</i>	112,75 \pm 14,93 ^a	73,10 \pm 11,20 ^b	69,50 \pm 11,50 ^b	14,02 \pm 2,10 ^{2,c}
<i>Συναγρίδα</i>	86,25 \pm 1,76 ^a	92,83 \pm 22,38 ^a	64,00 \pm 5,66 ^{a,b}	39,25 \pm 4,09 ^{3,b}

Συγκρίνοντας τις τιμές των γαγγλιακών κυττάρων στα διάφορα αναπτυξιακά στάδια κάθε είδους ξεχωριστά, προκύπτει ότι: α) στο μαγιάτικο στατιστικά σημαντικές διαφορές παρατηρούνται μόνο κατά το στάδιο της μεταμόρφωσης, β) στον κρανίο διαφοροποίηση των τιμών των γαγγλιακών κυττάρων παρουσιάζεται στο στάδιο του ανοίγματος του στόματος που διαφέρει ($P < 0,05$) από το στάδιο της έναρξης της κάμψης της νοτοχορδής. Όμως στη μεταμόρφωση οι τιμές είναι μικρότερες σε σχέση με τα υπόλοιπα στάδια ($P < 0,05$) και γ) η συναγρίδα ακολουθεί το πρότυπο του μαγιάτικου με μοναδική εξαίρεση ότι δεν υπάρχει διαφορά ($P > 0,05$) μεταξύ του σταδίου της κάμψης της νοτοχορδής και της μεταμόρφωσης.

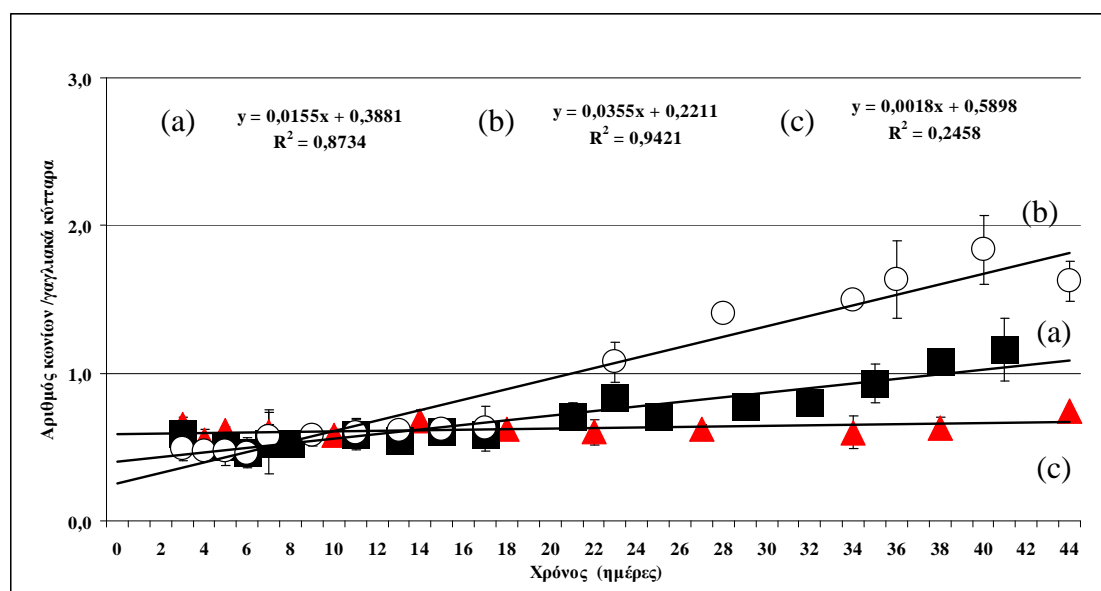
3.3.4. Αναλογία κυττάρων

3.3.4.1. Εξέλιξη της αναλογίας των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα (Κωνία / γαγγλιακά κύτταρα)

Στο **μαγιάτικο** (Εικ. 64) η εξέλιξη του λόγου των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα ακολουθεί μια γραμμική αύξηση που περιγράφεται από την εξίσωση $y = 0,0155x + 0,3881$ ($R^2 = 0,8734$).

Στον **κρανιό** (Εικ. 64) η εξέλιξη του λόγου των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα ακολουθεί επίσης αυξητική πορεία γραμμικής μορφής που περιγράφεται από την εξίσωση $y = 0,0355x + 0,2211$ ($R^2 = 0,8734$).

Στη **συναγρίδα** (Εικ. 64) η εξέλιξη του λόγου των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα ακολουθεί μια σταθερή πορεία σε όλη της διάρκεια της εκτροφής.



Εικόνα 64. Εξέλιξη του λόγου (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) μεταξύ των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα. Οι ευθείες περιγράφουν τον αριθμό των ραβδίων στον οφθαλμό του μαγιάτικου (a), κρανιού (b) και συναγρίδας (c) σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής.

Η σύγκριση του λόγου των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα μεταξύ των τριών διαφορετικών ειδών, για κάθε αναπτυξιακό στάδιο, δείχνει ότι υπάρχει διαφοροποίηση στο στάδιο της μεταμόρφωσης, όπου οι τιμές διαφέρουν μεταξύ τους (Πίν. 15) ($P < 0,05$). Φαίνεται ότι κατά το στάδιο αυτό ο κρανιός παρουσιάζει, μεγαλύτερο ($P < 0,05$) λόγο κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα, ακολουθεί το μαγιάτικο και τέλος, με τις μικρότερες, η συναγρίδα ($P < 0,05$).

Επίσης, για κάθε είδος ξεχωριστά, παρατηρούνται στατιστικές διαφορές μεταξύ των αναπτυξιακών σταδίων. Στο μαγιάτικο και τον κρανιό εντοπίζονται στο στάδιο της μεταμόρφωσης, ενώ στην συναγρίδα δεν παρουσιάζονται στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των διαφορετικών αναπτυξιακών της σταδίων.

Πίνακας 15. Λόγος αριθμού κωνίων προς αριθμό γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα πρώτα αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

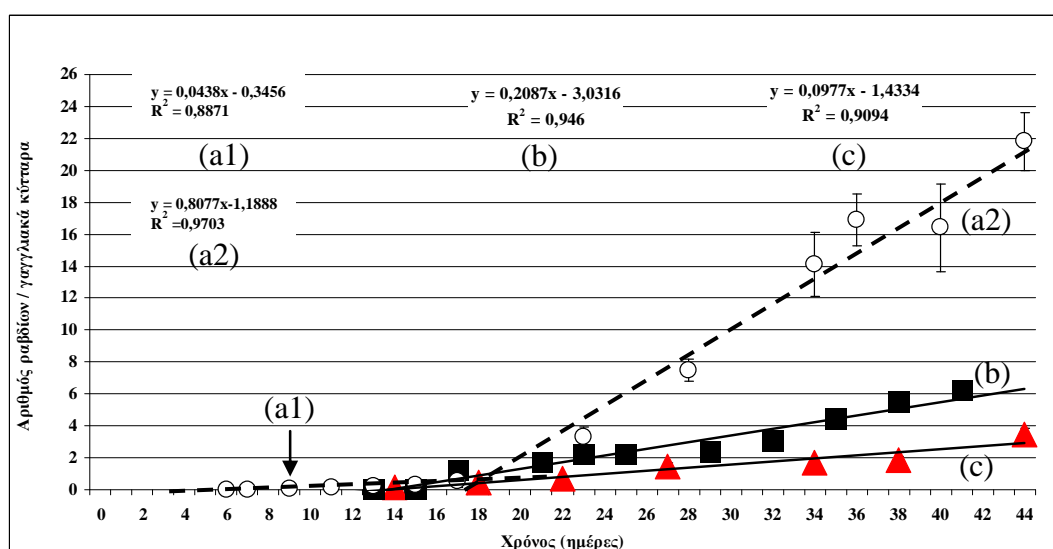
	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	$0,60 \pm 0,11^a$	$0,59 \pm 0,11^a$	$0,55 \pm 0,06^a$	$0,80 \pm 0,05^{1b}$
<i>Κρανίος</i>	$0,49 \pm 0,08^a$	$0,58 \pm 0,07^a$	$0,61 \pm 0,07^a$	$1,50 \pm 0,04^{2b}$
<i>Συναγρίδα</i>	$0,66 \pm 0,00$	$0,60 \pm 0,15$	$0,68 \pm 0,08$	$0,60 \pm 0,11^3$

3.3.4.2. Ραβδία / γαγγλιακά κύτταρα.

Στο μαγιάτικο (Εικ. 65) ο λόγος του αριθμού των ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα περιγράφεται με μια γραμμική εξίσωση αυξητικής μορφής με συνάρτηση: $y = 0,2087x - 3,0316$ ($R^2 = 0,946$).

Στον κρανιό (Εικ. 65) η εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα (Εικ. 50) από την 6^η έως και την 17^η ημέρα είναι σχετικά μικρή και παρουσιάζει μια γραμμική αυξητική πορεία, η οποία περιγράφεται από την εξίσωση $y = 0,0438x - 0,3456$ ($R^2 = 0,8871$), ενώ από την 17^η ημέρα έως και το τέλος της εκτροφής παρουσιάζει μια γραμμική αυξητική πορεία η οποία περιγράφεται από την εξίσωση: $y = 0,8077x - 1,1888$ ($R^2 = 0,9703$).

Στην συναγρίδα (Εικ. 65) η εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα από την 14^η ημέρα (περίοδος που ολοκληρώνεται η κάμψη της νοτοχορδής) παρουσιάζει μια γραμμική αυξητική πορεία, η οποία περιγράφεται από την εξίσωση: $y = 0,0977x - 1,4334$ ($R^2 = 0,9094$).



Εικόνα 65. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν (μαγιάτικο ■, κρανιός ○ και συναγρίδα ▲) στην πορεία του χρόνου. Οι ευθείες περιγράφουν τον λόγο των ραβδίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων στον οφθαλμό του κρανιού (διακεκομμένες γραμμές (a1, a2), στον κρανιό, (b) μαγιάτικο και (c) συναγρίδας.

Από τα προηγούμενα προκύπτει ότι η εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων στην πορεία του χρόνου διαφέρει από είδος σε είδος.

Πίνακας 16. Λόγος του αριθμού των κωνίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	-	-	$0,06 \pm 0,04^{1a}$	$3,10 \pm 0,10^{1b}$
<i>Κρανίο</i>	-	$0,08 \pm 0,03^a$	$0,20 \pm 0,05^{2b}$	$14,10 \pm 2,00^{2c}$
<i>Συναγρίδα</i>	-	-	$0,18 \pm 0,03^{2a}$	$1,674 \pm 0,04^{3b}$

Η σύγκριση του λόγου των ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα για τα τρία είδων και για κάθε διαφορετικό αναπτυξιακό στάδιο δείχνει (Πίνακας 16) ότι η διαφοροποίηση των τιμών ξεκινά από τη κάμψη της νοτοχορδής ($P < 0,05$). Στο στάδιο αυτό, το μαγιάτικο παρουσιάζει μικρότερη τιμή λόγου ($P < 0,05$) σε σχέση με τα άλλα δυο είδη τα οποία δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$). Στο στάδιο της μεταμόρφωσης και τα τρία είδη παρουσιάζουν διαφορές με τον κρανίο να έχει την μεγαλύτερη τιμή λόγου ($P < 0,05$), να ακολουθεί το μαγιάτικο και τέλος η συναγρίδα με τη μικρότερη τιμή.

Η σύγκριση των λόγων του αριθμού των ραβδίων προς τον αριθμό των γαγγλιακών κυττάρων για κάθε αναπτυξιακό στάδιο και κάθε είδος ξεχωριστά, δείχνει ότι, και για τα τρία είδη, οι τιμές διαφέρουν σε όλα τα αναπτυξιακά στάδια ($P < 0,05$).

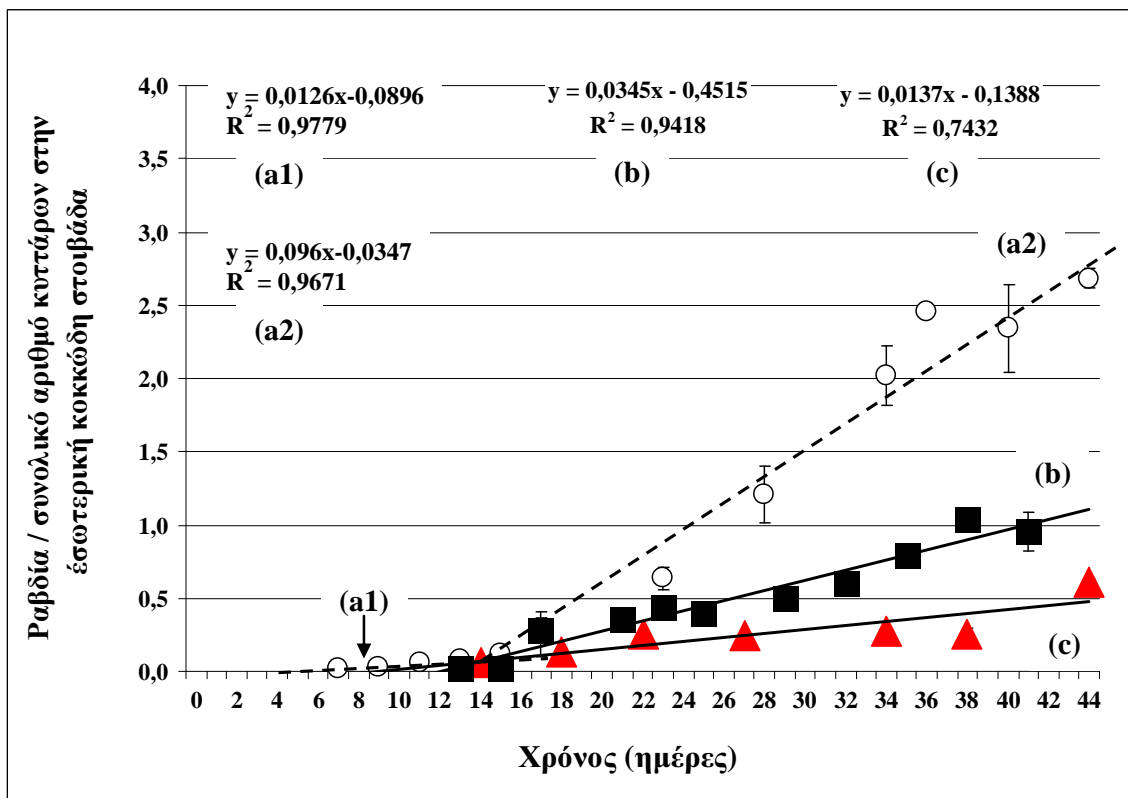
3.3.4.3. Ραβδία / σύνολο κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα.

Στο μαγιάτικο (Εικ. 66), ο λόγος του αριθμού των ραβδίων προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα (οριζόντια, δίπολα και βραχύνια) παρουσιάζει αύξηση στο χρόνο, η οποία περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0345x - 0,4515$ ($R^2 = 0,9418$).

Στον κρανίο (Εικ. 66), η εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα φαίνεται ότι αρχικά (7^η έως 15^η ημέρα) είναι πολύ μικρή και περιγράφεται από την εξίσωση γραμμικής μορφής: $y = 0,0126x - 0,0896$ ($R^2 = 0,9779$). Από την 17^η ημέρα έως και το τέλος της εκτροφής παρουσιάζει μια μεγαλύτερη αύξηση, που περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,096x - 0,0347$ ($R^2 = 0,9671$).

Στην συναγρίδα (Εικ. 66), η εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα ξεκινάει από την 14^η ημέρα (περίοδος που ολοκληρώνεται η κάμψη της νοτοχορδής) και παρουσιάζει γραμμική αυξητική πορεία η οποία περιγράφεται από την εξίσωση: $y = 0,0137x - 0,1388$ ($R^2 = 0,7432$) (Εικ. 55).

Η εξέλιξη του λόγου του αριθμού των ραβδίων προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα διαφέρει από είδος σε είδος και σε συνάρτηση με τον χρόνο εκτροφής (Εικ. 66).



Εικόνα 66. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των ραβδίων προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα (οριζόντια, δίπολα και βραχύνα) στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν (μαγιάτικο ■, κρανιός ○ και συναγρίδα ▲). Οι ευθείες περιγράφουν την εξέλιξη των παραπάνω τιμών του κρανιού (a), του μαγιάτικου (b) και συναγρίδας (c) στην πορεία του χρόνου εκτροφής.

Ο κρανιός παρουσιάζει μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$) καθ' όλη τη διάρκεια εκτροφής, ακολουθεί το μαγιάτικο παρουσιάζοντας ενδιάμεσες τιμές ($P < 0,05$), μεταξύ του κρανιού και της συναγρίδας ($P < 0,05$), και τέλος η συναγρίδα η οποία παρουσιάζει τις μικρότερες τιμές σε σχέση με τα υπόλοιπα είδη ($P < 0,05$).

Πίνακας 17. Λόγος του αριθμού των ραβδίων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα (οριζόντια, δίπολα και βραχύινα) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	-	-	$0,02 \pm 0,01^{1,a}$	$0,60 \pm 0,10^{1,b}$
<i>Κρανιός</i>	-	$0,03 \pm 0,01^a$	$0,08 \pm 0,03^{2,b}$	$2,02 \pm 0,20^{2,c}$
<i>Συναγρίδα</i>	-	-	$0,06 \pm 0,02^{2,a}$	$0,27 \pm 0,01^{3,b}$

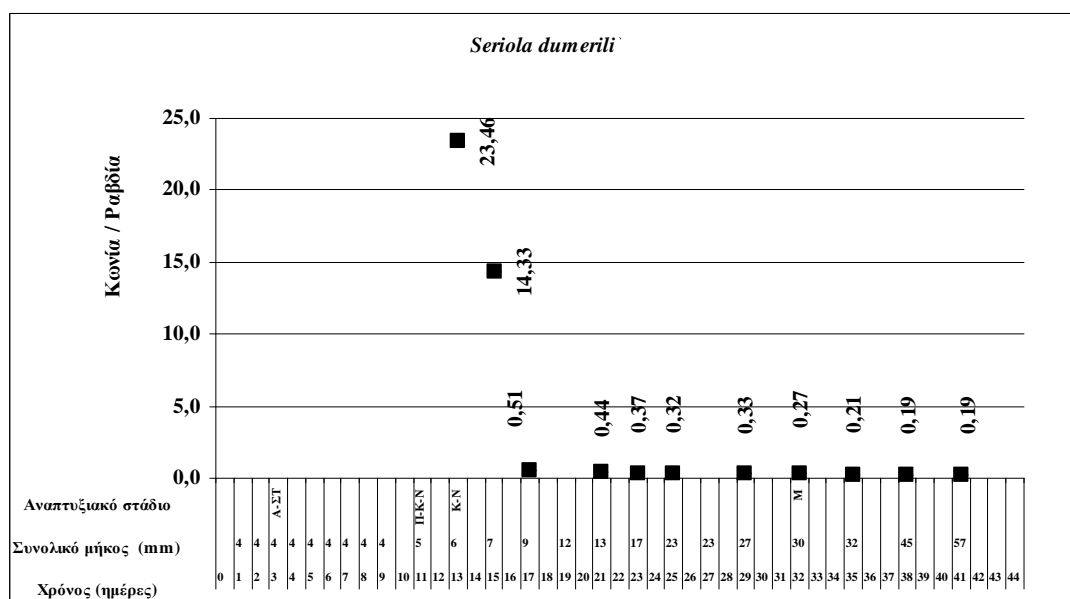
Η σύγκριση του λόγου των ραβδίων προς το σύνολο των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα των τριών ειδών για κάθε διαφορετικό αναπτυξιακό στάδιο (Πιν. 17), δείχνει διαφοροποίηση των τιμών από το την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής ($P < 0,05$). Κατά το στάδιο αυτό, το μαγιάτικο παρουσιάζει σημαντικά μικρότερη τιμή ($P < 0,05$) σε σχέση με τα άλλα δύο είδη (συναγρίδα, κρανιός) τα οποία δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ($P > 0,05$). Στη μεταμόρφωση, και τα τρία είδη παρουσιάζουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ τους, με τον κρανιό να παρουσιάζει την μεγαλύτερη τιμή ($P < 0,05$), να ακολουθεί το μαγιάτικο ($P < 0,05$) και τέλος η συναγρίδα με τη μικρότερη τιμή ($P < 0,05$).

Η σύγκριση των τιμών των λόγων για κάθε αναπτυξιακό στάδιο και κάθε είδους ξεχωριστά, έδειξε στατιστικά σημαντικές διαφορές ($P < 0,05$) και στα τρία είδη για όλα τα αναπτυξιακά τους στάδια.

3.3.4.4. Εξέλιξη του λόγου κωνία / ραβδία.

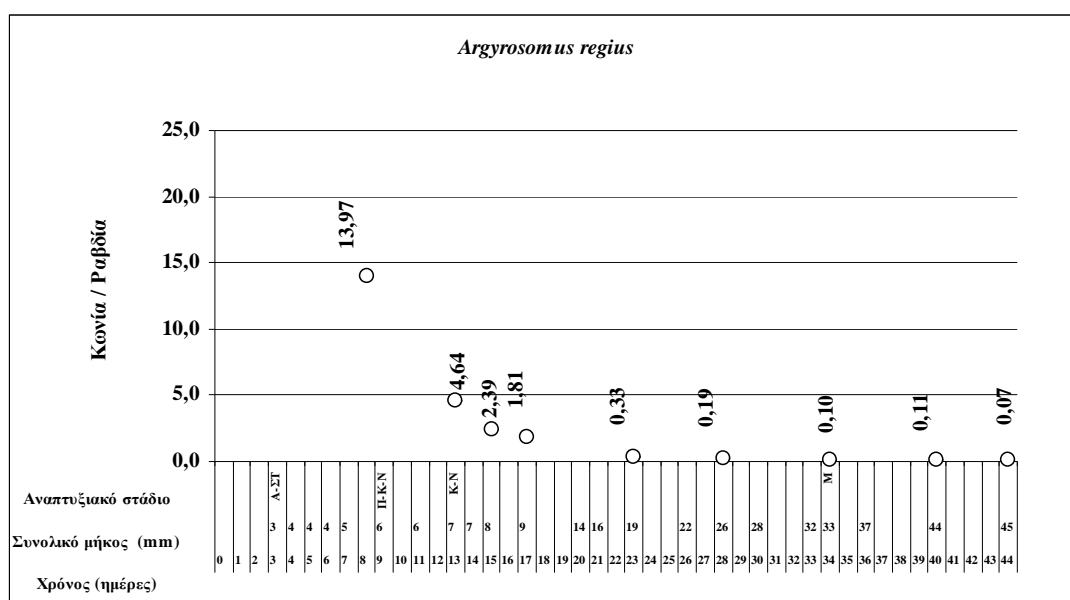
Στο μαγιάτικο, όπως προαναφέρθηκε σε προηγούμενη παράγραφο, τα ραβδία, αρχικά λίγα, εμφανίζονται την 13^η ημέρα και στην συνέχεια αυξάνονται γραμμικά σε αριθμό ενώ στα κωνία, ο αριθμός τους μειώνεται στην πορεία του χρόνου (Εικ. 67). Ο λόγος του αριθμού των κωνίων προς τα ραβδία αρχικά είναι μεγάλος όμως, στην συνέχεια, όταν ο αριθμός των ραβδίων αυξάνει, ο λόγος αυτός μειώνεται

σημαντικά.



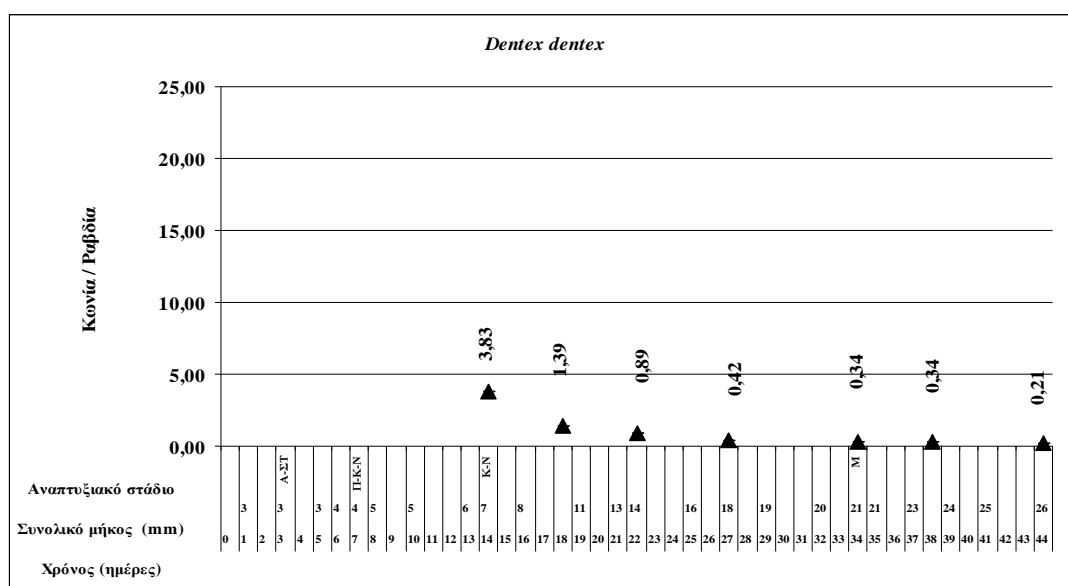
Εικόνα 67. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού των κωνίων προς τον αριθμό των ραβδίων στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (A-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση)

Στον κρανίο, ο λόγος κωνία/ραβδία αρχικά είναι μεγάλος ενώ στην συνέχεια, που ο αριθμός των ραβδίων αυξάνει, ο λόγος μειώνεται. Στον κρανίο, τα ραβδία εμφανίζονται πιο νωρίς, την 6^η ημέρα, και για τον λόγο αυτό οι τιμές προηγούνται χρονικά του μαγιάτικου και όπως φαίνεται παρακάτω και της συναγρίδας (Εικ. 68).



Εικόνα 68. Εξέλιξη του λόγου κωνία/ραβδία στον οφθαλμό του κρανίου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, του συνολικού τους μήκους και του αναπτυξιακού τους σταδίου (A-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση).

Στη συναγρίδα, όπως και στα προηγούμενα δύο είδη, ο λόγος κωνία/ραβδία αρχικά είναι μεγάλος ενώ, στην συνέχεια, που ο αριθμός των ραβδίων αυξάνει, μειώνεται. Στη συναγρίδα τα ραβδία εμφανίζονται την 14^η ημέρα, αρχικά λίγα για να αυξηθούν γραμμικά στην συνέχεια, ενώ ο αριθμός των κωνίων μειώνεται στην πορεία του χρόνου (Εικ. 69).



Εικόνα 69. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού των κωνίων προς τα ραβδία στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση).

Η σύγκριση του λόγου κωνία/ραβδία των τριών ειδών σε κάθε διαφορετικό αναπτυξιακό στάδιο δείχνει ότι επέρχεται διαφοροποίηση των τιμών από την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής ($P < 0,05$) (Πίν. 18). Το μοναδικό είδος που παρουσιάζει τιμή πριν από την κάμψη της νοτοχορδής είναι ο κρانيός λόγω της πρώιμης εμφάνισης ραβδίων στο είδος αυτό. Στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής, το μαγιάτικο παρουσιάζει μεγαλύτερη τιμή ($P < 0,05$) σε σχέση με τα άλλα δύο είδη τα οποία δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$). Στην μεταμόρφωση παρουσιάζονται στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των ειδών, με τον κρانيό να παρουσιάζει μικρότερο λόγο σε σχέση με τα άλλα δυο είδη που δεν διαφέρουν μεταξύ τους.

Η σύγκριση των λόγων κωνία/ραβδία για κάθε είδος και αναπτυξιακό στάδιο ξεχωριστά (Πίν. 18), δείχνει ότι και στα τρία είδη οι τιμές διαφέρουν για όλα τα αναπτυξιακά τους στάδια ($P < 0,05$).

Πίνακας 18. Κωνία/ραβδία (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα τέσσερα αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

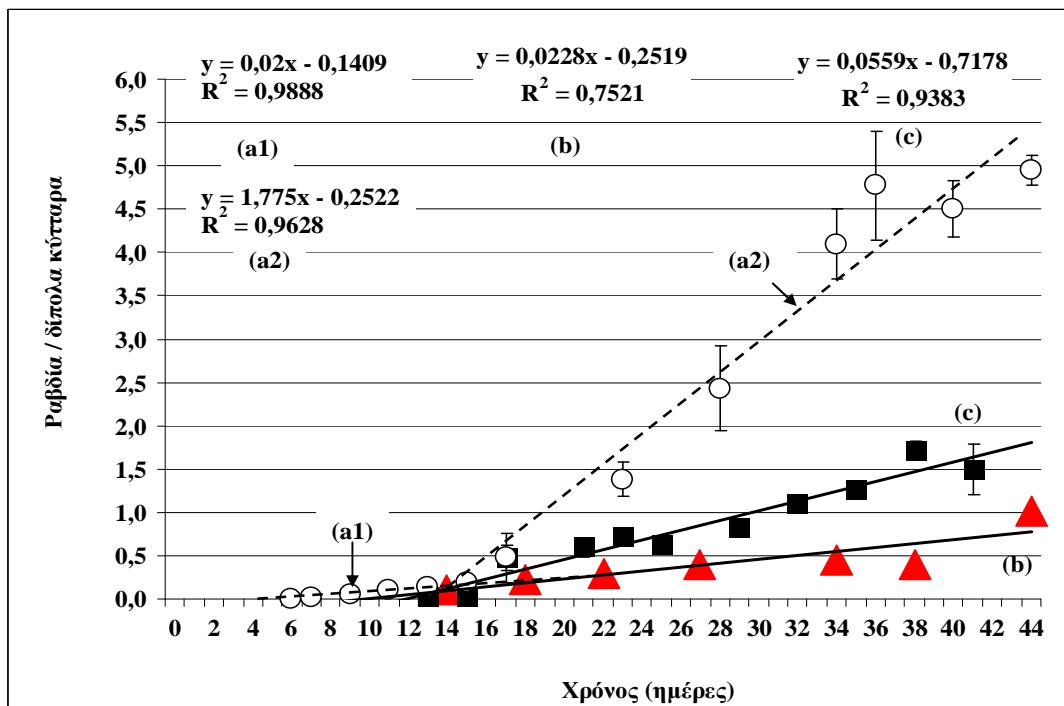
	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>		-	23,463 ± 18,861 ^{1,a}	0,269 ± 0,027 ^{1,b}
<i>Κρανίος</i>		13,967 ± 3,782	4,635 ± 1,456 ^{2,a}	0,097 ± 0,018 ^{2,b}
<i>Συναγρίδα</i>		-	3,834 ± 1,128 ^{2,a}	0,345 ± 0,055 ^{1,b}

3.3.4.5. Εξέλιξη του λόγου ραβδία / δίπολα κύτταρα.

Στο μαγιάτικο ο λόγος ραβδία/δίπολα κύτταρα παρουσιάζει αύξηση στο χρόνο, η οποία περιγράφεται από μια γραμμική εξίσωση της μορφής: $y = 0,0559x - 0,7178$ ($R^2 = 0,9383$) (Εικ. 70).

Στον κρανιό ο λόγος ραβδία/δίπολα κύτταρα παρουσιάζει επίσης αύξηση στο χρόνο (Εικ. 70). Δυο περίοδοι χαρακτηρίζουν την εξέλιξη του λόγου των ραβδίων προς τα δίπολα κύτταρα. Η 1^η είναι η περίοδος από την 6^η έως την 15^η ημέρα κατά την οποία ο ρυθμός αύξησης είναι μικρότερος από την δεύτερη και περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,02x - 0,1409$ ($R^2 = 0,9888$). Κατά την 2^η περίοδο, που εκτείνεται μεταξύ της 17^{ης} ημέρας και την 44^{ης} ημέρας, ο ρυθμός αύξησης είναι μεγαλύτερος και περιγράφεται με την γραμμική εξίσωση: $y = 1,775x - 0,2522$ ($R^2 = 0,9628$).

Τέλος, **στην συναγρίδα** (Εικ. 70), ραβδία/δίπολα κύτταρα παρουσιάζει αύξηση στο χρόνο, η οποία περιγράφεται από μια γραμμική εξίσωση της μορφής: $y = 0,0228x - 0,2519$ ($R^2 = 0,7521$).



Εικόνα 70. Εξέλιξη του λόγου του αριθμού (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των ραβδίων προς τον αριθμό των δίπολων κύτταρων στον οφθαλμό των τριών ειδών που μελετήθηκαν (μαγιάτικο ■, κρανιός ○ και συναγρίδα ▲). Οι ευθείες περιγράφουν την εξέλιξη του αριθμού των ραβδίων των νυμφών-ιχθυδίων κρανιού (διακεκομμένη γραμμή, a1, a2), συναγρίδας (b) και μαγιάτικου (c) σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής.

Η εξέλιξη του λόγου ραβδία/δίπολα κύτταρα σε συνάρτηση με τον χρόνο διαφέρει από είδος σε είδος όπως φαίνεται από την εικόνα (70). Ο κρανιός παρουσιάζει τιμές από την 6^η ημέρα, πολύ πιο νωρίς από τα άλλα είδη στα οποία οι πρώτες τιμές καταγράφονται την 13^η (μαγιάτικο) και την 14^η ημέρα (κρανιός). Μετά από την 15^η ημέρα, η εξέλιξη των ευθειών διαφοροποιείται μεταξύ των τριών ειδών, διαφέροντας καθόλη την διάρκεια της μελέτης ($P < 0,05$). Ο κρανιός παρουσιάζει τις μεγαλύτερες τιμές σε όλη τη διάρκεια της μελέτης σε σχέση με τα δυο άλλα είδη ($P < 0,05$). Το μαγιάτικο παρουσιάζει τιμές μεταξύ του κρανιού και της συναγρίδας που διαφέρουν ($P < 0,05$) σε όλη την πειραματική περίοδο, ενώ η συναγρίδα παρουσιάζει τις μικρότερες τιμές ($P < 0,05$) σε σχέση με τα υπόλοιπα είδη.

Πίνακας 19. Λόγος του αριθμού των ραβδίων προς τα δίπολα (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	-	-	$0,03 \pm 0,02^{1,a}$	$1,10 \pm 0,02^{1,b}$
<i>Κρανίος</i>	-	$0,05 \pm 0,02^a$	$0,14 \pm 0,02^{2,b}$	$4,10 \pm 0,40^{2,c}$
<i>Συναγρίδα</i>	-	-	$0,10 \pm 0,05^{2,a}$	$0,44 \pm 0,03^{3,b}$

Η σύγκριση του λόγου κωνία/δίπολα κύτταρα των τριών ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο δείχνει διαφοροποίηση κατά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής ($P < 0,05$) (Πιν. 19). Τότε, το μαγιάτικο παρουσιάζει σημαντικά μικρότερη τιμή ($P < 0,05$), σε σχέση με τα άλλα δυο είδη τα οποία δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$). Στη μεταμόρφωση και τα τρία είδη παρουσιάζουν διαφορές ($P < 0,05$) με τον κρανιό να έχει την μεγαλύτερη τιμή, να ακολουθεί το μαγιάτικο και η συναγρίδα με την μικρότερη τιμή.

Η σύγκριση του λόγου κωνία/δίπολα κύτταρα σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο κάθε είδους ξεχωριστά δείχνει ότι και στα τρία είδη οι τιμές διαφέρουν για όλα τα αναπτυξιακά τους στάδια ($P < 0,05$).

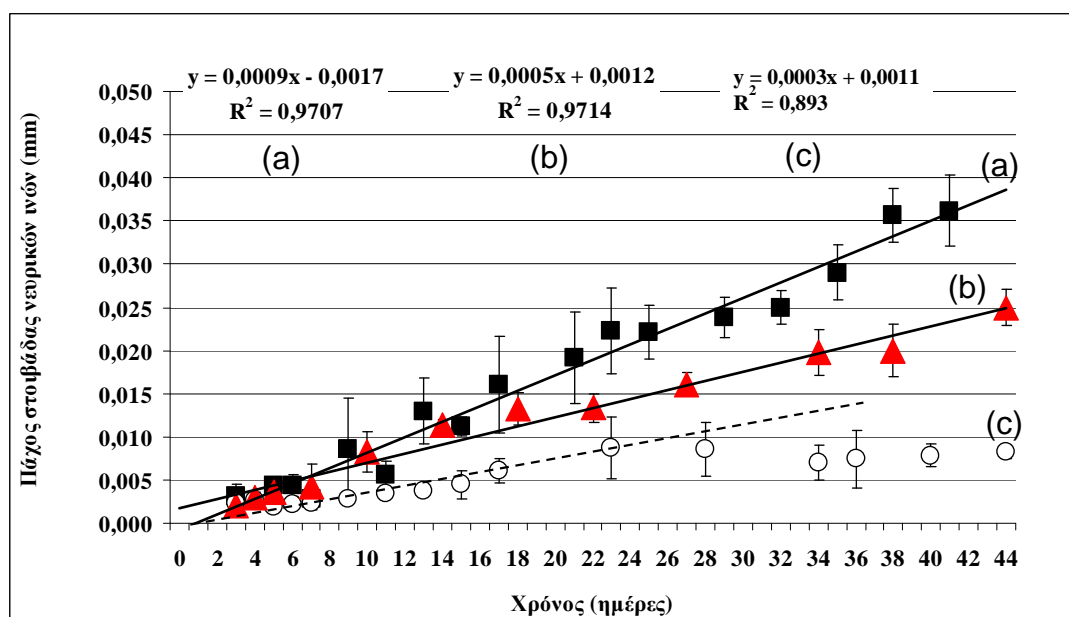
3.3.5. Αποτελέσματα εξέλιξης του πάχους των διαφορετικών στοιβάδων που συνιστούν τον αμφιβληστροειδή

3.3.5.1. Εξέλιξη του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ινών

Στο **μαγιάτικο** (Εικ. 71), το πάχος της στοιβάδας των νευρικών ινών του αμφιβληστροειδή παρουσιάζει αυξητική πορεία καθ' όλη την διάρκεια της εκτροφής, η οποία περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0009x - 0,0017$ ($R^2 = 0,9707$).

Στον **κρανιό**, δυο περίοδοι χαρακτηρίζουν την αύξηση του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ινών (Εικ. 71). Κατά την 1^η, που διαρκεί από το άνοιγμα του στόματος έως την 23^η ημέρα, οι τιμές του πάχους των νευρικών ινών παρουσιάζουν μια αυξητική πορεία που περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0003x + 0,0011$ ($R^2 = 0,893$). Στην συνέχεια, και έως το τέλος της εκτροφής (2^η περίοδος) οι τιμές δεν μεταβάλλονται στην πορεία του χρόνου ($P > 0,05$).

Στη **συναγρίδα** (Εικ. 71), το πάχος της στοιβάδας των νευρικών ινών στον αμφιβληστροειδή αυξάνει καθ' όλη την περίοδο μελέτης. Η αύξηση του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ινών με τον χρόνο περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0005x + 0,0012$ ($R^2 = 0,9714$).



Εικόνα 71. Εξέλιξη του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ινών (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) στον οφθαλμό του: μαγιάτικου (■), κρανιού (○) και συναγρίδας (▲) στην πορεία του χρόνου εκτροφής. Οι ευθείες περιγράφουν την παραπάνω εξέλιξη των νυμφών-ιχθυδίων μαγιάτικου (a), συναγρίδας (b) και κρανιού (c).

Από τα παραπάνω προκύπτει ότι το πάχος της στοιβάδας των νευρικών ιών διαφοροποιείται από είδος σε είδος. Το μαγιάτικο παρουσιάζει τις μεγαλύτερες τιμές, ακολουθεί η συναγρίδα και μετά ο κρανιός με τις μικρότερες τιμές ($P<0,05$).

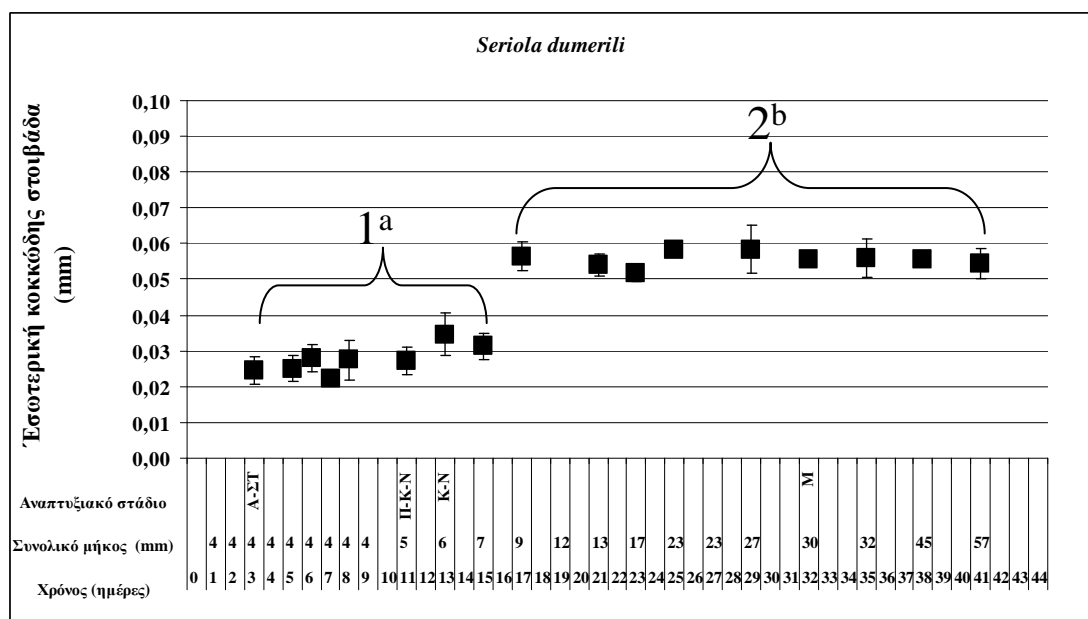
Πίνακας 20. Πάχος της στοιβάδας των νευρικών ιών (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος στα πρώτα αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tukey's test, $P<0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tukey's test, $P<0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	0,0032 \pm 00014 ^a	0,0056 \pm 0,0016 ^a	0,0130 \pm 0,0039 ^{1,b}	0,0250 \pm 0,0020 ^{1,c}
<i>Κρανιός</i>	0,0023 \pm 0,0007 ^a	0,0028 \pm 0,0006 ^a	0,0038 \pm 0,0002 ^{2,a}	0,0070 \pm 0,0020 ^{2,b}
<i>Συναγρίδα</i>	0,0021 \pm 0,0002 ^a	0,0042 \pm 0,0026 ^a	0,0113 \pm 0,0006 ^{1,b}	0,0198 \pm 0,0027 ^{1,c}

Οι τιμές του πάχους της στοιβάδας των νευρικών ιών στο μαγιάτικο διαφοροποιούνται ($P<0,05$) από την κάμψη της νοτοχορδής παρουσιάζοντας συνεχώς μεγαλύτερες τιμές στα υπόλοιπα αναπτυξιακά στάδια (Πιν. 20). Το ίδιο παρατηρείται και στην συναγρίδα ενώ διαφορετικό πρότυπο χαρακτηρίζει τον κρανιό όπου, αν και οι τιμές αυξάνονται στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής, δεν παρατηρείται στατιστική διαφοροποίησή τους από τις αντίστοιχες του σταδίου της μεταμόρφωσης.

3.3.5.2. Εξέλιξη του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας

Η εξέλιξη του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή του **μαγιάτικου** (Εικ. 72) χαρακτηρίζεται από δυο διακριτές περιόδους.

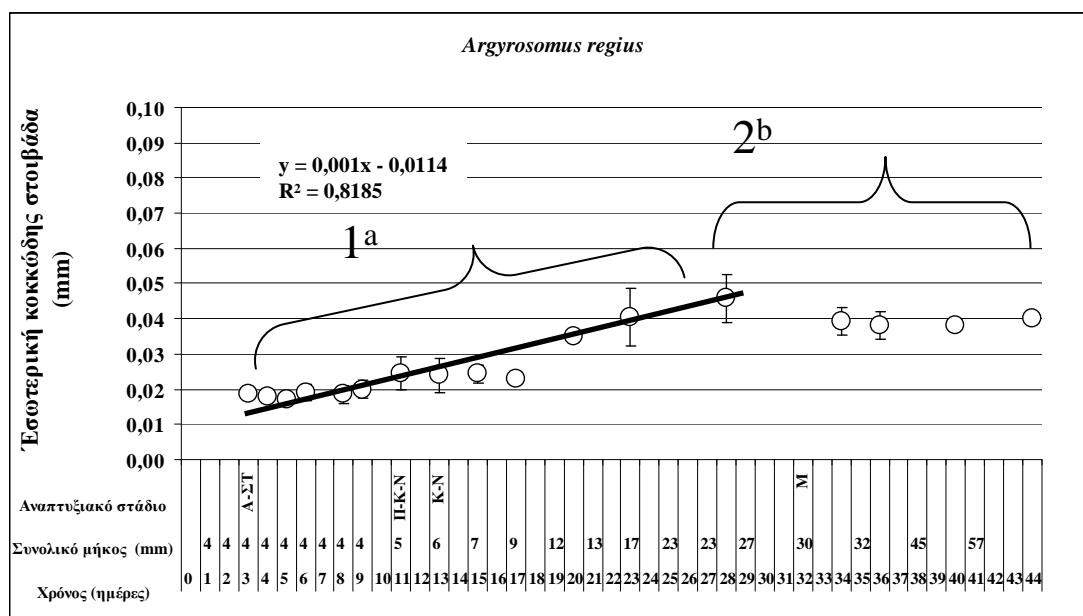


Εικόνα 72. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο. A-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, E-K-N: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, K-N: κάμψη νοτοχορδής, M: μεταμόρφωση. Οι αριθμοί υποδηλώνουν τις δυο περιόδους που χαρακτηρίζουν την εξέλιξη του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας και οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικές σημαντικές διαφορές μεταξύ των περιόδων (One way Anova, $P < 0.05$). Οι δυο περίοδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 και 2 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} και της 2^{ης} περιόδου ($P < 0.05$).

Η πρώτη ξεκινά από την στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η έως 15^η ημέρα) και η 2^η εκτείνεται από την 17^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής. Οι τιμές της 1^{ης} περιόδου δεν διαφέρουν μεταξύ τους και είναι στατιστικά σημαντικά μικρότερες από αυτές της 2^{ης} περιόδου. Οι τιμές της 2^{ης} περιόδου δεν διαφέρουν στατιστικά μεταξύ τους και δε παρουσιάζουν κάποιας μορφής μεταβολή.

Η εξέλιξη του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή του **κρانيού** (Εικ.73) χαρακτηρίζεται, όπως και στο μαγιάτικο, από

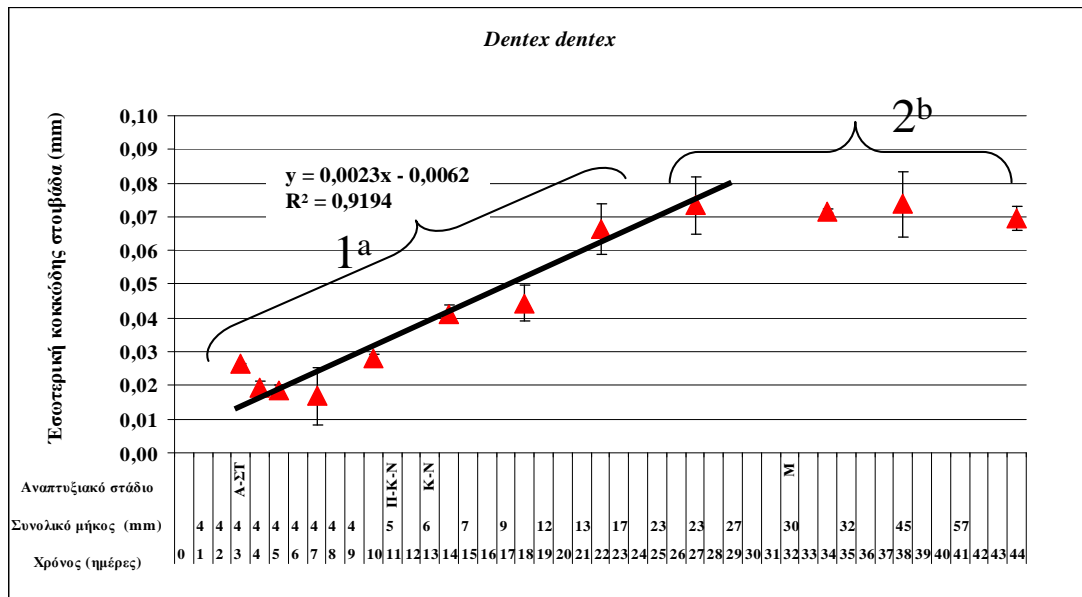
δυο διακριτές περιόδους. Η 1^η ξεκινά από τη στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η ημέρα) και διαρκεί έως την 23^η ημέρα και η 2^η εκτείνεται από την 23^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής.



Εικόνα 73. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του κρανίου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο. Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση. Οι δύο περίοδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 και 2 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} και της 2^{ης} περιόδου (One way Anova, $P < 0,05$). Η ευθεία παρουσιάζει το μοντέλο εξέλιξης της 1^{ης} περιόδου.

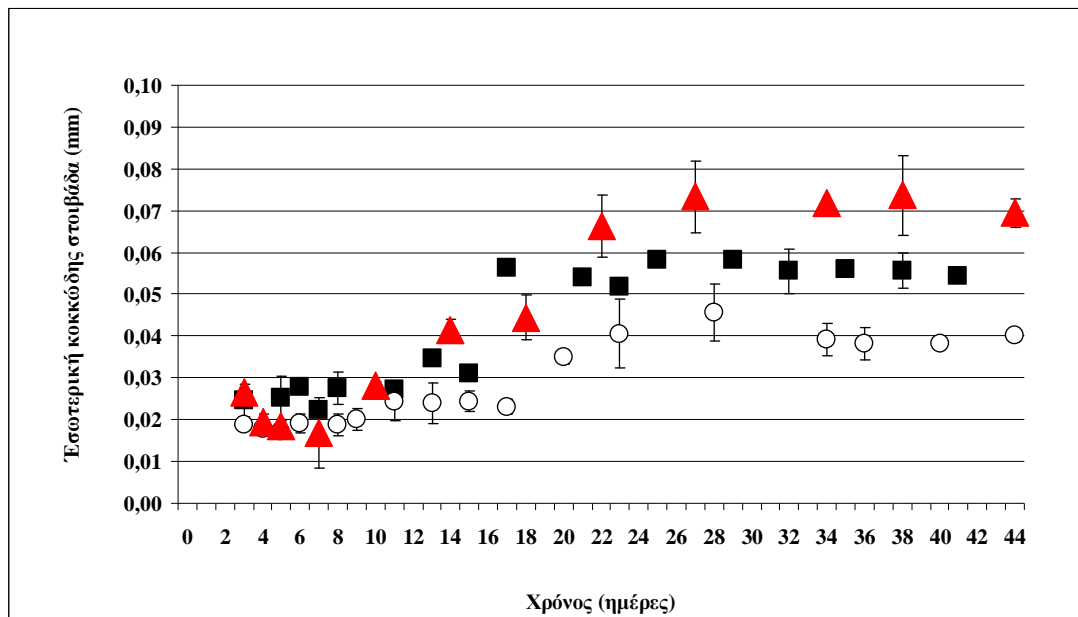
Την 1^η περίοδο οι τιμές του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας παρουσιάζουν αυξητική πορεία που περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,001x - 0,0114$ ($R^2 = 0,8185$). Στη συνέχεια και έως το τέλος της εκτροφής, οι τιμές σταθεροποιούνται χωρίς να παρουσιάζουν σημαντικές μεταβολές μεταξύ τους.

Στη **συναγρίδα** (Εικ. 74) η αύξηση του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας του αμφιβληστροειδή χαρακτηρίζεται επίσης από δύο περιόδους. Κατά την 1^η περίοδο, που διαρκεί από το άνοιγμα του στόματος (3^η ημέρα) έως την 27^η ημέρα, οι τιμές του πάχους των νευρικών ινών παρουσιάζουν αυξητική πορεία που περιγράφεται από τη γραμμική εξίσωση: $y = 0,0023x - 0,0062$ ($R^2 = 0,9194$). Στην συνέχεια και έως το τέλος της εκτροφής οι τιμές σταθεροποιούνται ($P > 0,05$).



Εικόνα 74. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο. Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση. Οι δύο περίοδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 και 2 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} και της 2^{ης} περιόδου (One way Anova, $P < 0,05$). Η ευθεία παρουσιάζει το μοντέλο εξέλιξης της 1^{ης} περιόδου.

Συγκριτικά, οι τιμές που εμφανίζουν τα τρία είδη (Εικ. 75) διαφοροποιούνται μετά την 14-16^η ημέρα, με τον κρανίο να παρουσιάζει τις μικρότερες τιμές ($P < 0,05$). Η συναγρίδα μετά την 22^η ημέρα παρουσιάζει μεγαλύτερες τιμές σε σχέση με τα υπόλοιπα δυο είδη, ακολουθούν οι τιμές του μαγιάτικου και τέλος του κρανιού ($P < 0,05$).



Εικόνα 75. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας των νυμφών-ιχθυδίων μαγιάτικου (■), κρανιού (○) και συναγρίδας (▲) στην πορεία του χρόνου εκτροφής.

Διαφοροποίηση ($P < 0,05$) των τιμών του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας μεταξύ των ειδών (Πιν. 21) παρατηρούνται μόνο στο στάδιο της έναρξης της κάμψης της νοτοχορδής. Στα στάδια του ανοίγματος του στόματος και της κάμψης της νοτοχορδής το μαγιάτικο και η συναγρίδα, δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$) αλλά παρουσιάζουν μεγαλύτερες τιμές από τον κρανιό ($P < 0,05$). Στο στάδιο της μεταμόρφωσης, η συναγρίδα παρουσιάζει τις μεγαλύτερες τιμές, ακολουθεί το μαγιάτικο και μετά ο κρανιός με τις μικρότερες τιμές ($P < 0,05$).

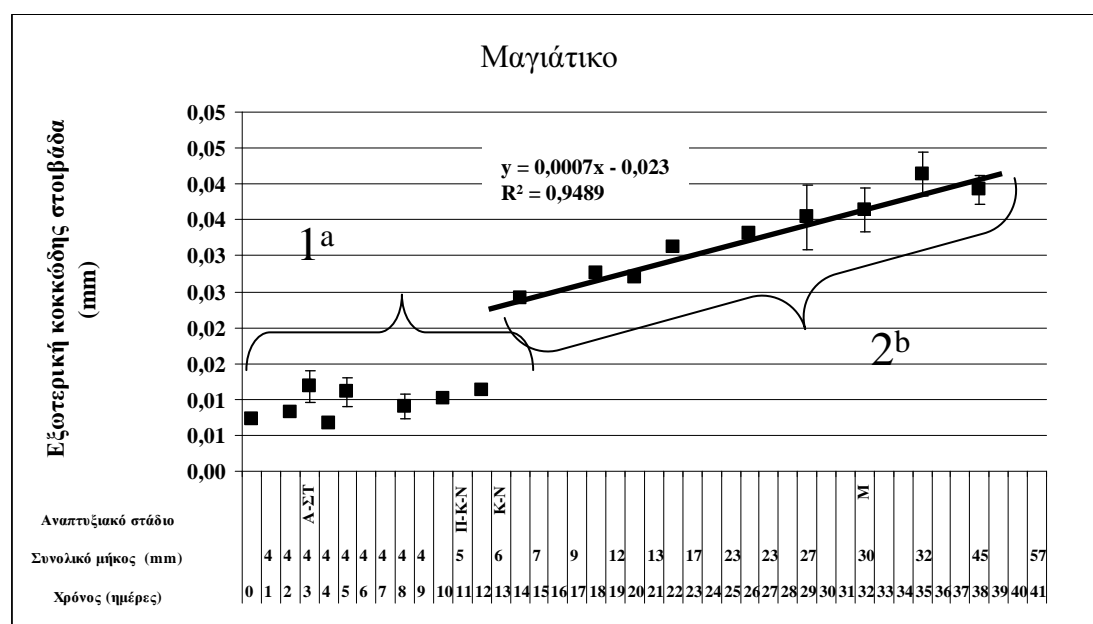
Διαφοροποίηση ($P < 0,05$) των τιμών του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας σε σχέση με το αναπτυξιακό στάδιο παρατηρείται: α) στο μαγιάτικο μετά το στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής και συνεχίζεται με ακόμη μεγαλύτερες τιμές στο στάδιο της μεταμόρφωσης β) στον κρανιό όπου στο στάδιο της μεταμόρφωσης παρατηρούνται μεγαλύτερες τιμές σε σχέση με τα προηγούμενα στάδια και γ) στη συναγρίδα, όπου οι τιμές συνεχώς διαφοροποιούνται (αυξάνονται) καθώς οι νύμφες μεταβαίνουν σε ολοένα και μεγαλύτερα αναπτυξιακά στάδια.

Πίνακας 21. Πάχος της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	0,0246 ± 0,0037 ^{1,a}	0,0272 ± 0,0038 ^{a,b}	0,0346 ± 0,0061 ^{1,b}	0,0556 ± 0,0009 ^{1,c}
<i>Κρανίος</i>	0,0188 ± 0,0013 ^{2,a}	0,0200 ± 0,0025 ^a	0,0239 ± 0,0047 ^{2,a}	0,0392 ± 0,0039 ^{2,b}
<i>Συναγρίδα</i>	0,0264 ± 0,0002 ^{1,a}	0,0169 ± 0,0084 ^b	0,0413 ± 0,0026 ^{1,c}	0,0717 ± 0,0007 ^{3,d}

3.3.5.3. Εξέλιξη του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδα

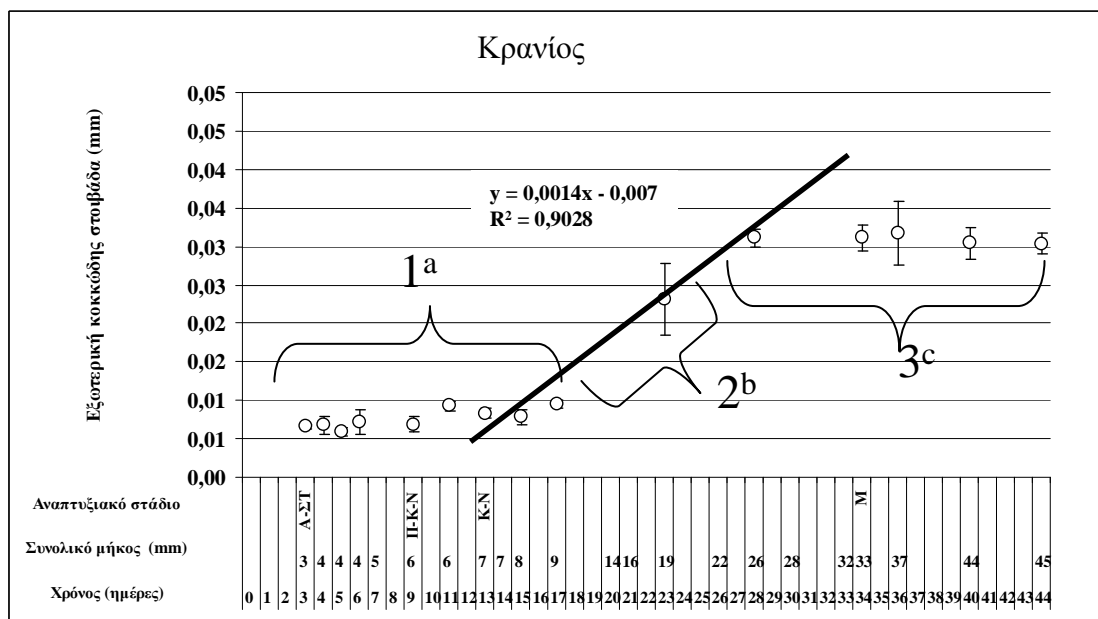
Στο μαγιάτικο η εξέλιξη της πορεία του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή χαρακτηρίζεται από δύο διακριτές περιόδους (Εικ. 76).



Εικόνα 76. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο. Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση. Οι δύο περιόδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 και 2 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} και της 2^{ης} περιόδου (One way Anova, $P < 0,05$). Η ευθεία παρουσιάζει το μοντέλο εξέλιξης της 2^{ης} περιόδου.

Η πρώτη περίοδος εκτείνεται μεταξύ 3^{ης} (διαφοροποίηση του αμφιβληστροειδούς) και 15^{ης} ημέρας και η δεύτερη, από την 17^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής. Η πρώτη περίοδος χαρακτηρίζεται από τιμές που δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P>0,05$), αλλά είναι στατιστικά σημαντικά μικρότερες σε σχέση με τις τιμές της δεύτερης περιόδου ($P<0,05$). Κατά τη δεύτερη όμως περίοδο οι τιμές του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας παρουσιάζουν αυξητική πορεία, η οποία περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση της μορφής: $y = 0,0007x - 0,0238$ ($R^2 = 0,9489$).

Στον κρανίο, η εξέλιξη της πορεία του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή χαρακτηρίζεται από τρεις διακριτές περιόδους (Εικ. 77). Η 1^η περίοδος ξεκινά από την στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η ημέρα) και εκτείνεται έως την 15^η ημέρ. Η 2^η, εκτείνεται από την 15^η έως την 28^η ημέρα και η 3^η περίοδος από την 28^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής.

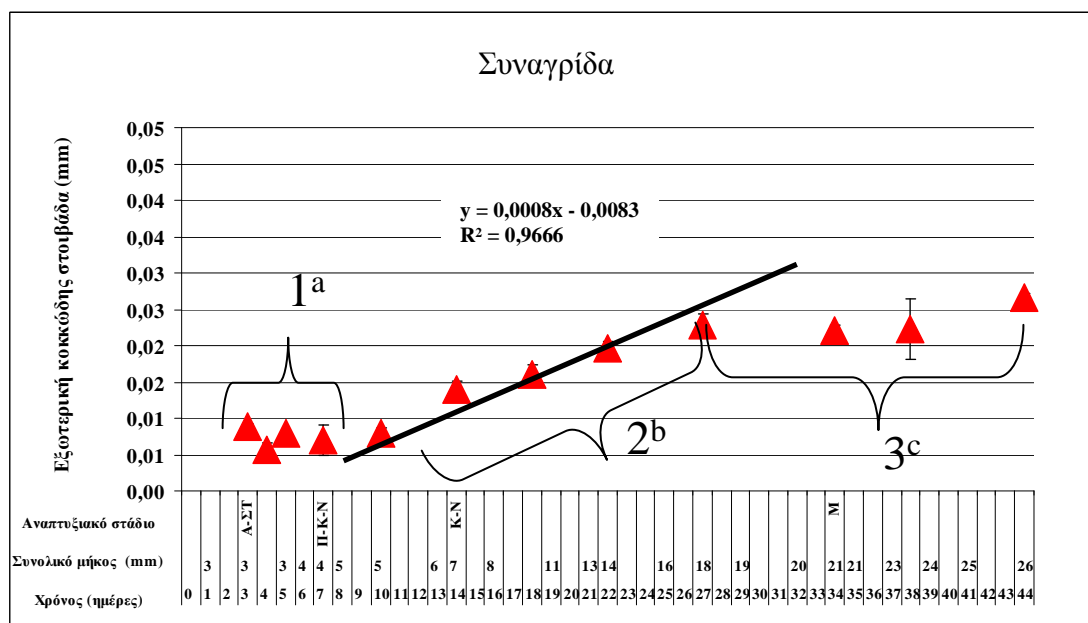


Εικόνα 77. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό του κρανίου σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο. Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση. Οι τρεις περιόδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 έως 3 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} της 2^{ης} και της 3^{ης} περιόδου (One way Anova, $P<0,05$). Η ευθεία παρουσιάζει το μοντέλο εξέλιξης της 2^{ης} περιόδου.

Η 1^η περίοδος παρουσιάζει τιμές που δεν διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους ($P>0,05$) και είναι μικρότερες ($P>0,05$) από αυτές της 2^{ης} περιόδου. Η 2^η περίοδος παρουσιάζει αυξητική τάση τιμών οι οποίες περιγράφονται με μια γραμμική εξίσωση

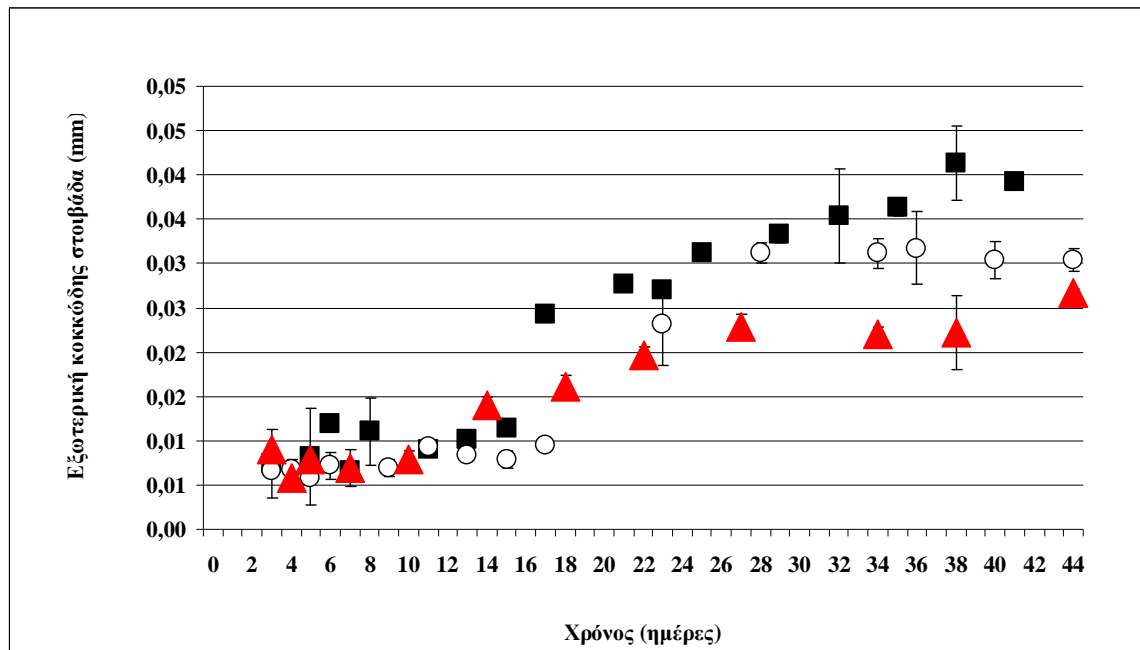
της μορφής: $y = 0,0014x - 0,007$ ($R^2 = 0,9028$). Οι μεγαλύτερες τιμές παρουσιάζονται κατά την 3^η περίοδο, που όμως δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$).

Στη συναγρίδα, όπως και στον κρανίο, η εξέλιξη της πορεία του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή χαρακτηρίζεται από τρεις διακριτές περιόδους (Εικ. 78).



Εικόνα 78. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας στον οφθαλμό της συναγρίδας σε συνάρτηση του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο. Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση. Οι τρεις περίοδοι εξέλιξης χαρακτηρίζονται με τους αριθμούς 1 έως 3 ενώ οι γραμματικοί εκθέτες υποδηλώνουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ της 1^{ης} της 2^{ης} και της 3^{ης} περιόδου (One way Anova, $P < 0,05$). Η ευθεία παρουσιάζει το μοντέλο εξέλιξης της 2^{ης} περιόδου.

Η 1^η περίοδος ξεκινά από την στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η ημέρα) και εκτείνεται έως την 7^η ημέρα. Η 2^η περίοδος εκτείνεται από την 10^η έως την 27^η ημέρα και η 3^η από την 27^η έως την 44^η ημέρα. Η 1^η περίοδος παρουσιάζει χαμηλές τιμές που δεν διαφέρουν ($P > 0,05$) μεταξύ τους, αλλά είναι μικρότερες ($P < 0,05$) σε σχέση με αυτές των άλλων περιόδων. Η 2^η περίοδος χαρακτηρίζεται από μία αυξητική τάση τιμών, η οποία περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0008x - 0,0083$ ($R^2 = 0,9666$). Την 3^η περίοδο, οι τιμές σταθεροποιούνται και είναι μεγαλύτερες από αυτές των δύο προηγούμενων περιόδων ($P < 0,05$), χωρίς όμως να διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$).



Εικόνα 79. Εξέλιξη του πάχους της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας των νυμφών-ιχθυδίων μαγιατικού (■), κρανίου (○) και συναγρίδας (▲) στην πορεία του χρόνου εκτροφής.

Διαφοροποιήσεις που αφορούν στο πάχος της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας γίνονται εμφανείς μετά την 14^η- 15^η ημέρα και στα τρία είδη (εικόνα 75).

Ειδικότερα, στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής η συναγρίδα παρουσιάζει μεγαλύτερες τιμές από τον κρανίο ($P < 0,05$), ενώ το μαγιατικό δεν διαφέρει με κανένα από τα προηγούμενα είδη ($P > 0,05$) (Πίν. 22). Όμως κατά την μεταμόρφωση καταγράφεται διαφοροποίηση στο πάχος της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας μεταξύ των τριών ειδών με το μαγιατικό να παρουσιάζει την μεγαλύτερη τιμή, την συναγρίδα τη μικρότερη τον κρανίο ενδιάμεσες τιμές ($P < 0,05$).

Πίνακας 22. Πάχος της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιατικό</i>	0,0074 ± 0,0022 ^a	0,0090 ± 0,0009 ^a	0,0101 ± 0,0036 ^{1,2,a}	0,0354 ± 0,0031 ^{1,b}
<i>Κρανίος</i>	0,0065 ± 0,0002 ^a	0,0069 ± 0,0009 ^a	0,0083 ± 0,0006 ^{1,a}	0,0311 ± 0,0017 ^{2,b}
<i>Συναγρίδα</i>	0,0090 ± 0,0003 ^a	0,0069 ± 0,0021 ^a	0,0140 ± 0,0010 ^{2,b}	0,0220 ± 0,0008 ^{3,c}

Στο μαγιάτικο και τον κρανιό όλα τα διαφορετικά αναπτυξιακά τους στάδια διαφοροποιούνται μόνο κατά την φάση της μεταμόρφωσης, όσο αφορά το πάχος της εξωτερικής κοκκώδους στοιβάδας, ($P < 0,05$). Στη συναγρίδα αντιθέτως, οι τιμές του πάχους της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας διαφοροποιούνται νωρίτερα, στο στάδιο της κάμψης της νοτοχορδής, και είναι μεγαλύτερες από αυτές των σταδίων που προηγούνται αλλά μικρότερες από εκείνες του σταδίου της μεταμόρφωσης ($P < 0,05$).

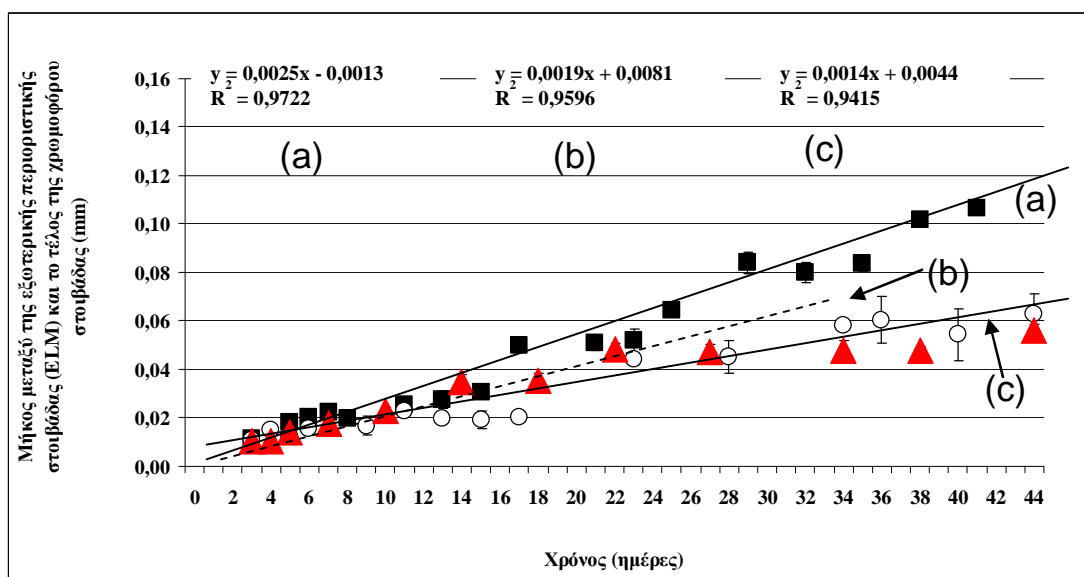
3.3.5.4. Εξέλιξη του πάχους της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων

Το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων που μετρήθηκε αναφέρεται στην απόσταση (mm) μεταξύ της εξωτερικής οριακής μεμβράνης (ELM) και το τέλος του μελάχρουν επιθηλίου στο σημείο που οριοθετείται με την BM.

Στον αμφιβληστροειδή **του μαγιάτικου** (Εικ. 80), το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων αυξάνει συνεχώς καθ' όλη την διάρκεια της μελέτης. Η αύξηση του περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση $y = 0,0025x - 0,0013$ ($R^2 = 0,9722$).

Στον αμφιβληστροειδή **του κρανιού** (Εικ. 80), το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων αυξάνει επίσης καθ' όλη την διάρκεια της μελέτης, γεγονός το οποίο περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0014x - 0,0044$ ($R^2 = 0,9722$).

Στον αμφιβληστροειδή **της συναγρίδας** (Εικ. 80) το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων παρουσιάζει μια αυξητική πορεία έως την 22^η ημέρα εκτροφής η οποία περιγράφεται από την γραμμική εξίσωση: $y = 0,0019x - 0,0081$ ($R^2 = 0,9596$). Στην συνέχεια και έως το τέλος της εκτροφής, δεν παρατηρείται ανάλογη αύξηση και οι τιμές δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P < 0,05$).



Εικόνα 80. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) της στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων στην πορεία του χρόνου στο μαγιάτικο (■), κρانيό (○) και συναγρίδα (▲). Οι ευθείες περιγράφουν το πάχος της στοιβάδα των φωτοϋποδοχέων στο a) μαγιάτικο, b), κρانيό και c) συναγρίδα.

Το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων στο μαγιάτικο διαφοροποιείται στατιστικά σημαντικά σε σχέση με τα άλλα δύο είδη. Η διαφοροποίηση αυτή ξεκινά μεταξύ της 22^{ης} ημέρας και της 24^{ης} ημέρας και διαρκεί έως το τέλος της εκτροφής.

Από την έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής έως και την μεταμόρφωση το μαγιάτικο διαφέρει ($P < 0,05$) από τα υπόλοιπα δύο είδη, τα οποία παρουσιάζουν μικρότερες τιμές. Κατά την ολοκλήρωση της κάμψης της νοτοχορδής η συναγρίδα διαφοροποιείται από τον κρانيό παρουσιάζοντας μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$) από αυτόν. Στο στάδιο της μεταμόρφωσης συμβαίνει το αντίθετο και ο κρانيός παρουσιάζει μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$). Μετά τη μεταμόρφωση στη συναγρίδα και τον κρانيό δεν διαφοροποιούνται οι τιμές μεταξύ τους ($P > 0,05$) κάτι που αντίθετα συμβαίνει όμως σε σχέση με το μαγιάτικο ($P < 0,05$) στο διάστημα αυτό.

Η σύγκριση των αναπτυξιακών σταδίων του κάθε είδους ξεχωριστά έδειξε τα εξής (Πιν. 23):

- **Στο μαγιάτικο**, κατά τη διάρκεια του ανοίγματος του στόματος, το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων είναι σημαντικά μικρότερο ($P < 0,05$) σε σχέση με τα υπόλοιπα στάδια. Κατά την έναρξης της κάμψης της νοτοχορδής και την ολοκλήρωση της κάμψης δεν παρατηρείται καμμία διαφορά ($P > 0,05$) ως προς αυτήν την παράμετρο, ενώ οι μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$) σε σχέση με τα υπόλοιπα αναπτυξιακά στάδια παρατηρούνται κατά το στάδιο της μεταμόρφωσης.

- **Στον κρانيό** παρατηρείται ακριβώς το ίδιο πρότυπο εξέλιξης των τιμών του πάχους της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων με αυτό που περιεγράφη για το μαγιάτικο.

- Όπως και στα προηγούμενα δύο είδη, έτσι και **στη συναγρίδα** οι τιμές του πάχους της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων παρουσιάζουν αυξητικό ρυθμό, αλλά σε αυτό το είδος οι τιμές τους διαφέρουν σε όλα τα αυξητικά στάδια ($P < 0,05$).

Πίνακας 23. Πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

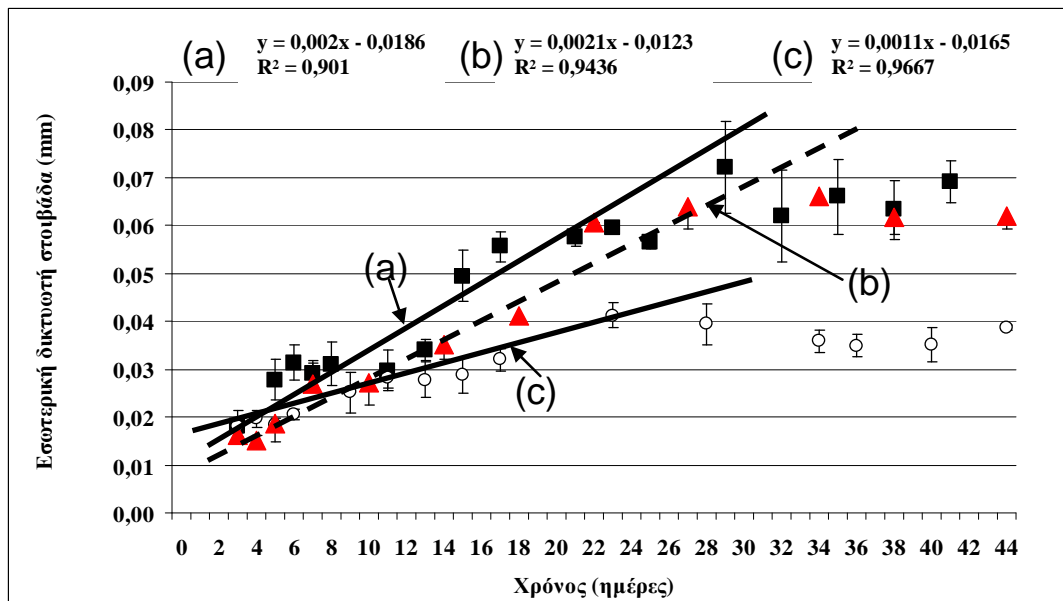
	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγάτικο</i>	0,0116 \pm 0,0022 ^a	0,0257 \pm 0,0009 ^{1,b}	0,0276 \pm 0,0036 ^{1,b}	0,0800 \pm 0,0040 ^{1,c}
<i>Κρανίος</i>	0,0112 \pm 0,0012 ^a	0,0167 \pm 0,0039 ^{2,b}	0,0200 \pm 0,0010 ^{2,b}	0,0580 \pm 0,0010 ^{2,c}
<i>Συναγρίδα</i>	0,0102 \pm 0,0000 ^a	0,0175 \pm 0,0047 ^{2,b}	0,0347 \pm 0,0030 ^{3,c}	0,0479 \pm 0,0040 ^{3,d}

3.3.5.5. Εξέλιξη του πάχους της έσωτερικής δικτυωτής στοιβάδα (IPL)

Στο μαγιάτικο η εξέλιξη της πορείας του πάχους της έσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή χαρακτηρίζεται από δύο περιόδους (Εικ. 81). Η 1^η περίοδος ξεκινά από την στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η ημέρα) και εκτείνεται έως την 23^η ημέρα και η 2^η περίοδος από την 23^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής. Η 1^η περίοδος παρουσιάζει αυξητική τάση τιμών, οι οποίες περιγράφονται με μια γραμμική εξίσωση της μορφής: $y = 0,002x - 0,0186$ ($R^2 = 0,901$). Η 2^η περίοδος χαρακτηρίζεται από μία σταθερή πορεία των τιμών, οι οποίες δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ($P > 0,05$).

Στον κρανιό η εξέλιξη της πορείας του πάχους της έσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή ακολουθεί το ίδιο πρότυπο όπως και στο μαγιάτικο, όπου παρατηρούνται επίσης δύο χαρακτηριστικές περίοδοι (Εικ. 81). Η 1^η περίοδος ξεκινά επίσης από την στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η ημέρα) και εκτείνεται έως την 23^η ημέρα και η 2^η περίοδος από την 23^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής. Η 1^η περίοδος παρουσιάζει αυξητική τάση τιμών οι οποίες περιγράφονται με μια γραμμική εξίσωση της μορφής: $y = 0,0011x - 0,0165$ ($R^2 = 0,901$). Η 2^η περίοδος χαρακτηρίζεται από μία σταθερή πορεία των τιμών οι οποίες δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους ($P > 0,05$).

Τέλος, και **στη συναγρίδα** η εξέλιξη της πορείας του πάχους της έσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή ακολουθεί το πρότυπο των δύο προηγούμενων ειδών και χαρακτηρίζεται από δύο περιόδους (Εικ. 81). Η 1^η περίοδος ξεκινά από την στιγμή που διαφοροποιείται ο αμφιβληστροειδής (3^η ημέρα) και εκτείνεται έως την 23^η ημέρα και μια η 2^η περίοδος από την 23^η ημέρα έως το τέλος της εκτροφής. Η 1^η περίοδος παρουσιάζει αυξητική τάση τιμών, οι οποίες περιγράφονται με μια γραμμική εξίσωση της μορφής $y = 0,0021x - 0,0123$ ($R^2 = 0,9436$). Η 2^η περίοδος χαρακτηρίζεται από μία σταθερή πορεία των τιμών, οι οποίες δεν διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους.



Εικόνα 81. Εξέλιξη του πάχους (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) της εσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας στην πορεία του χρόνου στο μαγιάτικο (■), κranιό (○) και συναγρίδα (▲). Οι ευθείες περιγράφουν το πάχος της στοιβάδα των φωτούποδοχέων στο a) μαγιάτικο, b) συναγρίδα και c) κranιό.

Και τα τρία είδη αρχικά χαρακτηρίζονται από μια αυξητική τάση των τιμών του πάχους της εσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας στον αμφιβληστροειδή, οι οποίες στην συνέχεια σταθεροποιούνται (Εικ. 81).

Ειδικότερα, διαφορετικές τιμές παρουσιάζονται στο στάδιο της ολοκλήρωσης της κάμψης της νοτοχορδής μεταξύ του κranιού με την συναγρίδα. ($P < 0,05$) (Πίν. 24). Στη μεταμόρφωση επίσης οι τιμές για τον κranιού είναι μικρότερες ($P < 0,05$) από τα άλλα δυο είδη τα οποία παρουσιάζουν τιμές που δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$).

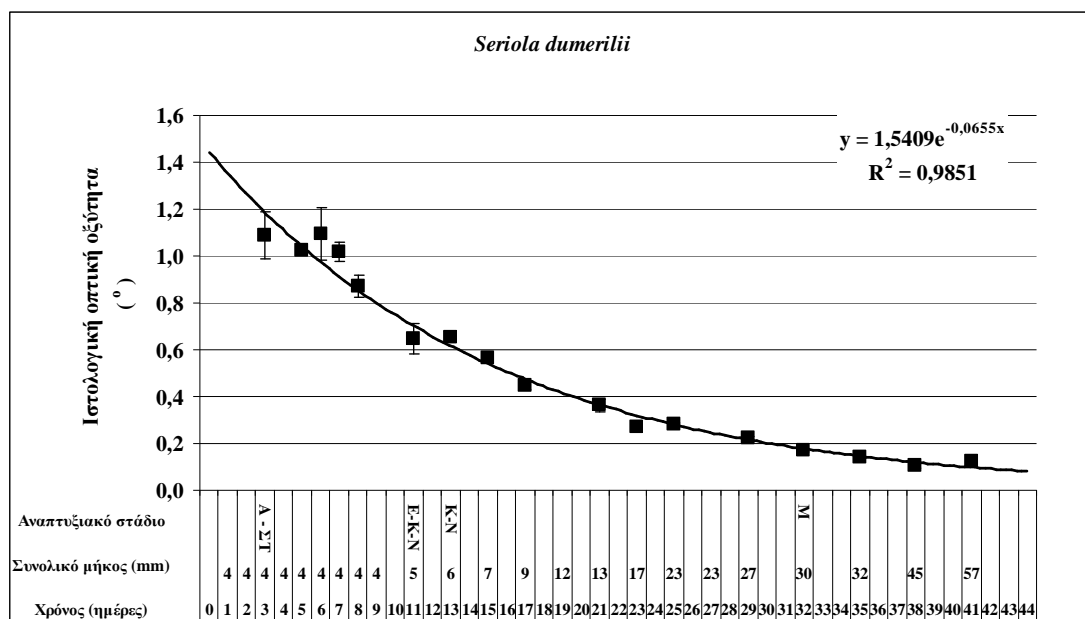
Η σύγκριση των αναπτυξιακών σταδίων για κάθε είδος ξεχωριστά (Πίν. 24), έδειξε ότι το μαγιάτικο εμφανίζει μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$) στο στάδιο της ολοκλήρωσης της κάμψης της νοτοχορδής σε σχέση με τα προηγούμενα στάδια και ακόμη μεγαλύτερες στο στάδιο της μεταμόρφωσης ($P < 0,05$). Το ίδιο πρότυπο παρατηρείται και στον κranιό. Αντιθέτως, η συναγρίδα παρουσιάζει διαφορετικές τιμές ($P < 0,05$), οι οποίες αυξάνονται κατά την μετάβαση σε μεγαλύτερο αναπτυξιακό στάδιο.

Πίνακας 24. Πάχος της εσωτερικής δικτυωτής στοιβάδας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tukey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tukey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	0,0181 ± 0,0032 ^a	0,0298 ± 0,0042 ^{a,b}	0,0340 ± 0,0022 ^{1,2,b}	0,06210 ± 0,0096 ^{1,c}
<i>Κρανίος</i>	0,0182 ± 0,0015 ^a	0,0252 ± 0,0043 ^{a,b}	0,0278 ± 0,0037 ^{2,b}	0,0359 ± 0,0023 ^{2,c}
<i>Συναγρίδα</i>	0,0161 ± 0,0002 ^a	0,0270 ± 0,0010 ^b	0,0352 ± 0,0031 ^{1,c}	0,066 ± 0,0007 ^{1,d}

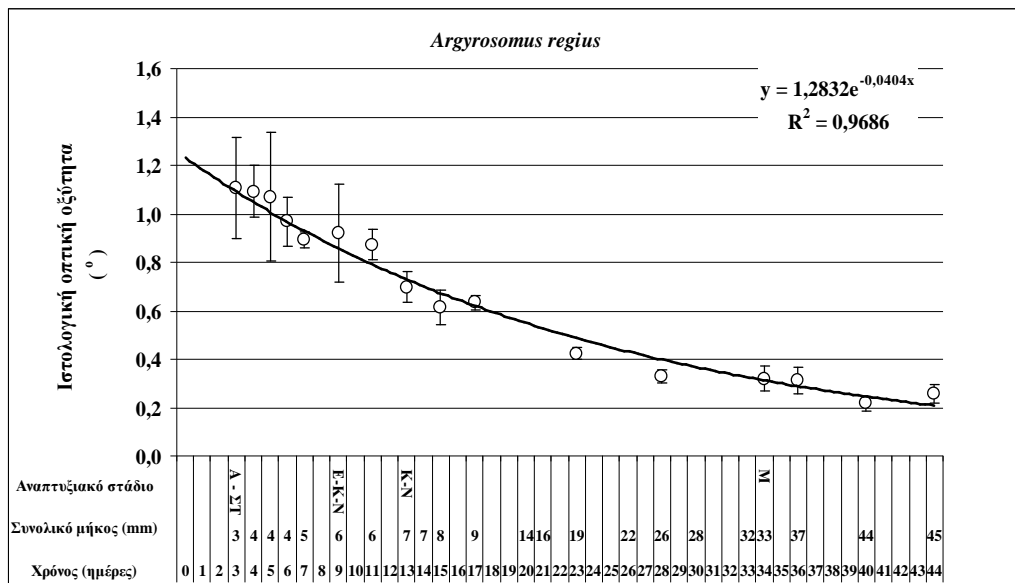
3.3.6. Εξέλιξη της εκτίμησης της ιστολογικής οπτικής οξύτητας.

Στο **μαγιάτικο**, η ιστολογική οπτική οξύτητα μειώνεται κατά την διάρκεια της εκτροφής ακολουθώντας μια καμπύλη εκθετικής μορφής: $y = 1,5409e^{-0,0655x}$ ($R^2 = 0,9851$) (Εικ. 82).



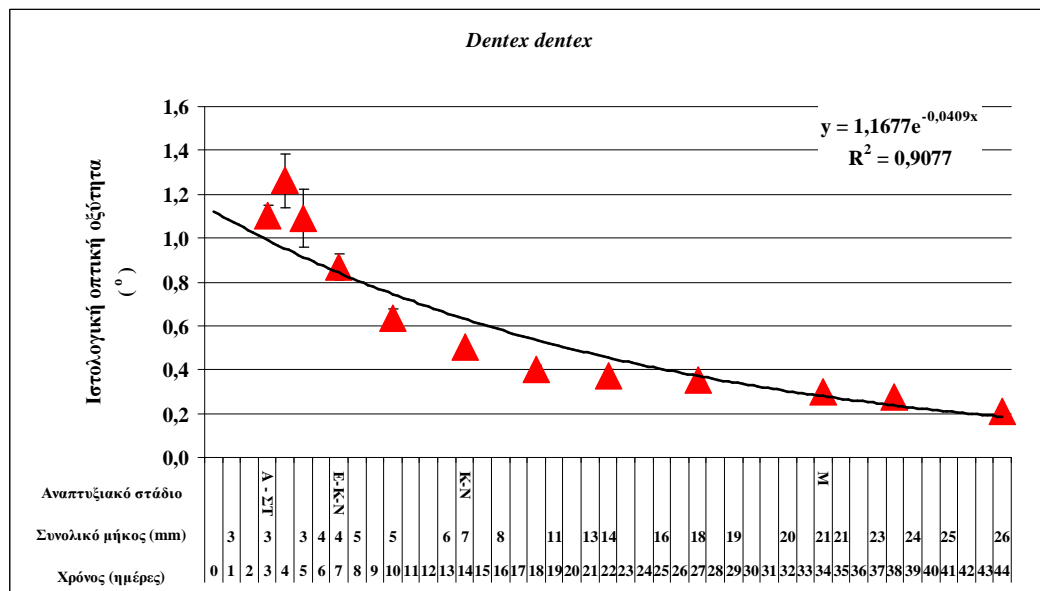
Εικόνα 82. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) σε μοίρες (°) στον οφθαλμό του μαγιάτικου σε συνάρτηση με τον χρόνο εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση).

Στον **κρανίο**, όπως και στο μαγιάτικο, η γωνία που εκφράζει την εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας στην πορεία του χρόνου περιγράφεται από μια φθίνουσα καμπύλη εκθετικής μορφής: $y = 1,2832e^{-0,0404x}$ ($R^2 = 0,9851$) (Εικ. 83).



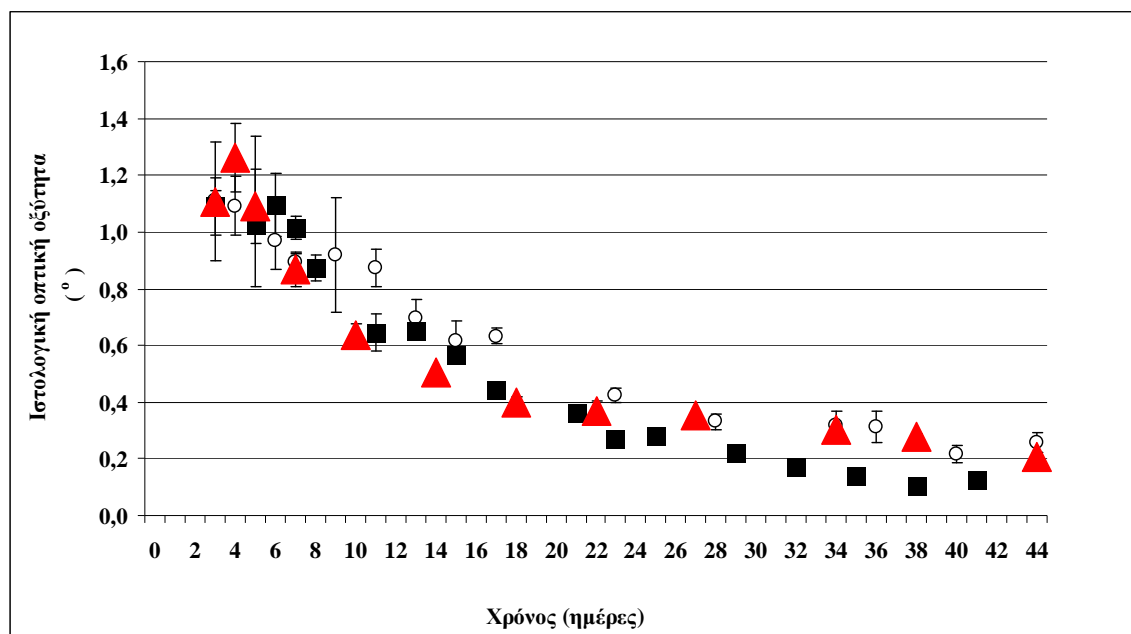
Εικόνα 83. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) σε μοίρες (°) στον οφθαλμό του κρυνίου στην πορεία του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση).

Στη συναγρίδα, όπως και στα άλλα δύο είδη, η γωνία που εκφράζει την εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας στην πορεία του χρόνου περιγράφεται από μια φθίνουσα καμπύλη εκθετικής μορφής: $y = 1,1677e^{-0,0409x}$ ($R^2 = 0,9077$) (Εικ. 84).



Εικόνα 84. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) σε μοίρες (°) στον οφθαλμό της συναγρίδας στην πορεία του χρόνου εκτροφής, το συνολικό τους μήκος και το αναπτυξιακό τους στάδιο (Α-ΣΤ: άνοιγμα στόματος, Ε-Κ-Ν: έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής, Κ-Ν: κάμψη νοτοχορδής, Μ: μεταμόρφωση).

Όπως προαναφέρθηκε αλλά και όπως προκύπτει και από τα συνολικά αποτελέσματα (Εικ. 85), και στα τρία είδη, η γωνία της ιστολογικής οπτικής οξύτητας μειώνεται με την πάροδο του χρόνου.



Εικόνα 85. Εξέλιξη της ιστολογικής οπτικής οξύτητας (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) των νυμφών-ιχθυδίων μαγιάτικου (■), κρασιός (○) και συναγρίδας (▲) στην πορεία του χρόνου εκτροφής.

Η συγκριτική εξέλιξη των τιμών της ιστολογικής οπτικής οξύτητας των τριών ειδών στα διαφορετικά αναπτυξιακά τους στάδια έδειξε ότι στο **μαγιάτικο** οι μεγαλύτερες τιμές εμφανίζονται στο στάδιο του ανοίγματος του στόματος ($P < 0,05$). Κατά την έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής και την ολοκληρωσή της δεν υπάρχει διαφοροποίηση ($P > 0,05$). Μικρότερη τιμή παρουσιάζεται στο στάδιο της μεταμόρφωσης ($P < 0,05$).

Ο **κρασιός** (Πιν. 25) ακολουθεί το ίδιο περίπου μοντέλο μόνο που οι τιμές που αντιστοιχούν στα τρία προαναφερθέντα στάδια (άνοιγμα του στόματος, έναρξη της κάμψης της νοτοχορδής) δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$). Διαφορές εμφανίζονται μεταξύ του σταδίου την κάμψης της νοτοχορδής και των προηγούμενων σταδίων καθώς και της μεταμόρφωσης με όλα τα προηγούμενα ($P < 0,05$).

Στη συναγρίδα οι τιμές της οπτικής ιστολογικής οξύτητας διαφέρουν στατιστικά σημαντικά μεταξύ τους σε όλα τα αναπτυξιακά στάδια ($P < 0,05$).

Πίνακας 25. Ιστολογική οπτική οξύτητα (μέση τιμή \pm τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Άνοιγμα στόματος	Έναρξη κάμψης νοτοχορδής	Τέλος κάμψης νοτοχορδής	Μεταμόρφωση
<i>Μαγιάτικο</i>	1,09 \pm 0,10 ^a	0,65 \pm 0,07 ^b	0,65 \pm 0,02 ^{1,b}	0,17 \pm 0,01 ^{1,c}
<i>Κρανίος</i>	1,11 \pm 0,21 ^a	0,92 \pm 0,20 ^{ab}	0,70 \pm 0,06 ^{1,b}	0,32 \pm 0,05 ^{2,c}
<i>Συναγρίδα</i>	1,10 \pm 0,04 ^a	0,87 \pm 0,06 ^b	0,50 \pm 0,01 ^{2,c}	0,30 \pm 0,01 ^{2,d}

Η σύγκριση μεταξύ των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο (Πιν. 25) δείχνει μία διαφοροποίηση από το στάδιο την κάμψης της νοτοχορδής όπου η συναγρίδα παρουσιάζει μικρότερες τιμές σε σχέση με τα υπόλοιπα δύο είδη ($P < 0,05$). Κατά το κοινό στάδιο της μεταμόρφωσης το μαγιάτικο παρουσιάζει τη μεγαλύτερη μείωση της τιμής του σε σχέση μετά άλλα δυο είδη ($P < 0,05$), τα οποία κατά το στάδιο αυτό δεν διαφέρουν μεταξύ τους ($P > 0,05$).

Σύγκριση των τιμών **ιστολογικής οπτικής οξύτητας** των τριών ειδών σε διαφορετικά σωματικά μήκη -όπως αυτά παρουσιάζονται στον πίνακα 26- δείχνει ότι όταν το μήκος τους είναι κοντά στα 4 mm δεν παρατηρούνται διαφορές ($P < 0,05$).

Κατά την περίοδο Β, Γ και Δ, όταν το μήκος των τρία είδη κυμαίνεται στα 9, στα 22 και 25,5 mm περίπου χιλιοστά αντίστοιχα, παρουσιάζονται διαφορές ($P < 0,05$). Ειδικότερα τότε ο κρανίος παρουσιάζει μεγαλύτερες τιμές ($P < 0,05$) γωνίας ιστολογικής οπτικής οξύτητας (οπότε μικρότερη πραγματική οπτική οξύτητα) σε σύγκριση με τα υπόλοιπα δυο είδη που σε αυτό το μήκος οι τιμές τους δεν διαφέρουν ($P < 0,05$).

Πίνακας 26. Ιστολογική οπτική οξύτητα (μέση τιμή ± τυπική απόκλιση) για κάθε είδος σε στις διαφορετικές περιόδους Α, Β Γ, Δ. Οι διαφορετικές περιόδους αντιστοιχούν σε ίδιο εύρος συνολικού μήκους και για τα τρία είδη. Στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών στα συγκεκριμένα αναπτυξιακά στάδια παρουσιάζονται με διαφορετικά γράμματα (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$). Οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των μέσων τιμών των ειδών σε κάθε αναπτυξιακό στάδιο παρουσιάζονται με διαφορετικούς αριθμητικούς εκθέτες (One Way ANOVA Tuckey's test, $P < 0,05$).

	Περίοδος Α		Περίοδος Β		Περίοδος Γ		Περίοδος Δ	
	Συνολικό μήκος (mm)	Ιστολογική οπτική οξύτητα (°)	Συνολικό μήκος (mm)	Ιστολογική οπτική οξύτητα (°)	Συνολικό μήκος (mm)	Ιστολογική οπτική οξύτητα (°)	Συνολικό μήκος (mm)	Ιστολογική οπτική οξύτητα (°)
<i>Μαγάτικο</i>	4,11 ± 0,27	0,87 ± 0,05 ^a	9,08 ± 0,40	0,45 ± 0,02 ^{1b}	22,50 ± 2,79	0,28 ± 0,00 ^{1c}	27,2 ± 2,13	0,22 ± 0,01 ^{1d}
<i>Κρανίος</i>	4,16 ± 0,73	0,97 ± 0,10 ^a	9,39 ± 1,46	0,63 ± 0,03 ^{2b}	22,10 ± 1,46	0,36 ± 0,03 ^{2c}	25,8 ± 2,17	0,33 ± 0,03 ^{2c}
<i>Συναγρίδα</i>	4,20 ± 0,15	0,87 ± 0,06 ^a	9,80 ± 0,90	0,40 ± 0,02 ^{1b}	22,70 ± 1,35	0,28 ± 0,01 ^{1c}	25,5 ± 2,20	0,21 ± 0,01 ^{1d}

3.4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Η οντογένεση και η ανάπτυξη του αμφιβληστροειδή και στα τρία είδη που μελετήθηκαν ήταν αντίστοιχη με το γενικό πρότυπο που παρουσιάζουν τα περισσότερα είδη ψαριών. Έτσι, κατά την εκκόλαψη, στα είδη που παράγουν πελαγικά αυγά ο αμφιβληστροειδής τους είναι ένας αδιαφοροποίητος ιστός (Pankhurst and Eagar, 1996; Roo et al., 1999a) και άρα μη λειτουργικός (Pankhurst and Hilder, 1998; Pankhurst et al., 1993; Pankhurst et al., 2002; Shand et al., 1999a). Η πρώτη διαφοροποίηση του αμφιβληστροειδούς και στα τρία είδη συμβαίνει την ημέρα που ακολουθεί την εκκόλαψη. Ομως εξακολουθεί να μην είναι λειτουργικός, αφού το οπτικό νεύρο δεν είναι πλήρως σχηματισμένο και το μελάχρουν επιθήλιο δεν έχει δημιουργηθεί. Την ημέρα αυτή η διαφοροποίηση αφορά στη διάκριση των στοιβάδων που αποτελούν τον αμφιβληστροειδή. Έτσι, κατά την εκκόλαψη εμφανίζονται κατά σειρά, η στοιβάδα των γαγγλιακών κυττάρων, η εσωτερική δικτυωτή στοιβάδα, η εσωτερική κοκκώδης στοιβάδα (που όμως δεν έχει διαφοροποιημένα ακόμα τα κύτταρα που την αποτελούν), η εξωτερική δικτυωτή στοιβάδα καθώς και τα πρώτα κωνία. Παρόμοια αποτελέσματα έχουν παρατηρηθεί και στο *Pagrus pagrus* (Roo et al., 1999a) και *Pagrus aurata* (Pankhurst and Eagar, 1996) την πρώτη ημέρα μετά την εκκόλαψη. Η πλήρης διαφοροποίηση των κυττάρων στην εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα παρατηρείται την 3^η ημέρα, όπου τα οριζόντια, τα βραχύινα και τα δίπολα κύτταρα είναι διακριτά. Η διαφοροποίηση των κυττάρων στις διάφορες στοιβάδες του αμφιβληστροειδούς με τα οριζόντια κύτταρα, τα δίπολα και τα βραχύινα να διαφοροποιούνται από την 3^η ημέρα έχει παρατηρηθεί και στο *Haplochromis burtoni* (Hagedorn and Fernald, 1992). Συγχρόνως η εμφάνιση του οπτικού νεύρου, την 3^η ημέρα, καθιστά πλέον τις νύμφες ικανές να βλέπουν άρα και να μπορούν να εντοπίσουν την τροφή τους (Pankhurst, 1994; Pankhurst and Eagar, 1996). Σημειωτέον δε, ότι την παραπάνω χρονική στιγμή (3^η ημέρα) στις νύμφες και στα τρία είδη που μελετήθηκαν πραγματοποιείται και το άνοιγμα του στόματος τους όπου είναι πλέον έτοιμες να συλλάβουν τα πρώτα θηράματα τους.

Τα κωνία είναι φωτοϋποδοχείς υπεύθυνοι για την φωτοπική όραση. Λειτουργούν κάτω από υψηλές εντάσεις φωτός (Kusmic and Gualtieri, 2000) και είναι τα μόνα που υπάρχουν την 3^η ημέρα και στα τρία είδη. Η έναρξη της

θηρευτικής ικανότητας των νυμφών συμπίπτει με τη διαφοροποίηση του αμφιβληστροειδούς και τη δημιουργία των κωνίων φανερόντας έτσι ότι, σε αυτό το αναπτυξιακό στάδιο, έχουν μόνο φωτοπική ικανότητα όρασης (Britt et al., 2001; Pankhurst et al., 2002). Κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια στα περισσότερα είδη υπερέχει η φωτοπική όραση (Blaxter and Staines, 1970), παρόλα αυτά υπάρχουν και εξαιρέσεις μεταξύ των ειδών (Blaxter, 1986; Britt et al., 2001; Pankhurst et al., 1993). Για παράδειγμα, στον αμφιβληστροειδή του είδους *Forsterygion varium* υπάρχουν κωνία καθώς και τα πρόδρομα κύτταρα των ραβδίων στην εκκόλαψη (Pankhurst et al., 1993).

Τα ραβδία που, ως γνωστόν, είναι οι δομές οι οποίες λειτουργούν κάτω από χαμηλές εντάσεις φωτός και είναι υπεύθυνα για τη σκοτοπική όραση (Kusmic and Gualtieri, 2000), εμφανίζονται κατά τη νυμφική περίοδο, όμως αργότερα σε σχέση με τα κωνία (Blaxter and Jones, 1967b; Blaxter and Staines, 1970; Britt et al., 2001; Kunz et al., 1983; Pankhurst and Butler, 1996; Pankhurst and Hilder, 1998; Pankhurst et al., 1993; Shand et al., 1999a). Επίσης εξαπλώνονται πολύ γρήγορα σε όλη την επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς και η πυκνότητα τους αυξάνει με γρήγορους ρυθμούς (Higgs and Fuiman, 1998; Pankhurst et al., 1993; Poling and Fuiman, 1998; Shand, 1997). Και στα τρία είδη, οι πρόδρομοι πυρήνες των ραβδίων εμφανίστηκαν στην εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα. Η υπερισχύουσα θεωρία για την προέλευση αυτών των κυττάρων αναφέρει ότι προέρχονται από την εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα από όπου, σε διαφορετικό αναπτυξιακό χρόνο, μεταναστεύουν στην εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα (Hagedorn and Fernald, 1992; Johns, 1982a; Kusmic and Gualtieri, 2000; Raymond, 1985a; Raymond, 1985b; Raymond and Rivlin, 1987). Τα πρόδρομα κύτταρα των ραβδίων έχουν μεταναστευτική ικανότητα ακόμη και στα ενήλικα άτομα (Mack and Fernald, 1995), αλλά η μετανάστευση τους αυτή ακολουθεί συγκεκριμένη πορεία ώστε τελικά να εγκατασταθούν στην κατάλληλη τοποθεσία. Έχει προταθεί ότι τον ρόλο του οδηγού κατά την μετανάστευση των ραβδίων από την εσωτερική κοκκώδη στοιβάδα προς στην εξωτερική στοιβάδα έχουν πιθανώς τα κύτταρα του Müller (Johns, 1982a; Raymond, 1985a; Raymond and Rivlin, 1987). Μια δεύτερη θεωρία προτείνει ένα πιο σύντομο μηχανισμό, σύμφωνα με τον οποίο τα ραβδία δημιουργούνται από πρόδρομα κύτταρα που βρίσκονται ήδη στην εξωτερική κοκκώδη στοιβάδα (Hagedorn and Fernald, 1992). Ο χρόνος εμφάνισης των πρόδρομων κυττάρων των ραβδίων διαφέρει από είδος σε είδος. Στον κρανίο η εμφάνιση τους είναι πιο πρώιμη (την 6^η ημέρα και σε μήκος $4,16 \pm 0,73$ mm), ενώ

στο μαγιάτικο εμφανίζονται την 13^η ημέρα και σε μήκος $5,98 \pm 0,26$ mm και στη συναγρίδα την 14^η ημέρα και σε μήκος $6,5 \pm 0,4$ mm. Ο χρόνος που εμφανίζονται τα ραβδία σε σχέση με τα κωνία εξαρτάται από το είδος και μπορεί να είναι μεγάλος ή και πολύ σύντομος (Hagedorn et al., 1998). Για παράδειγμα, αναφέρεται ότι στη γλώσσα (*Solea solea*) και στη ρέγκα (*Clupea harengus*) η δημιουργία των ραβδίων μπορεί να καθυστερήσει έως και μήνες (Sandy and Blaxter, 1980). Σε αντίθεση, στο μάτι του zebra fish (*Danio rerio*), κύτταρα που εμπεριέχουν φωτοχρωστικές συμβατές με αυτές των ραβδίων έχουν εντοπιστεί νωρίτερα, μερικές φορές και πριν από τις χρωστικές που σχετίζονται με τους φωτοϋποδοχείς των κωνίων (Raymond et al., 1995; Robinson et al., 1995).

Ο αμφιβληστροειδής στα ψάρια αυξάνει καθ' όλη την διάρκεια της ζωής τους (Easter, 1992; Johns and Easter, 1977). Αυτή η αύξηση επιτυγχάνεται με την βοήθεια δύο μηχανισμών: α) με την προσθήκη νέων νευρικών και γαγγλιακών κυττάρων στην περιφέρεια του αμφιβληστροειδούς στον χώρο που δραστηριοποιείται η περιφερειακή βλαστική ζώνη και β) με μια επιμήκυνση που συμβαίνει στον αμφιβληστροειδή που, όπως αναφέρεται, μοιάζει με την διαδικασία του φουσκώματος ενός μπαλονιού (Fernald, 1985; 1989; Lyall, 1957). Σε μερικά ψάρια και αμφίβια υπάρχει επιπλέον μια πηγή παροχής λιγότερο διαφοροποιημένων κυττάρων που εντοπίζεται στην κοιλιακή περιοχή του ματιού, όπου υπάρχει μια εμβρυική σχισμή στην οποία δημιουργούνται καινούργια αδιαφοροποίητα κύτταρα (Faillace et al., 2002; Grigoryan, 2003; Kunz, 2006). Ο αριθμός των κυττάρων του αμφιβληστροειδούς που μετρήθηκαν στην παρούσα μελέτη (κωνία, οριζόντια, δίπολα βραχύινα και γαγγλιακά κύτταρα) παρουσίασε φθίνουσα πορεία ανά μονάδα επιφάνειας. Εξάιρεση αποτελούν τα ραβδία τα οποία παρουσίασαν αυξητική τάση και στα τρία είδη από την στιγμή που δημιουργήθηκαν (Fernald, 1989; Lyall, 1957). Καθώς το μάτι μεγαλώνει, έχει παρατηρηθεί ότι η σχετική πυκνότητα του αριθμού των κυττάρων μειώνεται στον αμφιβληστροειδή ως αποτέλεσμα του τεντώματος που λαμβάνει χώρα (Johns and Easter, 1977; Raymond, 1990). Έτσι, η σχετική πυκνότητα των κωνίων μειώνεται καθώς το μάτι αυξάνεται (Job and Bellwood, 1996; Mack et al., 1998; Pankhurst and Eagar, 1996), όμως η οπτική οξύτητα όπως δείχνουν τα αποτελέσματα δεν μεταβάλλεται από αυτήν την μείωση. Καθώς το μάτι μεγαλώνει η οπτική οξύτητα αντιθέτως αυξάνει και αυτό γιατί συνεχώς προστίθενται νέα κωνία από την περιφερειακή βλαστική ζώνη αλλά συγχρόνως αυξάνει και το μέγεθος του φακού των

νυμφών που επιδρά αναλογικά στην οπτική οξύτητα (Fernald, 1985). Όλα αυτά συζητώνται λεπτομερέστερα σε επόμενη παράγραφο.

Ο ρυθμός με τον οποίο το μάτι μεγαλώνει με την αναλογική αύξηση του σώματος επηρεάζει την όραση των ατόμων (Fernald, 1991). Μείωση των κυττάρων της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδα (Johns, 1982b; Shand, 1997), των διπολικών (Pankhurst and Eagar, 1996) και των γαγγλιακών κυττάρων (Carvalho et al., 2004; Higgs and Fuiman, 1996; Pankhurst and Eagar, 1996; Shand, 1997) ανά μονάδα επιφάνειας έχει περιγραφεί και σε άλλα είδη κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια. Όλες οι προαναφερθείσες κυτταρικές δομές του αμφιβληστροειδή προστίθενται στην περιφέρεια στην περιοχή της περιφερειακής βλαστικής ζώνης (Mack et al., 1998). Μοναδική εξαίρεση αποτελεί η αύξηση που παρατηρείται στον αριθμό των ραβδίων, ο οποίος αυξάνεται στην πορεία του χρόνου και αυτό διότι ραβδία δεν προστίθενται μόνο από την περιφερειακή βλαστική ζώνη αλλά και σε όλο το μήκος του αμφιβληστροειδούς. Μερικές φορές αυτή η προσθήκη κατά μήκος του αμφιβληστροειδούς δεν είναι ομοιόμορφη (Johns and Fernald, 1981). Ο αυξανόμενος αριθμός ραβδίων που τελικά παρατηρείται στο σύνολο της επιφάνειας του αμφιβληστροειδούς έχει ως αποτέλεσμα τα δίπολα κύτταρα να λαμβάνουν δεδομένα από ένα συνεχώς αυξανόμενο αριθμό ραβδίων και αναλογικά να αυξάνεται και η σκοτοπική ευαισθησία σε κάθε είδος (Kock and Stell, 1985).

Και τα τρία είδη που μελετήθηκαν παρουσιάζουν διαφοροποίηση ως προς τον τύπο των κωνίων που διαθέτουν, αφού εμφάνισαν μονά, διπλά με ίσα ή άνισα μέλη. Ο κρανιός παρουσίασε μικρότερη ποικιλομορφία τύπου κωνίων καθώς εμφανίζει κυρίως διπλά ίσα κωνία και ελάχιστα μονά. Αντίθετα, η συναγρίδα και το μαγιάτικο εμφάνισαν μεγαλύτερη ποικιλομορφία κωνίων αφού παρατηρήθηκαν μονά και διπλά κωνία με ίσα και άνισα μέλη. Ο χρόνος που σχηματίζονται τα ραβδία και τα διπλά κωνία αλλά και ο τρόπος που διευθετούνται τα τελευταία με τα μονά κωνία, έχει συσχετιστεί στην φύση με την μετακίνηση των ψαριών προς μεγαλύτερα βάθη (Boehlert, 1979). Μελέτες συμπεριφοράς έχουν δείξει ότι η μετακίνηση των νυμφών σε μεγαλύτερα βάθη πραγματοποιείται τη στιγμή που αυξάνει και η ευαισθησία τόσο των ραβδίων όσο και των κωνίων (Kawamura et al., 1984; Pankhurst and Hilder, 1998; Powers et al., 1988; Van Der Meer, 1994). Επιπροσθέτως, τη στιγμή που δημιουργούνται τα διπλά κωνία η αναλυτική ισχύς και η οπτική ευαισθησία αυξάνουν διότι η δημιουργία τους συντελεί σημαντικά στην αύξηση της πυκνότητας του συνολικού αριθμού των κωνίων στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς. Με την

προϋπόθεση ότι το μήκος κύματος της μέγιστης απορρόφησης του κάθε μέλους των διπλών κωνίων είναι παρόμοιο, το αποτέλεσμα είναι αθροιστικό αυξάνοντας έτσι σημαντικά την φωτοπική ευαισθησία (Lythgoe et al., 1994).

Ειδικότερα η λειτουργία των διπλών κωνίων, αν και δεν έχει πλήρως αποσαφηνιστεί, φαίνεται να εμπλέκεται τόσο στους μηχανισμούς αντίληψης των χρωμάτων (Engström, 1958), όσο και στον εντοπισμό του πολωμένου φωτός (Young and Martin, 1984). Συνεπώς η μεγάλη ποικιλομορφία στον τύπο των κωνίων που διαθέτουν το μαγιάτικο και η συναγρίδα υποδηλώνει ακόμη μια μεγαλύτερη οπτική ευαισθησία και αυξημένη ικανότητα μεγαλύτερης χρωματικής αντίληψης, αφού το διαφορετικό μέγεθος και ο διαφορετικός τύπος των κωνίων συσχετίζεται με διαφορετικά μήκη κύματος φωτός που αυτά απορροφούν (Hisatomi et al., 1996; Raymond et al., 1993).

Επίσης, ο τρόπος διευθέτησης των κωνίων φαίνεται να αυξάνει την ικανότητα χρωματικής αντίληψης αφού όπως έχει παρατηρηθεί, μονά κωνία στο κέντρο και στις γωνίες τετράγωνων μωσαϊκών φαίνεται να παρουσιάζουν ευαισθησία στο μπλε και στο υπεριώδες φως ενώ τα διπλά κωνία που καταλαμβάνουν τις πλευρές του τετράγωνου μωσαϊκού παρουσιάζουν ευαισθησία στο πράσινο ή κόκκινο μήκος κύματος φωτός (Stenkamp, 2007).

Η διευθέτηση των διπλών κωνίων στον κρανίο ήταν σε σειρές, σε αντίθεση με τη συναγρίδα και το μαγιάτικο, στα οποία τα κωνία διευθετούνται σε τετράγωνα μωσαϊκά με τα διπλά στις πλευρές και τα μονά στο κέντρο και στις γωνίες. Και τα δύο μονά μέλη και των τεσσάρων διπλών ζευγών κωνίων στο μαγιάτικο ήταν άνισα, σε αντίθεση με τη συναγρίδα που στα δύο ζεύγη διπλών κωνίων τα μέλη τους ήταν άνισα και στα άλλα δύο ίσα. Η διευθέτηση σε τετράγωνο μωσαϊκό των διπλών κωνίων στο μαγιάτικο και τη συναγρίδα αποτελεί την πιο συνηθισμένη διάταξη στα ψάρια (Stenkamp, 2007). Οι διάφορες θεωρίες που έχουν διατυπωθεί για να εξηγήσουν την λειτουργία των τετραγωνικών ψηφιδωτών συνοψίζονται στις εργασίες των (Collin, 1999; Collin et al., 1998). Εν συντομία, η τετράγωνη διάταξη αυξάνει την οπτική οξύτητα (Ahlbert, 1976; Engström, 1963) και την αντίθεση της εικόνας (Marc and Spearling, 1976a; Van Der Meer and Anker, 1984) ενισχύει τη λήψη πιο ομοιόμορφων οπτικών (φασματικών) σημάτων (Bowmaker, 1990) αποδίδοντας έτσι πιο λεπτομερέστερα χρωματικά δεδομένα προς ανάλυση (Lythgoe, 1979), ή / και μπορεί να βοηθήσει στον εντοπισμό του πολωμένου φωτός (Cameron and Pugh,

1991; Lara, 2001; Novales Flamarique and Hawryshyn, 1998; Novales Flamarique et al., 1998).

Οι Cameron and Pugh (1991) περιέγραψαν πως αυτή η διευθέτηση των διπλών κωνίων μπορεί να ενισχύσει την αντίληψη του πολωμένου φωτός. Εν συντομία αναφέρουν ότι τα συνεχόμενα διπλά μέλη των ζευγών των διπλών κωνίων σε συνδυασμό με το ελλειπτικό τους σχήμα (σε διατομή) μπορεί να συλλάβει το πολωμένο φως πιο αποτελεσματικά. Επιπλέον δύο ζεύγη διπλών κωνίων σε κάθετη τοποθέτηση μεγιστοποιεί την ευαισθησία στο πολωμένο φως που παρουσιάζεται με περιοδικότητα 90 μοιρών.

Ένα ακόμη σημαντικό αποτέλεσμα από την συσχέτιση του τύπου και του τρόπου που διευθετούνται τα κωνία στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς είναι η επίδραση στην ικανότητα της σύλληψης εικόνων από το περιβάλλον, γεγονός που συσχετίζεται με την ιδιαίτερη συμπεριφορά που παρουσιάζει το κάθε είδος. Έτσι η γραμμική διευθέτηση των διπλών κωνίων που παρατηρήθηκε στον κρानीό παρατηρείται σε είδη που συνηθίζουν να κινούνται σε ομάδες και που δεν χαρακτηρίζονται από ιδιαίτερη επιθετική συμπεριφορά, ενώ αντίθετα είδη θηρευτές εμφανίζουν διευθέτηση των κωνίων τους σε τετράγωνο μωσαϊκό (Wagner, 1990), όπως στο μαγιάτικο και στη συναγρίδα που θεωρούνται ιδιαίτερα καλοί και επιθετικοί θηρευτές. Σε γενικές γραμμές το τετράγωνο μωσαϊκό έχει συσχετιστεί με την ικανότητα αντίληψης γρήγορων κινήσεων (Rossetto et al., 1992), μικρών θηραμάτων (Shand et al., 1999c) και καλύτερη ανάλυση κίνησης (Anctil, 1969; Engström, 1963), γι' αυτό το λόγο εμφανίζεται σε είδη ψαριών που είναι πολύ εξαρτημένα από την όραση τους (Fernald, 1988). Η διευθέτηση των κωνίων σε τετράγωνο μωσαϊκό, σε συνδυασμό με την υψηλή οπτική οξύτητα που φαίνεται να διαθέτουν, κατατάσσουν το μαγιάτικο και τη συναγρίδα σε ικανότατους θηρευτές. Μια γραμμική διευθέτηση των κωνίων μπορεί να είναι κατάλληλη για την αντίληψη της κίνησης σε δύο κατευθύνσεις, ενώ ένα τετράγωνο μωσαϊκό μπορεί να χρησιμοποιηθεί για την αντίληψη κινήσεων από όλες τις κατευθύνσεις (Bathelt, 1970). Η παραπάνω συσχέτιση έχει επιβεβαιωθεί σε άτομα της οικογένειας των *Salmonidae*. Έτσι, σε είδη με έντονα επιθετική συμπεριφορά κατά την αναζήτηση της τροφής τους που επιτίθενται και συλλαμβάνουν τα θηράματα τους στον τρισδιάστατο χώρο επιβεβαιώθηκε η κυριαρχία τετραγωνικού μωσαϊκού με διπλά και μονά κωνία. Παρόμοια μορφολογικά χαρακτηριστικά στη διευθέτηση των κωνίων εμφανίζονται στα νεαρά άτομα του είδους Southern black bream, *Acanthopagrus*

butcheri που τρέφονται με πλαγκτόν και που πρέπει να το αντιλαμβάνονται στον χώρο (Shand et al., 1999c). Αντίθετα τα μονά και τα διπλά κωνία διευθετούνταν σε γραμμές, σε είδη που ζούν ομαδικά (schooling behavior), αντιλαμβάνονται τα θηράματα τους σε ένα πιο δισδιάστατο περιβάλλον το οποίο διαμορφώνονταν κατά μήκος του οριζόντιου άξονα και παρουσιάζουν λιγότερο επιθετική συμπεριφορά θήρευσης (Ahlbert, 1976; Beaudet et al., 1997; Lyall, 1957).

Η φωτοπική ευαισθησία σε ένα είδος μεγιστοποιείται όταν εμφανίζεται: α) μικρού βαθμού αναλογία των κωνίων στα γαγγλιακά κύτταρα (Browman et al., 1990; Pankhurst, 1991) και β) μεγάλη οπτική οξύτητα, η οποία συνδέεται τόσο με μεγάλο αριθμό κωνίων ανά επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς όσο και με την ύπαρξη ενός μεγάλου φακού (Neave, 1984; Shand, 1997; Shand et al., 1999b). Με βάση τις μορφολογικές μετρήσεις και την οργάνωση στον αμφιβληστροειδή φαίνεται ότι οι δείκτες της φωτοπικής ευαισθησίας των τριών ειδών διαφοροποιούνται μετά το στάδιο της μεταμόρφωσης και επίσης η φωτοπική ευαισθησία είναι μεγαλύτερη στη συναγρίδα και στο μαγιάτικο απ' ό,τι στον κρανιό. Πράγματι, αν και τα τρία είδη δεν παρουσίασαν διαφορές στον αριθμό των κωνίων τους σε κανένα αναπτυξιακό στάδιο, ο βαθμός σύγκλισης των κωνίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα διαφοροποιήθηκε κατά το στάδιο της μεταμόρφωσης με τη συναγρίδα να εμφανίζει την μικρότερη τιμή, άρα την καλύτερη φωτοπική όραση, ακολουθούμενη από το μαγιάτικο και τέλος τον κρανιό. Ο μεγαλύτερος αριθμός κωνίων ανά μονάδα επιφάνειας του αμφιβληστροειδούς και ο μικρότερος λόγος συνάθροισης με τα γαγγλιακά κύτταρα ενισχύουν την φωτοπική ευαισθησία, όπως έχει παρατηρηθεί και σε άλλες μελέτες (Shand, 1997).

Η ιστολογική εκτίμηση της οπτικής οξύτητας έδειξε ότι υπήρξε βελτίωση και στα τρία είδη με την πάροδο του χρόνου, γεγονός που έχει παρατηρηθεί να συμβαίνει κατά τη διάρκεια της νυμφικής περιόδου σε ένα μεγάλο αριθμό ειδών (Job and Bellwood, 1996; Lara, 1999; Lara, 2001; Neave, 1984; Pankhurst and Eagar, 1996; Shand, 1997). Παρόλα αυτά διαφοροποίηση της οπτικής οξύτητας υπήρξε από την κάμψη της νοτοχορδής, όπου φάνηκε να είναι μεγαλύτερη στη συναγρίδα. Όμως, στη συνέχεια, κατά την φάση της μεταμόρφωσης το μαγιάτικο εμφάνισε μεγαλύτερη οπτική οξύτητα σε σχέση με τα υπόλοιπα δύο είδη. Ένας από τους παράγοντες που επηρέασαν αυτό το γεγονός είναι ότι το μαγιάτικο μετά την μεταμόρφωση, λόγω του μεγαλύτερου ρυθμού σωματικής αύξησης παρουσίασε ταυτόχρονα και μεγαλύτερη αύξηση στο μέγεθος του ματιού και του φακού του γεγονός που ενίσχυσε επιπλέον το

παραπάνω αποτέλεσμα. Ο κρανιός αντίθετα παρουσίασε την μικρότερη διάμετρο ματιού αναλογικά με το σώμα σε σχέση με τα υπόλοιπα δυο είδη. Ο ρόλος του μεγέθους του φακού και ο τρόπος που επηρεάζει την οπτική οξύτητα αναλύεται περισσότερο σε επόμενη παράγραφο. Στα ψάρια, καθώς μεγαλώνει ο αμφιβληστροειδής, παρατηρείται μία απομάκρυνση του φακού από αυτόν, η οποία συντελεί στη μεγέθυνση μια εικόνας που προβάλλεται στον αμφιβληστροειδή. Δηλαδή, ένα αντικείμενο σε δεδομένη απόσταση δίδει μεγαλύτερη εικόνα στον αμφιβληστροειδή ενός μεγαλύτερου ματιού από ότι σε ένα μικρότερο, βελτιώνοντας έτσι την οπτική οξύτητα της απεικόνισης του αντικείμενου (Hairston et al., 1982). Η αύξηση του φακού στο μάτι των ψαριών ακόμα και αν η γωνιακή πυκνότητα των κωνίων του αμφιβληστροειδούς παραμένει ή μειωθεί ελάχιστα, επιφέρει αύξηση της οπτικής οξύτητας. Η γρήγορη ανάπτυξη του αμφιβληστροειδούς στις νύμφες των ψαριών, όπως προαναφέρθηκε, είναι γνωστό ότι επιτυγχάνεται με το τέντωμα του ιστού του αμφιβληστροειδούς και την προσθήκη νέων κυττάρων στα όρια του αμφιβληστροειδούς (Fernald, 1989; Johns, 1981; Powers and Raymond, 1990). Αυτό συνδέεται, όπως παρατηρήθηκε και στα τρία είδη, με την μείωση των κωνίων ανά μονάδα επιφάνειας αρά συγχρόνως και της οπτικής οξύτητας. Όμως λόγω του ότι ο φακός μεγαλώνει αρκετά στην πάροδο του χρόνου, όχι μόνο αντισταθμίζει αυτήν τη μείωση, αλλά την υπερκαλύπτει έχοντας ως αποτέλεσμα την αύξηση της τελικής οπτικής οξύτητας (Higgs and Fuiman, 1998; Margulies, 1997; Poling and Fuiman, 1998).

Και στα τρία είδη που μελετήθηκαν η μορφή της καμπύλης της οπτικής οξύτητας ήταν ασυμπτωτική μετά το στάδιο της μεταμόρφωσης. Η κατάληξη της καμπύλης της οπτικής οξύτητας σε ασυμπτωτική μορφή κοντά στην φάση μεταμόρφωσης στην φύση έχει παρατηρηθεί να συμπίπτει και με την αλλαγή του ενδιαίτηματος, γεγονός που συμβαίνει κατά την εγκατάσταση των νεαρών ιχθυδίων σε σταθερά υποστρώματα (Shand, 1994a; b; 1997). Είδη που δραστηριοποιούνται κατά την διάρκεια της ημέρας και που μελετήθηκαν είχαν μεγαλύτερη πυκνότητα κωνίων μετά την εγκατάστασή τους σε σταθερά υποστρώματα (κατά την φάση της μεταμόρφωσης) συγκρινόμενα με είδη που δραστηριοποιούνται κατά την διάρκεια της νύκτας όπως το νυκτόβιο Doederlein's cardinalfish, *Apogon doederleini* (Shand, 1997).

Δεδομένα δυστυχώς για την οπτική οξύτητα στα τρία είδη που μελετήθηκαν δεν υπάρχουν, αλλά ούτε και σε άλλα είδη που εκτρέφονται στην Μεσογειακή

υδατοκαλλιέργεια. Σε μελέτες που έχουν γίνει και συγκρίνουν την οπτική οξύτητα από ιστολογικά μορφολογικά χαρακτηριστικά και από δεδομένα συμπεριφοράς με ανταπόκριση σε οπτικά ερεθίσματα κατά την νυμφική περίοδο (Shand et al., 1999b), βρέθηκε ότι η μορφολογική ιστολογική προσέγγιση είναι υπερεκτιμημένη σε σχέση με τα αποτελέσματα που λαμβάνονται από πειράματα συμπεριφοράς (Miller et al., 1993; Shand et al., 1999b). Αυτές οι διαφορές αποδίδονται στο γεγονός ότι αν και το μάτι είναι εξοπλισμένο για να δώσει τα κατάλληλα αποτελέσματα, υπάρχουν σημαντικά δεδομένα που δεν έχουν αξιολογηθεί ακόμα κατάλληλα, όπως η αρχική φτωχή ανάπτυξη του οπτικού λοβού στον εγκέφαλο των νυμφών κατά τα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια (Schmitt and Kunz, 1989; Shand et al., 1999b) και του επισυναπτηρίου μυός του φακού, δεδομένα που μειώνουν το αναμενόμενο αποτέλεσμα (Pankhurst et al., 1993).

Όσον αφορά στη σκοτοπική όραση, έχει αποδειχθεί ότι οι παράγοντες που καθορίζουν την ευαισθησία σε αυτή είναι:

α) ο αριθμός των ραβδίων (αριθμός ραβδίων ανά μονάδα επιφάνειας (Fernald, 1991; Higgs and Fuiman, 1996))

β) η αναλογία (βαθμός σύγκλισης) ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα (Higgs and Fuiman, 1996; Mas-Riera, 1991; Pankhurst and Lythgoe, 1983)

γ) η αναλογία των ραβδίων στο σύνολο των κυττάρων της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας (Evans and Fernald, 1990; Johns and Easter, 1977; Pankhurst et al., 1994; Pankhurst and Lythgoe, 1983; Provis et al., 1998),

δ) η αναλογία των ραβδίων προς τα δίπολα κύτταρα (Pankhurst, 1991) και

ε) ο λόγος των φωτοϋποδοχέων, κωνία προς ραβδία: (Shand, 1997), ο οποίος αποτελεί δείκτη για την ακριβέστερη διάκριση μεταξύ των ειδών σε φωτοπικά ή σκοτοπικά (Shand, 1997).

Φαίνεται ότι η σκοτοπική ευαισθησία αρχίζει κατά τη νυμφική περίοδο και ότι οι αναπτυξιακές αλλαγές επηρεάζουν τη σκοτοπική όραση (Champalbert et al., 1991; Pankhurst and Hilder, 1998). Στην παρούσα μελέτη, οι δείκτες εκτίμησης της σκοτοπικής όρασης δείχνουν εμφανέστατα ότι στον κρανίο είναι περισσότερο ανεπτυγμένη σε σχέση με τα άλλα δύο είδη. Εκτός του ότι η ανάπτυξη των ραβδίων ήταν πιο πρώιμη στο είδος αυτό, ο αριθμός τους ανά μονάδα επιφάνειας ήταν μεγαλύτερος στη συνέχεια σε σύγκριση με τα άλλα δυο είδη. Ενδιάμεση σκοτοπική ευαισθησία παρουσίασε το μαγιάτικο και μικρότερη η συναγρίδα. Το γενικό πρότυπο ανάπτυξης του αμφιβληστροειδούς προτείνει μικρή σκοτοπική ευαισθησία κατά την

νυμφική περίοδο, ακολουθούμενη από μία ταχεία ανάπτυξη, λόγω της αύξησης της διαφοροποίησης των ραβδίων και της έναρξης της σύγκλισης δηλαδή να δημιουργείται η αναλογία με τα γαγγλιακά κύτταρα. Η αύξηση της αναλογίας των ραβδίων στα γαγγλιακά κύτταρα στον κρανίο ήταν μεγαλύτερη, ακολουθούμενη από το μαγιάτικο και τέλος από τη συναγρίδα, γεγονός το οποίο σχετίζεται και με την αύξηση των απολήξεων των ραβδίων (άρα και της πληροφορίας) που προστίθενται ή συναθροίζονται πάνω στα γαγγλιακά κύτταρα. Ο κρανιός εμφάνισε επίσης μεγαλύτερο βαθμό σύγκλισης των ραβδίων προς τα δίπολα και προς το σύνολο των κυττάρων της εσωτερικής κοκκώδους στοιβάδας ακολουθούμενος από το μαγιάτικο και τέλος από την συναγρίδα. Έτσι ο κρανιός μπορεί να χαρακτηριστεί ως περισσότερο νυκτόβιο είδος σε σχέση με το υπόλοιπα δύο. Αντίστοιχα αποτελέσματα έχουν περιγραφεί και σε άλλα είδη όπως το Doederlein's cardinalfish (νυκτόβιο είδος) το οποίο κατά την περίοδο της ασυμπτωτικής πορείας του αριθμού των ραβδίων (στάδιο μεταμόρφωσης και νεαρού ιχθυδίου) παρουσιάζει μεγαλύτερο βαθμό σύγκλισης (αναλογία) των ραβδίων προς τα γαγγλιακά κύτταρα (10:1) σε σύγκριση με άλλα ημερήσια είδη (3 με 4:1) (Shand, 1997). Παρόμοια αποτελέσματα έδειξαν ότι η συνάθροιση των ραβδίων πάνω στα γαγγλιακά κύτταρα αυξήθηκε γρήγορα από την στιγμή που τα ραβδία άρχισαν να δημιουργούνται, φτάνοντας έτσι στο τέλος της νυμφικής περιόδου να εμφανίζουν αντιστοιχία 10 ραβδίων ανά γαγγλιακό κύτταρο και με τις περισσότερες συνδέσεις να πραγματοποιούνται κατά την περίοδο του νεαρού ιχθυδίου (Higgs and Fuiman, 1998; Poling and Fuiman, 1998).

Επίσης, ο λόγος των κωνίων προς τα ραβδία στο κρανίο σε σχέση με τα υπόλοιπα δύο είδη είναι μικρότερος καθ' όλη την διάρκεια της εκτροφής. Ειδικότερα κατά την φάση της μεταμόρφωσης είναι 3 φορές μικρότερος, που σημαίνει περισσότερη σκοτοπική ευαισθησία από τα υπόλοιπα είδη τα οποία δεν διαφέρουν σημαντικά μεταξύ τους. Είδη τα οποία είχαν μεγαλύτερη σκοτοπική ευαισθησία παρουσίασαν ανάλογα αποτελέσματα (Shand, 1997).

Το πάχος της στοιβάδας των φωτοϋποδοχέων από την περιοριστική μεμβράνη έως το σημείο του σκληρού χιτώνα στο σημείο όπου υπάρχει η brush membrane (BM) και στα τρία είδη αυξήθηκε, συνεπώς και η σκοτοπική ευαισθησίας τους. Το παραπάνω συμβαίνει διότι καθώς αυξάνεται του μήκος του τμήματος των φωτοϋποδοχέων από την περιοριστική μεμβράνη έως το σημείο του σκληρού χιτώνα (άρα και του μονοπατιού που διανεύει το φως), το φως που το διαπερνά υπόκειται σε

μεγαλύτερη επεξεργασία, γεγονός που αντανακλά και σε αύξηση της σκοτοπικής ευαισθησίας (Bassi and Powers, 1986; Fuiman and Delbos, 1998; Pankhurst and Lythgoe, 1983; Pankhurst et al., 2002). Η αύξηση του πάχους των παραπάνω στοιβάδων πραγματοποιείται από την στιγμή της εμφάνισης των ραβδίων (Pankhurst et al., 2002).

Παρόμοιες συγκριτικές μελέτες της ανάπτυξης του οπτικού συστήματος των ψαριών έχουν αρχίσει να γίνονται την τελευταία δεκαετία. Σε μελέτη όπου μελετήθηκαν 4 διαφορετικά είδη που ζουν σε κοραλιογενείς υφάλους κατά την περίοδο της εγκατάστασης τους σε σταθερά υποστρώματα, κατέληξε ότι τα προτυπα ανάπτυξης του αμφιβληστροειδούς των ματιών τους διαφέρουν και ανταποκρίνονται στα οικολογικά όρια που διαβιεί το καθένα από αυτά (Shand, 1997). Έτσι, ο αριθμός των ραβδίων στο Doederlein's cardinalfish (*Apogon doederleini*) (Apogonidae), νηκτόβιο πλαγκτονοφάγο είδος, αυξάνει πολύ γρήγορα, φτάνοντας στο υψηλότερο σημείο αμέσως μετά την εγκαταστασή του σε σταθερά υποστρώματα, σε σύγκριση με τα δυο πλακτονοφάγα ημερήσια είδη που μελετήθηκαν, το Three-ribbon wrasse, *Stethojulis strigiventer* (Labridae) και το Lemon damsel, *Pomacentrus moluccensis* (Pomacentridae).

Γενικά συμπεράσματα.

Τα ευρήματα της παρούσας μελέτης, είναι πρωτότυπα δεδομένα σε θέματα οντογένεσης και πλαστικότητας δομών που συσχετίζονται με την όραση των τριών αυτών ειδών ψαριών. Επίσης η σύγκριση που επιχειρείται μεταξύ των τριών ειδών μπορεί να συνεισφέρει στην αντιμετώπιση και επίλυση προβλημάτων που συνδέονται με τις μεθοδολογίες και τεχνολογίες εκτροφής τους. Πράγματι, η γνώση της οργάνωσης του αμφιβληστροειδούς των ψαριών σε συσχέτιση με τις διαφορετικές δομές που τον απαρτίζουν αναδεικνύουν τις δυνατότητες ή τις πιθανές αδυναμίες της λειτουργίας της όρασης. Έτσι, συγκεκριμένα ερωτήματα που τίθενται και που συσχετίζουν την ποιοτική και ποσοτική διαφοροποίηση των δομών που σχετίζονται με την όραση είναι δυνατόν να απαντηθούν και κατά συνέπεια να δώσουν λύσεις σε θέματα τεχνολογίας εκτροφής των νυμφών στην βιομηχανία της υδατοκαλλιέργειας.

1. Κατά τα πρώτα αναπτυξιακά στάδια ένα πλήθος αλλαγών που σχετίζονται με την οντογένεση του ματιού και τη διαφοροποίηση του αμφιβληστροειδούς

παρουσιάζονται σε σύντομο χρονικό διάστημα: 3 ημέρες μετά την εκκόλαψη οι δομές διαφοροποιήθηκαν σε βαθμό ώστε να είναι δυνατή η λειτουργία της όρασης.

2. Η φωτοπική ευαισθησία αυξάνει με την πάροδο του χρόνου διαβίωσης. Μεγαλύτερη φωτοπική ευαισθησία δείχνει η συναγρίδα, ακολουθούν το μαγιάτικο και ο κρανιός.
3. Η σκοτοπική ευαισθησία αυξάνει με την πάροδο του χρόνου. Ο κρανιός είναι το είδος με την μεγαλύτερη σκοτοπική ευαισθησία. Ακολουθούν το μαγιάτικο και η συναγρίδα.
4. Η οπτική οξύτητα αυξάνει επίσης με την ηλικία. Το μαγιάτικο και η συναγρίδα παρουσιάζουν μεγαλύτερη οπτική οξύτητα από τον κρανιό μετά το στάδιο της μεταμόρφωσης. Το μέγεθος του ματιού επηρεάζει το μέγεθος του φακού συντελώντας στην αύξηση της οπτικής οξύτητας.
5. Ο κρανιός παρουσιάζει διάσπαρτα μονά και διπλά κωνία διευθετημένα σε γραμμές. Αντίθετα, στο μαγιάτικο και τη συναγρίδα τα κωνία διευθετούνται στην επιφάνεια του αμφιβληστροειδούς σχηματίζοντας τετράγωνα μωσαϊκά με μονά κωνία στο κέντρο και στις γωνίες και διπλά κωνία στις πλευρές. Η διευθέτηση σε τετράγωνα μωσαϊκά εξασφαλίζει στα δύο αυτά είδη καλύτερη αντίληψη της παρουσίας και της κίνησης άλλων οργανισμών (θηραμάτων και θηρευτών) στον τρισδιάστατο χώρο και πιθανώς καλύτερη αντίληψη των χρωμάτων και καλύτερη δυνατότητα σύλληψης του πολωμένου φωτός.

4 ΓΕΝΙΚΗ ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Ο τύπος διατροφής των ψαριών από την εκκόλαψη των αυγών έως το στάδιο του νεαρού ιχθυδίου μεταβάλλεται, παρουσιάζοντας τρία σημαντικά διαφορετικά στάδια. Αρχικά οι προνύμφες, που δεν έχουν ανοικτό στόμα, βρίσκονται στο αυτότροφο στάδιο, στην συνέχεια, όταν ανοίγουν πλέον το στόμα τους, συνυπάρχει για ορισμένο χρονικό διάστημα το αυτότροφο και το ετερότροφο στάδιο και τέλος μεταβαίνουν αποκλειστικά στο ετερότροφο στάδιο.

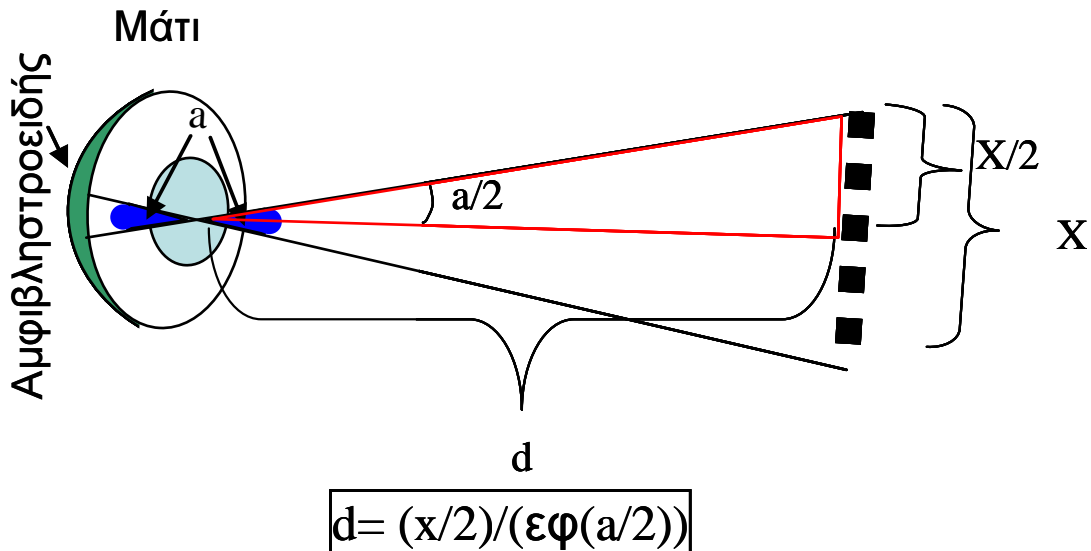
Κατά τη διάρκεια του αυτότροφου σταδίου, οι λεκιθοφόρες προνύμφες καταναλώνουν το λεκιθικό υλικό που είναι αποκλειστικά μητρικής προελεύσεως, όπου στην συνέχεια μετατρέπεται σε ιστούς και όργανα. Στο στάδιο αυτό παρατηρούνται και οι μεγαλύτερες διαφοροποιήσεις σε όργανα και δομές. Πριν από το άνοιγμα του στόματος, το συγκύτιο είναι το κύριο όργανο το οποίο είναι υπεύθυνο για την κατανάλωση του λεκιθικού υλικού (Trinkaus, 1992; 1993; Walzer and Schönenberger, 1979a; b), τα θρεπτικά στοιχεία του οποίου μεταφέρονται μέσω του κυκλοφοριακού συστήματος στα διάφορα όργανα (Kjørsvik and Reiersen, 1992). Στις λεκιθοτρόφες νύμφες η ανάπτυξη όλων των συστημάτων γίνεται, όπως προαναφέρθηκε, χρησιμοποιώντας τα αποθέματα της λεκίθου, γεγονός που σημαίνει ότι όλα τα απαραίτητα στοιχεία, όπως τα λιπαρά οξέα, τα γλυκεροφωσfolιπίδια (glycerophospholipids) και οι λιποδιαλυτές βιταμίνες που απαιτούνται για την ανάπτυξη του εμβρύου θα πρέπει να εμπεριέχονται στο γονιμοποιημένο αυγό πριν την εκκόλαψη (Izquierdo, 1996). Η σύσταση των λιπαρών οξέων και των ολικών λιπιδίων στα αυγά των ψαριών αντανακλά αυτή της μητρικής διατροφής (Fernández-Palacios et al., 1995; Mourente and Odriozola, 1990; Watanabe et al., 1984; Watanabe et al., 1985). Ως εκ τούτου, η σίτιση των γεννητόρων πρέπει να είναι ποιοτικά και ποσοτικά επαρκής ώστε να παρέχονται στα αυγά όλα τα απαραίτητα θρεπτικά συστατικά για την σωστή ανάπτυξη των προνυμφών (Brooks et al., 1997; Roo et al., 1999a).

Σε κανένα από τα τρία είδη που μελετήθηκαν δεν εντοπίστηκαν διαφοροποιήσεις στις δομές ή στον χρόνο εμφάνισης των οργάνων του πεπτικού συστήματος και του οφθαλμού στο διάστημα των τριών πρώτων ημερών που οι προνύμφες διατρέφονταν αποκλειστικά από τη λέκίθο. Έτσι, κατά την έναρξη του

ετερότροφου σταδίου, και τα τρία είδη είχαν δημιουργήσει τις βασικές δομές που θα τους επέτρεπαν την επιτέλεση λειτουργιών που σχετίζονται με την πρόσληψη και την αρχική πέψη της εξωγενούς προελεύσεως τροφής. Συγχρόνως, ο αμφιβληστροειδής του ματιού διαμορφώθηκε, κατά τη διάρκεια του αυτότροφου σταδίου, σε βαθμό ώστε κατά την έναρξη του ετερότροφου σταδίου να είναι λειτουργικά έτοιμος, ώστε οι νύμφες να αντιλαμβάνονται τα διάφορα οπτικά ερεθίσματα που προέρχονται από την τροφή. Συνεπώς, φτάνοντας στην έναρξη του ετερότροφου σταδίου (δηλαδή μόλις άνοιξε το στόμα και η έδρα) τα τρία είδη είχαν κοινά χαρακτηριστικά, τόσο σε επίπεδο οργάνωσης του πεπτικού συστήματος, όσο και σε επίπεδο οργάνωσης του οφθαλμού τους.

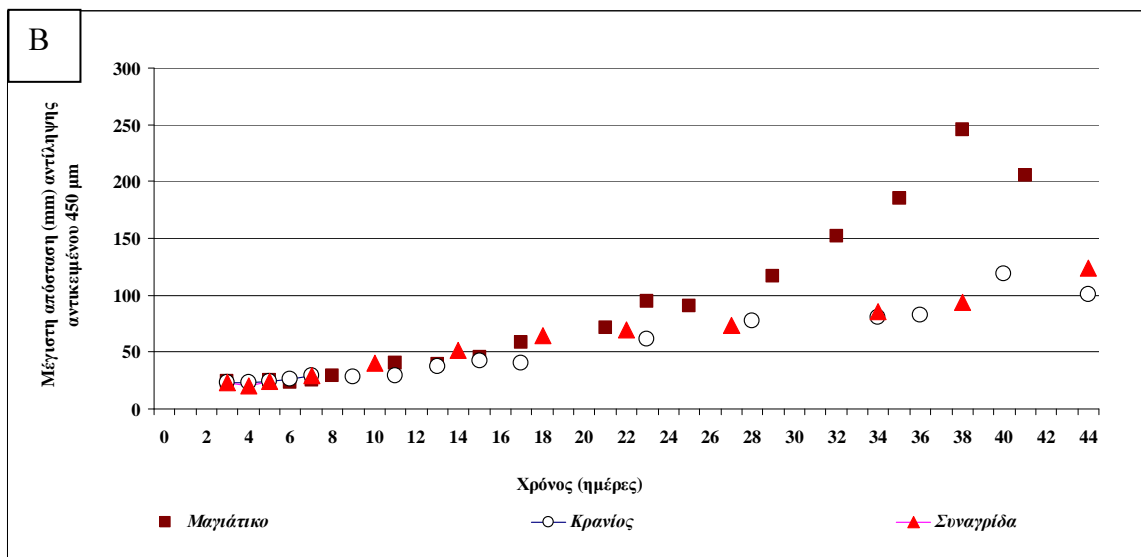
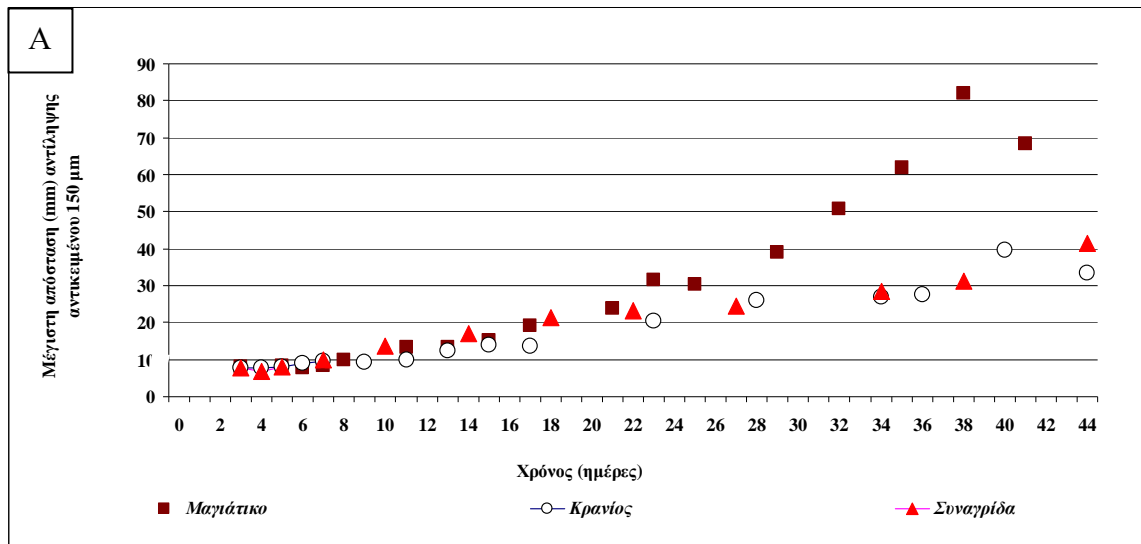
Η ανάπτυξη του αμφιβληστροειδή στην αρχή του ετερότροφου σταδίου (έναρξη νυμφικού σταδίου) ενισχύει την άποψη ότι οι νύμφες των θαλασσινών ειδών ψαριών είναι κυρίως οπτικοί θηρευτές κατά την έναρξη της διατροφικής τους ζωής (Blaxter, 1986). Ο αμφιβληστροειδής των νυμφών και των τριών ειδών αρχικά έχει διαμορφωμένα τα κωνία, ενώ τα ραβδία διαμορφώνονται αργότερα όπως έχει παρατηρηθεί και σε άλλα είδη ψαριών (Hall et al., 2004; Helvik et al., 2001; Kawamura et al., 2003; Kvenseth et al., 1996; Pankhurst and Eagar, 1996; Shand et al., 2002). Αυτό αποδεικνύει ότι και τα τρία είδη που μελετήθηκαν δεν αποτελούν εξαίρεση στον κανόνα, ο οποίος υποδηλώνει την απαραίτητη ύπαρξη ενός φωτεινού περιβάλλοντος για να μπορούν να εντοπίσουν την τροφή τους κατά την έναρξη της εξωγενούς διατροφής τους.

Κατά τη διαδικασία εκτροφής με τη μέθοδο του μεσοκόσμου και τα τρία είδη βρέθηκαν σε ένα περιβάλλον όπου υπήρχε σημαντική ποσότητα ζωοπλαγκτονικών οργανισμών για τη διατροφή τους. Όμως, παρά το γεγονός ότι η οπτική τους οξύτητα παρουσίασε αύξηση στην πορεία του χρόνου, τίθεται πάντα το ερώτημα αν το είδος της τροφής και η διαθέσιμη ποσότητα ήταν μέσα στα βέλτιστα όρια ώστε να γίνει εύκολα αντιληπτή από τις νύμφες προκειμένου να καταναλωθεί και να αξιοποιηθεί από τον εκτρεφόμενο οργανισμό. Απάντηση στο ερώτημα αυτό θα μπορούσε να δοθεί αν από τα αποτελέσματα της οπτικής οξύτητας μπορούσε να υπολογιστεί η μέγιστη απόσταση, στην οποία τελικά το κάθε είδος μπορεί να δει το θήραμά του. Έτσι σύμφωνα με την μεθοδολογία των (Wanzenbock and Schiemer, 1989) και των (Job and Bellwood, 1996) που συνδυάζουν την ιστολογική οπτική οξύτητα και το μέγεθος του θηράματος που καταναλώνουν οι νύμφες των ψαριών, μπορεί να υπολογιστεί η απόσταση ικανότητας αντίληψης του θηράματος.



Εικόνα 86. Αναλυτική παρουσίαση του υπολογισμού της μέγιστης απόστασης αντίληψης αντικειμένων από το μάτι της νύμφης (d) και ενός θηράματος μήκους X. Όπου a είναι γωνία της ιστολογικής οπτικής οξύτητας που υπολογίστηκε σε προηγούμενο κεφάλαιο

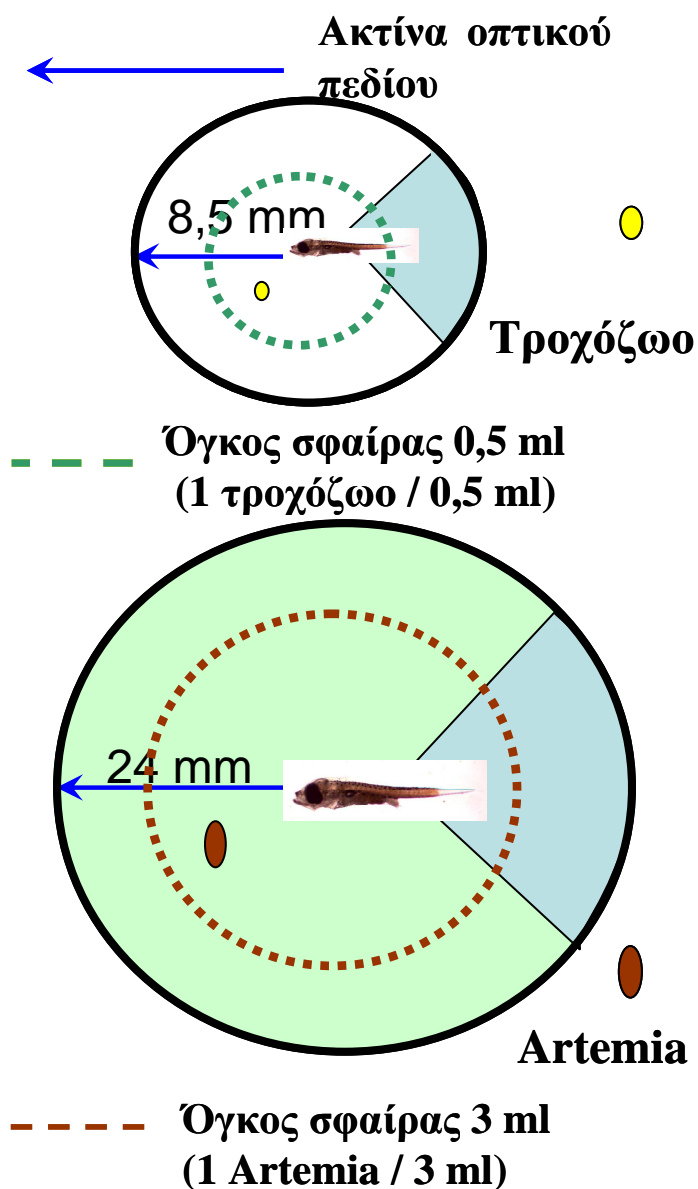
Συνεπώς για κάθε οπτική οξύτητα που υπολογίστηκε είναι εύκολο πλέον να υπολογιστεί η απόσταση αντίληψης d του οποιοδήποτε θηράματος μήκους x (Εικ. 86). Σύμφωνα με τα παραπάνω αποτελέσματα προκύπτουν τα διαγράμματα της απόστασης αντίληψης των Τροχόζωων (Εικ. 87Α) και των ναυπλίων *Artemia sp.* (Εικ. 87Β) για κάθε είδος ξεχωριστά. Φαίνεται ότι μετά την 22^η ημέρα το μαγιάτικο μπορεί να αντιλαμβάνεται τόσο τα Τροχόζωα όσο και τους ναυπλίους *Artemia sp.* από μεγαλύτερη απόσταση από τα άλλα δυο είδη.



Εικόνα 87. Μέγιστη απόσταση αντίληψης αντικειμένων μήκους: Α) 150 (μm) και Β) 450 (μm) για το μαγιάτικο (■), κρανιό (○) και συναγρίδας(▲).

Η σχηματική αναπαράσταση (Εικ. 88) της αντίληψης των νυμφών για τα Τροχόζωα, έχει υπολογιστεί βάση της οπτικής οξύτητας που παρουσίασαν οι νύμφες και των τριών ειδών την 4^η ημέρα μετά την εκκόλαψης τους. Τότε η μέγιστη απόσταση για αντικείμενα μήκους 150 μm (μέσο μήκος Τροχόζωων *Brachionus plicatilis*), είναι περίπου 8,5 mm και για τα τρία είδη, οπότε ο λευκός κύκλος ακτίνας 8,5mm (μπλε) αντιπροσωπεύει τον σφαιρικό χώρο που μπορεί η νύμφη να αντιληφθεί αντικείμενα αυτού του μήκους. Ο κύκλος με διακεκομμένη διάμετρο (ακτίνας 6,2 mm) αντιπροσωπεύει τον χώρο που καταλαμβάνει όγκος νερού εκτροφής 1 ml. Έτσι οι νύμφες και στα τρία είδη μόλις άνοιξαν το στόμα τους και ήταν πλέον έτοιμες να εισέλθουν στο ετερότροφο στάδιο, βρέθηκαν σε ένα περιβάλλον στο οποίο υπήρχαν

Τροχόζωα μέσου μήκους 150 μm σε πυκνότητα 2,5 ανά 1 ml (Εικ. 88). Ο όγκος του 1 ml που βρίσκεται η παραπάνω συγκέντρωση των Τροχόζωων είναι μικρότερος από τον όγκο της οπτικής σφαίρας που ορίζεται από την ακτίνα που αντιστοιχεί στη μέγιστη απόσταση αντίληψης των Τροχόζωων που υπολογίστηκε για τα σε κάθε είδος όπως φαίνεται στην εικόνα 88. Άρα πάντα οι νύμφες είναι ικανές να εντοπίσουν σε αυτό το στάδιο τα δυο Τροχόζωα που υπάρχουν στο 1ml νερού εκτροφής. Αντίστοιχα τη στιγμή που χορηγούνται οι ναύπλιοι *Artemia sp.* (10^η ημέρα για το μαγιάτικο, την 11^η ημέρα για την συναγρίδα και την 7^η για τον κρανιό), η μέγιστη απόσταση αντίληψης αντικειμένων ισομεγεθών με την λεία αυτή ($\approx 450 \mu\text{m}$) για καθένα από τα είδη αυτά είναι αντίστοιχα 39 mm, 40 mm και 24 mm. Κατ' αναλογία με τα παραπάνω, τα εξωτερικά όρια του γκριζου κύκλου με ακτίνα 24 mm αντιπροσωπεύει τον μέγιστο χώρο σε σφαίρα που μπορεί να αντιληφθεί αντικείμενο 450 μm μία νύμφη κρανιού και ο κύκλος με διακεκομμένη γραμμή (ακτίνα 21,2 mm) τον χώρο που καταλαμβάνει όγκος νερού 40 ml. Η ακτίνα 24 mm είναι η μικρότερη απόσταση αντίληψης μεταξύ των ειδών για τους ναυπλίους *Artemia sp.* και αντιστοιχεί στον κρανιό (την 7^η ημέρα που πραγματοποιείται η έναρξη της διατροφής με ναυπλίους *Artemia sp.*). Η συγκέντρωση ναύπλιων *Artemia sp.* κυμάνθηκε στην εκτροφή από 0,04 έως 0,35 ανά ml. Άρα στην μικρότερη συγκέντρωση (την 7^η ημέρα που πραγματοποιείται η έναρξη της διατροφής με ναυπλίους *Artemia sp.*) αντιστοιχούσε 1 ναύπλιος *Artemia Sp.* ανά 3 ml (0,04 ml⁻¹) συνεπώς η σφαίρα του νερού των 3 ml έχει ακτίνα 21,2 mm. Έτσι όμοια με το παραπάνω σκεπτικό παρατηρείται και στην περίπτωση των ναυπλίων *Artemia sp.* ο οπτικός δίσκος που αντιστοιχεί στον οπτικό χώρο (ακτίνας 24mm) (γκρι δίσκος) εσωκλείει το διαγραφόμενο όγκο νερού των 3ml που αντιστοιχεί σε σφαίρα ακτίνας 21,2 mm, στον οποίο εμπεριέχεται ένας ναύπλιος *Artemias sp.*. Άρα την στιγμή που χορηγούνται οι ναύπλιοι *Artemia sp.* οι νύμφες είναι ικανές να εντοπίσουν σε αυτό το στάδιο τον ναύπλιο *Artemia sp.*.



Εικόνα 88. Σχηματική συγκριτική αναπαράσταση του σφαιρικού οπτικού πεδίου που μπορεί να ανιληφθεί μια νύμφη Τροχόζωα και ναυπλίους *Artemia sp.* καθώς και του όγκου εκτροφής (1ml και 3ml αντίστοιχα).

Άρα και τα τρία είδη μπορούσαν, όπως υπολογίστηκε, να εντοπίσουν τα θηράματα στη συγκέντρωση που αυτά υπήρχαν στον νερό εκτροφής. Παρόλα αυτά τα τρία είδη δεν ανταποκρίθηκαν με τον ίδιο τρόπο στην κατανάλωση των ζωοπλαγκτονικών οργανισμών που τους χορηγήθηκαν αλλά παρουσίασαν διαφορετικού βαθμού και τύπου επιλεκτικότητα της τροφής που κατανάλωσαν. Το παραπάνω δημιουργεί ερωτήματα και υποθέσεις που συζητούνται αναλυτικότερα στη συνέχεια με στόχο, βάση των αποτελεσμάτων αυτής της εργασίας, να δοθούν και οι κατάλληλες απαντήσεις.

Οι νύμφες των θαλάσσιων ειδών ψαριών έχουν ιδιαίτερα διακριτές στάσεις και κινήσεις όταν επιτίθενται στην λεία τους με σκοπό την σύλληψη της. Η συμπεριφορά θήρευσης περιλαμβάνει αρχικά την αντίληψη και την αναγνώριση του θηράματος, την κάμψη του άξονα του σώματος της νύμφης, και την ώθηση (εκτίναξη) της νύμφης προς τη τροφή (Hunter, 1981). Επειδή στην αρχή της ετερότροφης φάσης αναπτύσσονται τα κωνία, οι νύμφες είναι κυρίως οπτικοί αλλά συγχρόνως και αποκλειστικά ημερόβιοι θηρευτές (Hunter, 1981). Δεδομένης της οπτικής οξύτητας που διαθέτουν και των ταχυτήτων κολύμβησης που αναπτύσσουν, οι νύμφες των ψαριών υπολογίζεται ότι μπορούν να αναζητήσουν το θήραμα τους σε όγκο θαλασσινού νερού από 12 έως 120 λίτρα (ανάλογα με το στάδιο που βρίσκονται) κατά την διάρκεια μιας ημέρας (Hunter, 1981). Η επιλογή των θηραμάτων μεταξύ των ποικίλων οργανισμών που αποτελούν την εν δυνάμει «τροφή» των ψαριών εξαρτάται από τη διαθεσιμότητα (δηλαδή την σχετική αφθονία των οργανισμών στο πεδίο θήρευσης των νυμφών), την ικανότητα αντίληψης και αναγνώρισης του θηράματος από την νύμφη, την επιτυχή σύλληψη και κατάποση των οργανισμών-θηραμάτων (Browman and O'Brien, 1992; Checkley, 1982; Dabrowski and Bardega, 1984; Drenner et al., 1978; Eggers, 1977; Fortier and Harris, 1989; Govoni et al., 1986; Griffiths, 1975; Hansen and Wahl, 1981; Hunter, 1972; 1981; Miller et al., 1993).

Ο κρανιός και η συναγρίδα ανταποκριθήκαν γρήγορα στην κατανάλωση των τροχόζωων σε σχέση με το μαγιάτικο που καθυστέρησε να τα καταναλώσει ενώ προτιμούσε να καταναλώνει λείες μικρότερου μεγέθους, προερχόμενες από την φυσική τροφική αλυσίδα του νερού εκτροφής. Όμοια, όταν χορηγήθηκαν οι μεγαλύτεροι σε μέγεθος και περισσότερο κινητικοί ναύπλιοι *Artemia sp.*, ο κρανιός και η συναγρίδα τους κατανάλωσαν άμεσα σε αντίθεση με το μαγιάτικο, το οποίο παρουσίασε καθυστέρηση 5 ημερών πριν τους καταναλώσει. Πολλές μελέτες επιβεβαιώνουν τη επιλεκτική διατροφή των πλαγκτονοφάγων ιχθυονυμφών ανεξάρτητα των διατροφικών προτύπων και προτιμήσεων των ενήλικων σταδίων του ίδιου είδους (Cox and Pankhurst, 2000). Η επιλεκτικότητα περιλαμβάνει αρχικά τον εντοπισμό με τις αισθήσεις που διαθέτουν οι νύμφες και την επιλογή των μεμονωμένων θηραμάτων τους πριν από την κίνηση για την σύλληψη (Browman and O'Brien, 1992; Miller et al., 1993). Όπως ήδη έχει λεχθεί, οι πλαγκτονοφάγες νύμφες στην αρχή του ετερότροφου σταδίου εξαρτώνται για τον εντοπισμό της τροφής τους κυρίως από την όραση (Blaxter, 1986), αν και αισθήσεις που δεν συσχετίζονται με

την όραση εμπλέκονται στην επιλεκτική αντίχνευση της λείας τους (Batty and Hoyt, 1995; Salgado and Hoyt, 1996). Αυτό δεν συμβαίνει σε είδη που συνεχίζουν να είναι πλαγκτονοφάγα σε μεγαλύτερη ηλικία διότι καταπίνουν αδιακρίτως ποσότητες νερού που εμπεριέχουν το ζωοπλαγκτόν από το οποίο τρέφονται. Σημειωτέον είναι ότι αυτή η συμπεριφορά διατροφής δεν χαρακτηρίζει κανένα από τα είδη που μελετήθηκαν γιατί σε μεγαλύτερη ηλικία δεν είναι πλαγκτονοφάγα. Πράγματι, σε μεγαλύτερες ηλικίες, είδη που συνεχίζουν να είναι πλαγκτονοφάγα παρουσιάζουν μία ευκαιριακή συμπεριφορά διατροφής δεδομένου ότι χρησιμοποιούν τα βραγχιακά τους τόξα για να φιλτράρουν το νερό που τα περιβάλλει και να συγκρατούν τους οργανισμούς που εμπεριέχει χωρίς καμία επιλεκτική διάκριση των θηραμάτων τους (Batty et al., 1986; Gibson and Ezzi, 1985; Janssen, 1980). Έτσι είδη που δεν είναι πλαγκτονοφάγα σε μεγαλύτερες ηλικίες παρουσιάζουν μια πιο επιλεκτική διατροφή. Τόσο η επιλεκτική όσο και η μη επιλεκτική πλαγκτονοφαγική διατροφή, αποτελούν ενεργητικές συμπεριφορές και δεν πρέπει να συγχέονται με την παθητική κατάποση σωματιδίων που βρίσκονται στο νερό, το οποίο μπορεί να συμβεί σε μικρά ποσοστά στα θαλάσσια είδη που πίνουν θαλασσινό νερό για την οσμоруθμιστική τους λειτουργία (Tytler and Blaxter, 1988). Τα μικρά σωματίδια τροφής που παρατηρήθηκαν στο πεπτικό σύστημα του μαγιάτικου κατά τα αρχικά στάδια διατροφής, χρειάζεται περισσότερο μελέτη για να διευκρινιστεί αν ήταν αποτέλεσμα ενεργητικής ή παθητικής κατάποσης.

Στην φύση, δεδομένης της ανομοιόμορφης κατανομής των ζωοπλαγκτονικών οργανισμών στο υδάτινο περιβάλλον, φαίνεται, ότι η πιο συμφέρουσα στρατηγική για τη διατροφή των νυμφών συνίσταται στην μη επιλεκτική κατανάλωση του ζωοπλαγκτού (Govoni et al., 1986; Hunter, 1980). Εντούτοις, μελέτες σχετικά με τις διατροφικές συνήθειες των νυμφών ψαριών έχουν δείξει ότι πολλά είδη επιλέγουν ενεργά τη λεία τους, μεταξύ της μεγάλης ποικιλίας των πλαγκτονικών οργανισμών που συναντούν (Govoni et al., 1983; Kislalioglu and Gibson, 1976; Stoecker and Govoni, 1984). Επίσης, μελέτες των στομαχικών περιεχομένων των νυμφών στην φύση υποδεικνύουν ότι όταν βρεθούν μπροστά σε μια ποικιλία ζωοπλαγκτονικών οργανισμών είναι σε θέση να κάνουν διακρίσεις μεταξύ των ζωοπλαγκτονικών οργανισμών που θα καταναλώσουν (Govoni et al., 1986). Οι διακρίσεις αυτές και η επιλεκτική διατροφή των νυμφών των ψαριών εξαρτώνται από πολλούς παράγοντες, όπως το μέγεθος του θηράματος, το χρώμα του, η αντίθεση που εμφανίζει στο θαλάσσιο περιβάλλον, το σχήμα, η ταχύτητα, ο τρόπος που κολυμπά καθώς και η

αφθονία του (Bartell, 1982; Boisclair and Leggett, 1989; Gibson and Ezzi, 1990; Govoni et al., 1983; Govoni et al., 1986; Hunter, 1980; Khadka and Rao, 1986; Kislalioglu and Gibson, 1976; Stoecker and Govoni, 1984; Zaret and Kerfoot, 1975). Η επιτυχία της σύλληψης των θηραμάτων από τις πλαγκτονοφάγες νύμφες εξαρτάται από την ηλικία τους, το μέγεθος τους και την κινητικότητά τους, η οποία βελτιώνεται κατά το στάδιο της οντογένεσης (Blaxter, 1986). Υποστηρίζεται επίσης ότι οι νύμφες κάποιων ειδών ψαριών έχουν έμφυτη προτίμηση για τον τύπο του θηράματος που θα καταναλώσουν από πολύ νωρίς, ενώ σε άλλες φαίνεται ότι η μάθηση διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη επιλογή της λείας (Checkley, 1982; Coughlin, 1991; Meyer, 1986; Wahl et al., 1995). Στην παρούσα μελέτη, η επίδραση των παραγόντων μέγεθος, κινητικότητα και συγκέντρωση των θηραμάτων στη διατροφή των ψαριών αναλύονται παρακάτω.

Μέγεθος τροφής

Στην παρούσα μελέτη η συναγρίδα και ο κρανιός παρουσίασαν ιδιαίτερη προτίμηση για τους ναύπλιους *Artemia sp.* καταναλώνοντάς τους αμέσως μόλις τους χορηγήθηκαν αντί των μικρότερων Τροχόζωων. Οι νύμφες του κρανιού έδειξαν ιδιαίτερη προτίμηση στα ακόμη μεγαλύτερα σε μέγεθος Κωπήποδα. Συγκριτικές μελέτες του εύρους μεγέθους των θηραμάτων που υπάρχουν στην φύση και αυτών που τελικά καταναλώνονται από τις νύμφες θηρευτές δείχνουν ότι το μέγεθος του θηράματος επηρεάζει σημαντικά την επιλογή (Govoni et al., 1986; Magnhagen, 1985; Meng and Orsi, 1991). Ορισμένοι παράγοντες, όπως τα φυσιολογικά και τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των νυμφών, και έμφυτες προτιμήσεις παίζουν σημαντικό ρόλο. Μελέτες σε νύμφες των ειδών *Callionymus sp.* και *A. laterna* έδειξαν ότι οι διατροφικές τους προτιμήσεις αλλάζουν κατά τη διάρκεια των πρώτων αναπτυξιακών σταδίων και της οντογένεσης τους ενώ παρατηρήθηκε αναλογική αύξηση στο μέγεθος της τροφής που καταναλώναν (Sánchez-Velasco, 1998). Η μετατόπιση του ενδιαφέροντος των νυμφών σε μεγαλύτερου μεγέθους τροφές κατά τη διάρκεια της εκτροφής τους μπορεί να σχετίζεται και με την αύξηση των ενεργειακών τους αναγκών (Blaxter, 1969; Hunter, 1981).

Το μαγιάτικο όμως έδειξε να προτιμά τις μικρότερες τύπου τροφές σε αντίστοιχο αναπτυξιακό στάδιο σε σχέση με τα άλλα δυο είδη. Συνεπώς και άλλοι παράγοντες εκτός από το μέγεθος της ιχθυονύμφης μπορεί επίσης να είναι σημαντικοί στην επιλογή του θηράματος. Για παράδειγμα, κατά την εκτροφή της τσιπούρας,

φάνηκε ότι σε πρώιμα αναπτυξιακά στάδια (8^η ημέρα εκτροφής), οι νύμφες προτιμούσαν να καταναλώνουν τα μικρά Τροχόζωα, έστω κι αν ήταν ικανές να καταναλώνουν μεγαλύτερα Τροχόζωα (Polo et al., 1992). Αυτό μπορεί να οφείλεται τόσο στην ευκολότερη σύλληψη όσο και στον καλύτερο χειρισμό των μικρότερων τροχοζώων από τις νύμφες των ψαριών (Pryor and Epifanio, 1993). Πιθανώς, το μαγιάτικο, αν και θα μπορούσε να εντοπίσει τους διάφορους ζωοπλακτονικούς οργανισμούς που του χορηγήθηκαν -αφού εκτιμήθηκε ότι έχει τη μεγαλύτερη οπτική οξύτητα από τα τρία είδη που μελετήθηκαν- να χρειάζεται μεγαλύτερο χρονικό διάστημα για να εξοικειωθεί με τη σύλληψη και τον χειρισμό της τροφής.

Επιπλέον και τα αποτελέσματα της οντογένεσης και της οργάνωσης του πεπτικού συστήματος της παρούσας μελέτης μπορούν να εξηγήσουν σε σημαντικό βαθμό τη συσχέτιση του μεγέθους της τροφής που χορηγήθηκε και της διατροφικής προτίμησης που έδειξαν και τα τρία υπό μελέτη είδη. Η έλλειψη προτίμησης του μαγιάτικου για τα Τροχόζωα σε σχέση με τη συναγρίδα και τον κρυνιό πιθανότατα να σχετίζεται με την καθυστερημένη εμφάνιση των φαρυγγικών δοντιών στο μαγιάτικο την 13^η ημέρα εκτροφής, όταν στο κρυνιό και στη συναγρίδα εμφανίστηκαν από την 6^η και 8^η αντίστοιχα. Αυτή η καθυστέρηση πιθανώς να επηρέασε αρνητικά το μαγιάτικο αφού προκάλεσε για εκείνο το χρονικό διάστημα μειωμένη αρχική επεξεργασία των Τροχοζώων από τα φαρυγγικά δόντια κάνοντας δυσχερέστερη τη διέλευση τους από τον οισοφάγο. Αξιοσημείωτη είναι και η καθυστερημένη ανάπτυξη των πτυχών του οισοφάγου στο μαγιάτικο σε σχέση με τον κρυνιό και την συναγρίδα. Οι πτυχές του οισοφάγου στο μαγιάτικο άρχισαν να εμφανίζονται την 6^η ημέρα και μετά από δύο με τρεις ημέρες, όταν είχαν σχηματιστεί πλήρως, άρχισε να καταναλώνει τα Τροχοζώα. Αντιθέτως, οι πτυχές του οισοφάγου στη συναγρίδα και στον κρυνιό εμφανίστηκαν την ίδια ημέρα που άνοιξε το στόμα (3^η ημέρα), γεγονός που παρείχε σε αυτά τα είδη συγκριτικό πλεονέκτημα όσο αφορά στην ικανότητα κατάποσης των τροφών. Η παρουσία των πτυχών του οισοφάγου επιτρέπει την περαιτέρω διαστολή του ώστε να μπορούν να περάσουν και τροφές μεγαλύτερου μεγέθους από αυτόν. Συνεπώς, η μορφολογική οργάνωση του πεπτικού συστήματος συνδέεται άμεσα με τον τύπο της τροφής και το μέγεθος που θα καταναλώσει κάθε είδος. Το μέγεθος του στόματος καθορίζει το μέγεθος των θηραμάτων, τα οποία μπορούν να συλλάβουν οι νύμφες (Munk, 1997; Østergaard et al., 2005; Shirota, 1970), το μήκος καθώς και η διάμετρος του οισοφάγου ωστόσο θέτουν ένα επιπλέον όριο για το μέγεθος των θηραμάτων που μπορεί να καταπιούν (Busch, 1996). Όλα αυτά

πιθανόν να εξηγούν και την μη κατανάλωση των μεγάλων αυγών αλλά και των προνυμφών λυθρινιού που χορηγήθηκαν σαν τροφή στο μαγιάτικο στο συγκεκριμένο χρονικό διάστημα. Ο εντοπισμός ενός θηράματος από την νύμφη θηρευτή δεν έχει πάντοτε ως αποτέλεσμα και την επίθεση του θηρευτή γεγονός που συνεπάγεται ότι προηγείται και μια διαδικασία επιλογής του θηράματος (Cox and Pankhurst, 2000). Για τον παραπάνω λόγο, στο διάστημα που μεσολαβεί από το άνοιγμα του στόματος έως την 6^η – 7^η ημέρα, ίσως να ήταν προτιμότερο να χορηγείται κάποιο Τροχόζωο μικρότερου μεγέθους που να μπορεί να περάσει τον οισοφάγο. Φαίνεται ότι οι νύμφες είναι ικανές να γνωρίζουν πιο θήραμα μπορεί να περάσει από το οισοφάγο τους, αφού καταναλώνουν ότι μπορούν να καταπιούν. Δεν γνωρίζουν όμως αν μπορούν να αφομοιώσουν αυτό που καταναλώνουν. Ο (Busch, 1996) τονίζει ότι μετά την κατανάλωση του λεκιθικού σάκου και αφού έχει ανοίξει το στόμα των νυμφών ο εκτροφέας πρέπει να γνωρίζει πότε είναι λειτουργικά έτοιμος και ο οισοφάγος ώστε να χορηγήσει το ανάλογο μέγεθος τροφής. Δεν σημαίνει όμως ότι οι μεγάλοι σε μέγεθος ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί που μπορούν ορισμένα είδη να καταπιούν ενδείκνυται να τους χορηγούνται. Φάνηκε ότι η χορήγηση των ναυπλίων *Artemia sp.*, που είναι μεγαλύτεροι, θα πρέπει να καθυστερεί και να χορηγούνται Τροχόζωα για μεγαλύτερο χρόνο κατά εκτροφή της συναγρίδας (όπως επισημάνθηκε και σε προηγούμενο κεφάλαιο). Οι ναύπλιοι *Artemia sp.* πρέπει να χορηγούνται όταν το πεπτικό σύστημα είναι περισσότερο λειτουργικό. Από οντογενετικής άποψης, δείκτης λειτουργικότητας είναι η δημιουργία των γαστρικών αδένων όπως φάνηκε και στα τρία είδη.

Κινητικότητα του θηράματος.

Οι πολύ κινητικοί ναύπλιοι *Artemia sp.* έγιναν πολύ γρήγορα αντιληπτοί από τον κρανίο και τη συναγρίδα και έτσι τους κατανάλωσαν άμεσα. Επίσης, όταν παρουσιάστηκαν Κωπήποδα στα τοιχώματα της δεξαμενής εκτροφής του κρανιού καταναλώθηκαν αμέσως, αλλά υπήρξε και γρήγορη ανταπόκριση στην κατανάλωση και της βιομηχανικής τροφής από αυτό το είδος. Ο κρανιός, σύμφωνα με τη διευθέτηση των κωνίων του στον αμφιβληστροειδή (γραμμική), είναι πιθανό να μπορεί να αντιληφθεί περισσότερο μονοδιάστατες κινήσεις, σε αντίθεση με τη συναγρίδα, στην οποία η μωσαϊκού τύπου διευθέτηση σε τετράγωνα των κωνίων παρέχει πιθανή δυνατότητα αντίληψης και των μονοδιάστατων αλλά και των δυσδιάστατων κινήσεων που κάνουν οι διάφοροι ζωοπλαγκτονικοί οργανισμοί. Γιατί

όμως και το μαγιάτικο που έχει την ίδια διάταξη των κωνίων του με την συναγρίδα και ακόμη καλύτερη οπτική οξύτητα δεν παρουσίασε ανάλογα αποτελέσματα όπως η συναγρίδα. Πιθανώς αυτό να συσχετίζεται και με τη συνδυαστική επίδραση και του μεγέθους της τροφής που αναλύθηκε σε προηγούμενη παράγραφο.

Η συναγρίδα, κατά τη διάρκεια μετάβασης στη ξηρή τροφή - το χρονικό διάστημα που συνυπήρχε η ζωντανή με την βιομηχανικού τύπου τροφή στο πρωτόκολλο διατροφής - κάθε φορά που εισάγονταν ναύπλιοι *Artemias sp.*, στην δεξαμενή εκτροφής της, σταματούσε την κατανάλωση ξηρής τροφής και τρέφονταν μόνο με ναυπλίους *Artemias sp.*. Εκτός από την ταχύτητα σημαντικό ρόλο μπορεί επίσης να παίζουν τα χαρακτηριστικά της κολύμβησης του θηράματος (Pryor and Epifanio, 1993). Οι (Govoni et al., 1983) απέδωσαν την υπεροχή σε αριθμό των Κυκλοποειδών (cyclopid) σε σχέση με τα Καλανοειδή (calanoid) Κωπήποδα που βρέθηκαν στα στομαχικά περιεχόμενα των Spot croaker, *Leiostomus xanthurus*, και Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus* στις διαφορές των κολυμβητικών τους κινήσεων. Οι ναύπλιοι της γαρίδας όπως και τα Κυκλοποειδή Κωπήποδα, κολυμπούν με χαρακτηριστικές απότομες κινήσεις λόγω των κεφαλικών εξαρτημάτων τους (Gauld, 1959), σε σύγκριση με τα Τροχόζωα (*Brachionus plicatilis*) που έχουν πιο ομαλά πρότυπα κολύμβησης (Clement, 1987; Epp and Lewis, 1979). Επίσης πρότειναν ότι το μοντέλο των ανομοιόμορφων κινήσεων των ναυπλίων γαρίδων (κάτι που συμβαίνει και στους ναυπλίους *Artemias sp.*) μπορούσε να χρησιμεύσει ως «οπτικό ελκυστικό» έτσι ώστε να προσελκύουν τις νύμφες των ψαριών που στην συνέχεια τις καταναλώνουν (Govoni et al., 1983). Όμως, από μελέτες που έγιναν σε άλλο είδος *Squeteague*, *Cynoscion regalis* προέκυψε ότι τα Τροχόζωα είχαν μεγαλύτερη κατανάλωση από ότι οι ναύπλιοι γαρίδας, υποδεικνύοντας ότι το μοντέλο κολύμβησης ή ο τρόπος κολύμβησης είχαν μικρότερη επίδραση από ότι το μέγεθος στην επιλογή του θηράματος (Pryor and Epifanio, 1993).

Αφθονία των θηραμάτων

Οι διατροφικές στρατηγικές των νυμφών των ψαριών είναι πολύ πολύπλοκες (Sánchez-Velasco, 1998) εξαρτώνται και από την διαθεσιμότητα των θηραμάτων, οι οποίες στην φύση επηρεάζονται από υδρογραφικές συνθήκες (Ples and Sinclair, 1982). Σε αντίθεση, σε συνθήκες εκτροφής, η διαθεσιμότητα των τροφών καθορίζεται από το πρωτόκολλο εκτροφής που ακολουθείται. Η αφθονία των θηραμάτων στον χώρο εκτροφής επηρεάζει τη διατροφική συμπεριφορά που

επιδεικνύουν οι νύμφες (Pryor and Epifanio, 1993). Σε συνθήκες εκτροφής η αφθονία των θηραμάτων διατηρείται συνήθως σε υψηλότερα επίπεδα σε σχέση με αυτήν που υπάρχει στην φύση. Και για τα τρία είδη υπήρξε αφθονία θηραμάτων τουλάχιστον για τις βασικές τροφές που τους χορηγήθηκαν όπως τα Τροχόζωα, οι ναύπλιοι *Artemia sp.* και η ξηρή βιομηχανική τροφή. Όμως απαιτούνται περαιτέρω μελέτες που να εστιάζονται στις ιδιαίτερες απαιτήσεις του κάθε είδους ξεχωριστά ώστε να προσδιοριστεί το βέλτιστο της αφθονίας του κάθε τύπου τροφής που πρέπει να χορηγείται. Σε πείραμα κατά την εκτροφή νυμφών *Squeteague*, *Cynoscion regalis* με Τροχόζωα, η αύξηση της αφθονίας τους είχε ως αποτέλεσμα την αύξηση του ποσοστού διατροφής των νυμφών, αφού παρατηρήθηκε τόσο αύξηση του αριθμού των τροχόζωων που κατανάλωνε η κάθε νύμφη όσο και αύξηση στον ρυθμό πέψης τους (Pryor and Epifanio, 1993). Όμως, σε μετέπειτα αναπτυξιακά στάδια, όπου χρησιμοποιήθηκαν ναύπλιοι γαρίδας (brine shrimp), η μεγαλύτερη κατανάλωση παρουσιάστηκε σε μικρές συγκεντρώσεις ναυπλίων (1000 ανά λίτρο) στο νερό εκτροφής και όχι σε μεγαλύτερες (10000 ανά λίτρο) (Pryor and Epifanio, 1993; Werner and Blaxter, 1980). Αυτό υποδηλώνει ότι πρέπει να είναι γνωστή η βέλτιστη αφθονία των θηραμάτων στο νερό εκτροφής έτσι ώστε να επιτυγχάνονται μεγαλύτερα ποσοστά διατροφής στις εκτρεφόμενες νύμφες. Επίσης, αναφέρεται ότι στα πρώιμα αναπτυξιακά στάδια οι νύμφες διατρέφονται επιλεκτικά όταν υπάρχει αφθονία θηραμάτων και μη επιλεκτικά όταν δεν υπάρχει αφθονία θηραμάτων (Pryor and Epifanio, 1993). Για τον παραπάνω λόγο η στρατηγική που μερικές φορές ακολουθείται σε εκτροφές να χορηγείται συνεχώς πληθώρα οργανισμών τόσο σε ποσότητα αλλά και σε ποιότητα μπορεί να δώσει τα αντίθετα αποτελέσματα από τα αναμενόμενα.

Πέρα από τους παράγοντες που αφορούν στα χαρακτηριστικά της τροφής, υπάρχουν και διαχειριστικοί παράγοντες, οι οποίοι συνδέονται και με το σύστημα της όρασης αλλά και με την καλή λειτουργία του πεπτικού συστήματος, οι οποίοι φαίνεται να επηρεάζουν την λήψη τροφής. Οι κυριότεροι από αυτούς είναι η ποιότητα του φωτός και η παρουσία φυτοπλαγκτού στην δεξαμενή εκτροφής.

Φως

Συνήθως σε συνθήκες εκτροφής χρησιμοποιούνται λαμπτήρες με φθορίζοντα φωτισμό που προσομοιώνουν τον ημερήσιο φωτισμό. Χαμηλής έντασης φωτισμός μπορεί να προκαλέσει σημαντικά προβλήματα στον εντοπισμό της τροφής από τις

νύμφες των ψαριών. Αντίθετα, υψηλές εντάσεις φωτός μπορεί να επηρεάσουν αρνητικά τη διατροφική συμπεριφορά αφού μπορεί να δημιουργήσουν υπερβολική αντανάκλαση που μειώνει σημαντικά την αντίθεση του θηράματος σε σχέση με το υπόβαθρο του (Downing and Litvak, 2001) μειώνοντας την ικανότητα εντοπισμού του από την νύμφη. Στην φύση, οι νύμφες αναζητούν τα κατάλληλα επίπεδα φωτισμού, σύμφωνα με την οπτική τους ευαισθησία, εκτελώντας κατακόρυφες μεταναστεύσεις κατά την διάρκεια του 24ωρου. Στις δεξαμενές εκτροφής, η σωστή ένταση φωτισμού πρέπει να διαμορφώνεται από τον εκτροφέα (Huse, 1993) και να ικανοποιεί τις ανάγκες του κάθε είδους ξεχωριστά. Μεταξύ των τριών ειδών που μελετήθηκαν, ο κρانيός παρουσίασε ανατομικά ποσοτικά χαρακτηριστικά στον αμφιβληστροειδή που του παρέχουν καλύτερη ικανότητα όσον αφορά την σκοτοπική όραση. Αυτό του δίνει το πλεονέκτημα να μπορεί να αντιλαμβάνεται σε μικρότερες εντάσεις φωτός τα θηράματα του ή να κινείται στο χώρο της δεξαμενής με μικρότερη ένταση φωτός για να κυνηγήσει τα θηράματα του. Άρα πιθανώς να χρειάζεται διαφορετική αντιμετώπιση σε θέματα που αφορούν το φωτισμό στον χώρο εκτροφής.

Φυτοπλαγκτόν

Εκτός από την ρύθμιση της έντασης του εξωτερικού φωτισμού στις δεξαμενές, η προσθήκη φυτοπλαγκτού που χρησιμοποιείται κατά κόρο στην υδατοκαλλιέργεια, το οποίο όμως αλλάζει σημαντικά τις φωτεινές συνθήκες στον χώρο της εκτροφής. Η παρουσία φυτοπλαγκτού άλλοτε αναφέρεται ότι ενισχύει τις διατροφικές επιδόσεις των νυμφών (Bristow and Summerfelt, 1994) και άλλοτε ότι τις αφήνει ανεπηρέαστες ή τις μειώνει και αυτό διότι προκαλεί αύξηση της θολερότητας (Breitburg, 1988; Gulbrandsen et al., 1996; Johnston and Wildish, 1982). Όμως, είναι γενικά αποδεκτό ότι το φυτοπλαγκτόν παίζει άμεσο ρόλο στην βελτίωση της αύξησης και της επιβίωσης των νυμφών διότι: (α) την επηρεάζουν έμμεσα, αφού βελτιώνουν την θρεπτική ποιότητα των ζωοπλαγκτονικών οργανισμών που τα καταναλώνουν και που στη συνέχεια με την σειρά τους καταναλώνονται από τις νύμφες (Reitan et al., 1993; Tamaru et al., 1994) και (β) τα φυτικά κύτταρα που αιωρούνται στη στήλη του νερού εκτροφής επηρεάζουν θετικά τόσο την μικροχλωρίδα του νερού εκτροφής όσο και του εντερικού συστήματος των νυμφών που πίνουν νερό (άρα και φυτικά κύτταρα μαζί) για την ωσμωρύθμιση τους (Bergh et al., 1994). Αυτό συμβαίνει γιατί αποδεδειγμένα τα μικροφύκη έχουν προβιοτική δράση αλλά παρουσιάζουν και αντιμικροβιακές ιδιότητες (Austin et al., 1992).

Η θολερότητα που προκαλείται από το φυτοπλαγκτόν μπορεί εντέλει να βελτιώνει την όραση τους αντί να την δυσκολεύει (Boehlert and Morgan, 1985; Miner and Stein, 1993). Για το μικρό οπτικό πεδίο που διαθέτουν οι νύμφες, η θολερότητα που επικρατεί στο υπόβαθρο λόγω του φυτοπλαγκτού, μπορεί να προσφέρει τελικά μεγαλύτερη αντίθεση μεταξύ του θηράματος και του υποβάθρου, αυξάνοντας έτσι το ποσοστό ανίχνευσης θηραμάτων που βρίσκονται εντός του οπτικού πεδίου των νυμφών. Έτσι, ενισχύεται η ικανότητα ανίχνευσης θηραμάτων που είναι σε μικρή συγκέντρωση ή η αντίληψη νυμφών κατά τα αρχικά αναπτυξιακά τους στάδια όπου η οπτική ικανότητα είναι περιορισμένη (Kotrschal et al., 1990). Επίσης αναφέρεται ότι η παρουσία φυτοπλαγκτού στις δεξαμενές εκτροφής κατά τις πρώτες μέρες εκτροφής μειώνει και τον χρόνο που θα πραγματοποιήσουν την πρώτη λήψη τροφής (Lazo et al., 2000; Naas et al., 1992). Ακόμη, η διαβαθμιζόμενη ένταση φωτός, που παρουσιάζεται στο περιβάλλον εκτροφής με την παρουσία φυτοπλαγκτού φαίνεται ότι καθιστά την διασπορά των νυμφών στις δεξαμενές πιο ομοιόμορφη (Naas et al., 1992; Rieger and Summerfelt, 1997; Vandenbyllaardt et al., 1991) πιθανότητα λόγω της μειωμένης αντανάκλασης του φωτός (Bristow et al., 1996). Οι νύμφες είναι σε θέση να επιλέξουν ενεργά, κολυμπώντας σε περιοχές που υπάρχει η βέλτιστη ένταση φωτός που θα διευκόλυνε τον οπτικό εντοπισμό της τροφής τους. Η μεταβαλλόμενη ένταση φωτός στην στήλη του νερού εκτροφής που εμπεριέχει φυτοπλαγκτόν, παρέχει την δυνατότητα στις νύμφες να ερευνήσουν με στόχο να βρεθούν στις φωτεινές συνθήκες που αυτές επιθυμούν (Cobcroft et al., 2001; Huse, 1994; Mathews, 1984; Naas et al., 1996).

Υπάρχει όμως και η αλληλεπίδραση μεταξύ της επιφανειακής έντασης του φωτός και της θολερότητας. Η μεγάλη ένταση φωτός στην επιφάνεια της δεξαμενής εκτροφής, στην οποία υπάρχει και φυτοπλαγκτόν, αυξάνει την πιθανότητα εντοπισμού του θηράματος από την νύμφη. Αντιθέτως όταν υπάρχει μικρή επιφανειακή ένταση φωτός στην επιφάνεια της δεξαμενής η αυξανόμενη θολότητα μειώνει την ένταση του φωτός στη στήλη του νερού και συνεπώς και την ικανότητα οπτικής αντίληψης των θηραμάτων από τις νύμφες, με αποτέλεσμα τη μειωμένη διατροφική ανταπόκριση τους (Miner and Stein, 1993).

Τέλος, οι διατροφικοί δείκτες ευρωστίας των νυμφών που χρησιμοποιήθηκαν στην παρούσα μελέτη και που αφορούσαν στην εκτίμηση της μεταβολής της εναπόθεσης λίπους στα κενοτόπια του έντερου και στο συκώτι των εκτρεφόμενων νυμφών, αποδεικνύεται ότι αποτελούν ένα χρήσιμο εργαλείο για την ορθολογική

διαμόρφωση του πρωτοκόλλου διατροφής κάθε είδους ξεχωριστά. Η ταυτοποίηση των στομαχικών περιεχομένων έδωσε την πληροφορία σχετικά με το τι επέλεξε το κάθε είδος ξεχωριστά να καταναλώσει ενώ η ποσότητα, το είδος της τροφής που καταναλώθηκε και ο βαθμός αφομοίωσης της, διαμόρφωσαν τις τιμές των δεικτών διατροφικής ευρωστίας που είχαν ορισθεί.

Στην παρούσα διατριβή μελετήθηκαν τρία νέα είδη που είναι υπό ένταξη στην υδατοκαλλιέργεια, ο κρانيός, το μαγιάτικο και η συναγρίδα, στο στάδιο της νυμφικής τους εκτροφής. Κύριος στόχος ήταν η περιγραφή δυο βασικών συστημάτων, του ματιού και του πεπτικού συστήματος, τα οποία συσχετίζονται με τη διαμόρφωση της διατροφικής συμπεριφοράς. Η μελέτη της οντογένεσης και της οργάνωσης των συστημάτων αυτών έδωσε πληροφορίες και νέα εργαλεία που μπορούν να εξηγήσουν τα διάφορα πρότυπα διατροφικής συμπεριφοράς που αναπτύσσει το κάθε είδος. Οι πληροφορίες που παρείχε αυτή η μελέτη μπορούν να χρησιμοποιηθούν κατάλληλα και με στοχευόμενες πλέον επεμβάσεις τόσο στο πρωτόκολλο εκτροφής όσο και στη γενικότερη διαχείριση των αβιοτικών συνθηκών (φως) στον χώρο εκτροφής να εκπληρώσουν σε μεγάλο βαθμό τον αρχικό στόχο της μελέτης αυτής που δεν ήταν άλλος από την επίτευξη των βέλτιστων παραγωγικών αποτελεσμάτων.

Συμπεράσματα:

1. Και τα τρία είδη που μελετήθηκαν παρουσίασαν διαφορετική προτίμηση - επιλεκτικότητα στις τροφές που συμπεριλήφθηκαν στο πρωτόκολλο διατροφής τους.
2. Ο βαθμός επιλεκτικότητας διέφερε και στα διαφορετικά αναπτυξιακά στάδια του ίδιου είδους γεγονός που συσχετίζεται με τον βαθμό ανάπτυξης και λειτουργικότητα της όρασης και του πεπτικού συστήματος.
3. Ο σχεδιασμός του πρωτοκόλλου διατροφής στο μαγιάτικο και τη συναγρίδα χρήζει βελτιώσεων. Αντιθέτως το πρωτόκολλο διατροφής του κρانيού δεν χρειάζεται περαιτέρω αλλαγές.
4. Και για τα τρία είδη που μελετήθηκαν απαιτείται περισσότερη μελέτη όσον αφορά στις αβιοτικές συνθήκες που σχετίζονται με τις φωτεινές καταστάσεις που επικρατούν στο χώρο της εκτροφής.

5. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Abellan, E., 2000. Culture of common dentex (*Dentex dentex* L.): present knowledge, problems and perspectives. Seminar of the CIHEAM Network on Technology of Aquaculture in the Mediterranean on "Recent advances in Mediterranean aquaculture finfish species diversification", Zaragoza (Spain). Cahiers Options Méditerranéennes. 47, 157-168.
- Abol-Munafi, A.B., Liem, P.T., Van, M.V., Ambak, M.A., Effendy, A.W.M., Awang Soh, M., 2006. Histological ontogeny of the digestive system of Marble Goby (*Oxyeleotris marmoratus*) larvae. Journal of Sustainability Science and Management. 1, 79-86.
- Ahlbert, I.-B., 1976. Organization of the cone cells in the retinae of salmon (*Salmo salar*) and trout (*Perca fluviatilis*, Teleostei). Acta Zool Stockh. 54, 241-254.
- Ahlbert, I.B., 1969. The organization of the cone cells in the retina of four teleosts with different feeding habits (*Perca fluviatilis* L., *Lucioperca lucioperca* L., *Acerina cernua* L. and *Coregonus albula* L.). Arkiv För Zoologi. 22, 445-481.
- Albrecht, M.P., Ferreira, M.F.N., Caramaschi, E.P., 2001. Anatomical features and histology of the digestive tract of two related neotropical omnivorous fishes (Characiformes; Anostomidae). J. Fish Biol. 58, 419-430.
- Anctil, M., 1969. Structure du rétinae chez quelques téléostéens marin du plateau continental. J Fish Res Board Can. 26, 597-628.
- Andaloro, F., Pipitone, C., 1997. Food and feeding habits of the amberjack, *Seriola dumerili* in the Central Mediterranean Sea during the spawning season. Cah Biol Mar. 38, 91-96.
- Appelbaum, S., Segner, H., Storch, V., 1986. Electron microscopic study on the influence of different nutritional conditions on liver and white trunk muscles of whitefish (*Coregonus lavaretus*) larvae. Zool Anz. 217, 54-64.
- Appelbaum, S., Adron, J.W., George, S.G., Mackie, A.M., Pirie, B.J.S., 1983. On the development of the olfactory and the gustatory organs of the Dover sole, *Solea solea*, during metamorphosis. J Mar Biol Assoc Uk. 63, 97-108.
- Austin, B., Baudet, E., Stobie, M., 1992. Inhibition of bacterial fish pathogens by *Tetraselmis suecica*. J Fish Dis. 15, 55-61.
- Avery, J., Bowmaker, J., 1982. Visual pigments in the foureyed fish, *Anableps anableps*. Nat Genet. 298, 62-63.
- Badalamenti, F., Danna, G., Lopiano, L., Scilipoti, D., Mazzola, A., 1995. Feeding-Habits of Young-of-the-Year Greater Amberjack *Seriola dumerili* (Risso, 1810) Along the N/W Sicilian Coast. Sci Mar. 59, 317-323.
- Baglolle, C.J., Murray, H.M., Goff, G.P., Wright, G.M., 1997. Ontogeny of the digestive tract during larval development of yellowtail flounder: a light microscopic and mucous histochemical study. J. Fish Biol. 51, 120-134.
- Balon, E., 1986. Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. Environ Biol Fish. 16, 11-24.
- Barrett, J.C., Grossman, G.D., Rosenfeld, J., 1992. Turbidity-induced changes in reactive distance of rainbow trout. T Am Fish Soc. 121, 437-443.
- Bartell, S.M., 1982. Influence of prey abundance on size-selective predation by bluegills. T Am Fish Soc. 111, 453-461.
- Baskerville-Bridges, B., Kling, L.J., 2000. Early weaning of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae onto a microparticulate diet. Aquaculture. 189, 109-117.

- Bassi, C.J., Powers, M.K., 1986. Lengthened rod outer segments correlate with increased visual sensitivity in goldfish. *Investigative Ophthalmology Visual Science* 27, (Supp) 236.
- Basurco, B., Abellan, E., 1999. Finfish Species diversification in the context of Mediterranean marine fish farming development. In: Abellan, E., and Basurco, B., (Eds) *Options méditerranéennes. SERIE B: Etudes et recherches Numero 24. Marine Finfish Species Diversification: Current Situation and Prospects in Mediterranean Aquaculture.* C.I.H.E.A.M., Zaragoza, Spain, pp. 9-25.
- Basurco, B., Larrazabal, G., 2000. Marine fish farming in Spain. in: Muir, J., Basurco, B. (Eds.), *Mediterranean offshore mariculture. Cahiers Options Méditerranéennes, CIHEAM-IAMZ, Zaragoza*, pp. 45-56.
- Bathelt, D., 1970. Experimentelle und vergleichend morphologische Untersuchungen am visuellen system von teleostiern. *Zool Jb Anat.* 87, 402-407.
- Batty, R.S., Hoyt, R.D., 1995. The role of sense organs in the feeding behaviour of juvenile sole and plaice. *J. Fish Biol.* 47, 931-939.
- Batty, R.S., Blaxter, J.H.S., Libby, D.A., 1986. Herring (*Clupea harengus*) filter-feeding in the dark. *Mar. Biol.* 91, 371-375.
- Bauchot, M.L., Hureau, J.C., 1986. Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. In: P.J. Whitehead, M.L. Bauchot, J.C. Hureau, J. Nielsen and E. Tortonese (Eds). II. UNESCO, Paris, pp. 883-907.
- Bautista, M.N., De la Cruz, M.C., 1988. Linoleic $\omega 6$ and linolenic $\omega 3$ acids in the diet of fingerling milkfish (*Chanos chanos*) Forsskal. *Aquaculture.* 71, 347-358.
- Beaudet, L., Browman, H.I., Hawryshyn, C.W., 1993. Optic nerve response and retinal structure in rainbow trout of different sizes. *Vision Res.* 33, 1739-1746.
- Beaudet, L., Novales Flamarique, I., Hawryshyn, C.W., 1997. Cone photoreceptor topography in the retina of sexually mature Pacific salmonid fishes. *J. Comp. Neurol.* 383, 49-59.
- Beccaria, C., Diaz, J.P., Connes, R., Chatain, B., 1991. Organogenesis of the exocrine pancreas in the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., reared extensively and intensively. *Aquaculture.* 99, 339-354.
- Bennett, H.S., Wyrick, A.D., Lee, S.W., McNeil, J.H., 1976. Science and art in preparing tissues embedded in plastic for light microscopy, with special reference to glycol methacrylate, glass knives, and simple stains. *Stain Technology.* 51, 71-94.
- Bergh, O., Naas, K.E., Harboe, T., 1994. Shift in the intestinal microflora of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae during first feeding. *Can J Fish Aquat Sci.* 51, 1899-1903.
- Bibiloni, G., Cladera, A., Gomila, M.A., Massuti, S., Zaratiegui, I., 1993. A small-scale experiment on rearing of *Dentex dentex*. In: M. Canillo, L. Dahle, J. Morales, P. Sorgeloos, N. Svennevig and J. Wyban (Compilers), *From Discovery to Commercialization*, European Aquaculture Society, Spec. Publ. No. 19, Oostende, Belgium, p. 317.
- Bielek, E., 2002. Rodlet cells in teleosts: new ultrastructural observations on the distribution of the cores in trout (*Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta* L.). *J Submicr Cytol Path.* 34, 271-278.
- Bisbal, G.A., Bengston, D.A., 1995. Development of the Digestive Tract in Larval *Summer flounder*. *J. Fish Biol.* 47, 277-291.
- Blaxter, J.H.S., 1969. Development: eggs and larvae. in: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.), *Fish Physiology* Academic Press, NY, pp. 177-252.

- Blaxter, J.H.S., 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *T Am Fish Soc.* 115, 98-114.
- Blaxter, J.H.S., Jones, M.P., 1967. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 47, 877 -697.
- Blaxter, J.H.S., Staines, M., 1970. Pure cone retinae and retinomotor responses in larval teleosts. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 50, 449-460.
- Boehlert, G.W., 1979. Retinal development in postlarval through juvenile *Sebastes diploproa*: adaptations to a changing photic environment. *Rev Can Biol.* 38, 265-280.
- Boehlert, G.W., Morgan, J.B., 1985. Turbidity enhances feeding abilities of larval *Pacific herring, Clupea harengus pallasii*. *Hydrobiology.* 123, 161-170.
- Boisclair, D., Leggett, W.C., 1989. Among-population variability of fish growth: II. Influence of prey type. *Can J Fish Aquat Sci.* 46, 468-482.
- Bond, C.E., 1996. *Biology of Fishes*, 2nd Edition. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA.
- Boulhic, M., Gabaudan, J., 1992. Histological study of the organogenesis of the digestive system and swim bladder of the *Dover sole, Solea solea* (Linnaeus 1758). *Aquaculture.* 102, 373-396.
- Bowmaker, J.K., 1990. Visual pigments of fishes. In *The visual system of fish*. Douglas R.H. and Djamgoz, M.B.A., (Eds). Chapman and Hall, New York. 81-107.
- Bowmaker, J.K., Kunz, Y.W., 1985. The visual pigments of the weever fish, *Trachinus vipera*. A microspectrophotometric study. *Exp Biol.* 44, 139-145.
- Bowmaker, J.K., Kunz, Y.W., 1987. Ultraviolet receptors, tetrachromatic colour vision and retinal mosaics in the brown trout (*Salmo trutta*): Age-dependent changes. *Vision Res.* 27.
- Bowmaker, J.K., Govardovskii, V.I., Shukolyukov, S.A., Zueva, L.V., Hunt, D.M., Sideleva, V.G., Smirnova, O.G., 1994. Visual pigments and the photic environment: the cottoid fish of Lake Baikal. *Vision Res.* 34, 591-605.
- Božić, F., Srebočan, E., Kozarić, Z., 2001. Starvation- induced pathobiology in the gut of carp (*Cyprinus carpio* L.). *Berl. Münch. Tierärztl. Wschr.* 114, 134-138.
- Breck, J.E., Gitter, M.J., 1983. Effect of fish size on the reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*) sunfish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science.* 40, 162-167.
- Breitbart, D.L., 1988. Effects of turbidity on prey consumption by striped bass larvae. *T Am Fish Soc.* 117, 72-77.
- Bristow, B.T., Summerfelt, R.C., 1994. Performance of larval walleye cultured intensively in clear and turbid water. *J World Aquacult Soc.* 25, 454-464.
- Bristow, B.T., Summerfelt, R.C., Clayton, R.D., 1996. Comparative performance of intensively cultured larval walleye in clear, turbid, and coloured water. *Prog Fish Cult.* 58, 1-10.
- Britt, L.L., Loew, E.R., McFarland, W.N., 2001. Visual pigments in the early life stages of pacific northwest marine fishes. *The Journal of Experimental Biology.* 204, 2581-2587.
- Brooks, S., Tyler, C.R., Sumpter, J.P., 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? *Rev. Fish. Biol. Fish.* 7, 387-416.

- Browman, H.I., O'Brien, W.J., 1992. Foraging and prey search behaviour of golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*) larvae. *Can J Fish Aquat Sci.* 49, 813-819.
- Browman, H.I., Novales Flamarique, I., Hawryshyn, C.W., 1994. Ultraviolet photoreception contributes to prey search behaviour in two species of zooplanktivorous fishes. *J. Exp. Biol.* 186, 187-198.
- Browman, H.I., Gordon, W.C., Evans, B.I., O'Brien, W.J., 1990. Correlation between Histological and Behavioral Measures of Visual-Acuity in a Zooplanktivorous Fish, the White Crappie (*Pomoxis-Annularis*). *Brain Behav Evolut.* 35, 85-97.
- Brown, L.R., Larsen, J., Fischlowitz-Roberts, B., 2002. The earth policy reader. W W., Norton and Company (Eds). Earth new policy institute New York-London, 303p.
- Buddington, R.K., Diamond, J.M., 1989. Ontogenetic development of intestinal nutrient transporters. *Annu Rev Physiol.* 51, 601-617.
- Buddington, R.K., Krogdahl, A., Bakke-McKellep, A.M., 1997. The intestines of carnivorous fish: structure and functions and relations with diet. *Acta Physiol Scand.* 161, 67-80.
- Busch, A., 1996. Transition from endogenous to exogenous nutrition: larval size parameters determining the start of external feeding and size of prey ingested by Ruegen spring herring *Clupea harengus*. *Marine Ecology Progress Series.* 130, 39-46.
- Caballero, M.J., López-Calero, G., Socorro, J., Roo, F.J., Izquierdo, M.S., Fernández, A.J., 1999. Combined effect of lipid level and fish meal quality on liver histology of gilthead seabream *Sparus aurata*. *Aquaculture.* 179, 277-290.
- Cameron, D.A., Pugh, E.N., 1991. Double cones as a basis for a new type of polarization vision in vertebrates. *Nature.* 353, 161-164.
- Cantino, D., Marchiafava, P.L., Strettoi, E., Strobbia, E., 1986. Subsurface cisternae in retinal double cones. *Journal of Submicroscopical Cytology.* 18, 559-566.
- Cara, J.B., Moyano, F.J., Cardenas, S., Fernandez-Diaz, C., Yufera, M., 2003. Assessment of digestive enzyme activities during larval development of white bream. *J. Fish Biol.* 63, 48-58.
- Carvalho, P.S.M., Noltie, D.B., Tillitt, D.E., 2004. Biochemical, histological and behavioural aspects of visual function during early development of rainbow trout. *J. Fish Biol.* 64, 833-850.
- Champalbert, G., Macquart-Moulin, C., Patriti, G., Chiki, D., 1991. Ontogenic variations in the phototaxis of larval and juvenile sole *Solea solea* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 149, 207-225.
- Chaturvedi, L., Gupta, R.K.D., 1976. Studies on the morphology and histology of the digestive tract of *Bagarius bagarius* (Ham). *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch.* 122, 636-645.
- Chatzifotis, S., Papadakis, A.E., Divanach, P., 2005. Effect of dietary water on growth of dentex *Dentex dentex*. *Fisheries Sci.* 71, 1243-1248.
- Chatzifotis, S., Panagiotidou, M., Papaioannou, N., Pavlidis, M., Nengas, I., Mylonas, C.C., 2010. Effect of dietary lipid levels on growth, feed utilization, body composition and serum metabolites of meagre (*Argyrosomus regius*) juveniles. *Aquaculture.* 307, 65-70.
- Checkley, D.M., 1982. Selective feeding by Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae on zooplankton in natural assemblages. *Marine Ecology Progress Series.* 9, 245-253.

- Chen, B.N., Qin, J.G., Kumar, M.S., Hutchinson, W., Clarke, S., 2006. Ontogenetic development of the digestive system in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae. *Aquaculture*. 256, 489-501.
- Clement, P., 1987. Movements in rotifers: correlations of ultrastructure and behavior. *Hydrobiologia*. 147, 339-359.
- Cobcroft, J.M., Pankhurst, P.M., Hart, P.R., Battalene, S.C., 2001. The effects of light intensity and algae-induced turbidity on feeding behaviour of larval striped trumpeter. *J. Fish Biol.* 59, 1181-1197.
- Collin, S.P., 1999. Behavioural ecology and retinal cell topography. In Archer, S. N., Djamgoz, M. B. A., Loew, E. R., Partridge, J. C. and Vallerga, S. (Eds): *Adaptive Mechanisms in the Ecology of Vision*, pp. 509-535. Kluwer, Dordrecht, Boston, London.
- Collin, S.P., Pettigrew, J.D., 1988a. Retinal topography in reef teleosts. I. Some species with well-developed areae but poorly developed streaks. *Brain, Behavior and Evolution*. 31, 269-282.
- Collin, S.P., Pettigrew, J.D., 1988b. Retinal topography in reef teleosts. II. Some species with prominent horizontal streaks and high-density areae. *Brain, Behavior and Evolution* 31, 283-295.
- Collin, S.P., Hoskins, R.V., Partridge, J.C., 1998. Seven retinal specializations in the tubular eye of the deep-sea pearleye, *Scopelarchus michaelisarsi*: a case study in visual optimization. *Brain, Behavior and Evolution*. 51, 291-314.
- Collyer, C.E., 1997. Exaggeration of the important: How the eye sees edges. *Maritimes*. 39, 4-5.
- Company, R., Caldach-Giner, J.A., Perez-Sanchez, J., Kaushik, S.J., 1999. Protein sparing effect of dietary lipids in common dentex (*Dentex dentex*): a comparative study with sea bream (*Sparus aurata*) and sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat. Living Resour.* 12, 23-30.
- Copeland, D.E., 1980. Functional vascularization of the teleost eye. In: Zadunaisky, J.A., Davson, H., (ed.). *Current Topics in Eye Research*. Volume 3, Academic Press, New York, London., 219-280.
- Cote, R.H., 2008. The cGMP Signaling Pathway in Retinal Photoreceptors and the Central Role of Photoreceptor Phosphodiesterase (PDE6). *Ophthalmology Research: Visual Transduction and Non-Visual Light Perception*. Tombran-Tink, J., and Barnstable, C.J., (Eds). Humana Press, Totowa, 141-169.
- Coughlin, D.J., 1991. Ontogeny of feeding behaviour on first feeding Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can J Fish Aquat Sci.* 48, 1896-1904.
- Cox, E.S., Pankhurst, P.M., 2000. Feeding behaviour of greenback flounder larvae, *Rhombosolea tapirina* (Gunther) with differing exposure histories to live prey. *Aquaculture*. 183, 285-297.
- Crespo, S., Grau, A., Padros, F., 1990. Epitheliocystis Disease in the Cultured Amberjack, *Seriola-Dumerili* Risso (Carangidae). *Aquaculture*. 90, 197-207.
- Crespo, S., de Mateo, M.M., Santamaria, C.A., Sala, R., Grau, A., Pastor, E., 2001. Histopathological observations during larval rearing of common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae). *Aquaculture*. 192, 121-132.
- Cummings, N.J., Turner, S.C., McClellan, D.B., Legault, C.M., 1999. Atlantic Greater Amberjack Abundance Indices from Commercial Handline and Recreational Charter, Private, and Headboat Fisheries Through Fishing Year 1997. National Oceanic and Atmospheric Sciences, Miami, Florida. 77 pp.
- D'ancona, U., 1949. Il differenziamento della gonade e l'inversione sessuale degli Sparidi. *Archivio di Oceanografia e Limnologia*. 6, 97-163.

- Dabrowski, K., Bardega, R., 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture*. 40, 41-46.
- Deary, A., Burnside, B., 1986. Dopaminergic regulation of cone retinomotor movement in isolated Teleost retinas: I. Induction of cone contraction is mediated by D-2 receptors. *J Neurochem*. 46, 1006-1021.
- Deplano, M., Connes, R., Diaz, J.P., Barnabé, G., 1991. Variation in the absorption of macromolecular proteins in larvae of the sea bass *Dicentrarchus labrax* during transition to the exotrophic phase. *Mar. Biol.* 110, 29-36.
- Dezfuli, B.S., Capuano, S., Manera, M., 1998. A description of rodlet cells from the alimentary canal of *Anguilla anguilla* and their relationship with parasitic helminths. *J. Fish Biol.* 53, 1084-1095.
- Dezfuli, B.S., Simoni, E., Rossi, R., Manera, M., 2000. Rodlet cells and other inflammatory cells of *Phoxinus phoxinus* infected with *Raphidascaris acus* (Nematoda). *Dis Aquat Organ.* 43, 61-69.
- Dezfuli, B.S., Giari, L., Simoni, E., Palazzi, D., Manera, M., 2003. Alteration of rodlet cells in chub caused by the herbicide Stam® M-4 (Propanil). *J. Fish Biol.* 63, 232-239.
- Diaz, A.O., García, A.M., Figueroa, D.E., Goldemberg, A.L., 2008. The Mucosa of the Digestive Tract in *Micropogonias furnieri*: A Light and Electron Microscope Approach. *Anatomia, Histologia, Embryologia*. 37, 251-256.
- Diaz, J.-P., Mani-Ponset, L., Blasco, C., Connes, R., 2002. Cytological detection of the main phases of lipid metabolism during early post embryonic development in three teleost species: *Dicentrarchus labrax*, *Sparus aurata* and *Stizostedion lucioperca*. *Aquat. Living Resour.* 15, 169-178.
- Diaz, J.P., Connes, R., 1991. Development of liver of the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. (teleost, fish): II. Hepatocyte differentiation. *Biol. Struct. Morphol.* 3, 57-65.
- Diaz, J.P., Guyot, E., Vigier, S., Connes, R., 1997. First events in lipid absorption during post-embryonic development of the anterior intestine in gilt-head seabream. *J. Fish Biol.* 51, 180-192.
- Divanach, P., 1985. Contribution a la Biologie et l'élevage de 6 Sparides Méditerranéens: *Sparus aurata*, *Diplodus sargus*, *Diplodus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Lithognathus mormyrus*, *Puntazzo puntazzo* (Poissons Teleostéens). Thes d'etat, Université des Sciences et Techniques de Languedoc, 479 p.
- Divanach, P., Kentouri, M., 2000. Hatchery techniques for specific diversification in Mediterranean finfish larviculture. In. Recent advances in Mediterranean aquaculture finfish species diversification. CIHEAM, Instituto Agronomico de Zaragoza, Zaragoza Spain. Cahiers Options Méditerranéennes, vol. 47, pp. 75-87.
- Domeneghini, C., Straini, R.P., Veggetti, A., 1998. Gut glycoconjugates in *Sparus aurata* L. (Pisces, Teleostei). A comparative histochemical study in larval and adult ages. *Histol Histopathol.* 13, 359-372.
- Domeneghini, C., Arrighi, S., Radaelli, G., Bosi, G., Mascarello, F., 1999. Morphological and histochemical peculiarities of the gut in the white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Eur J Histochem.* 43, 135-145.
- Douglas, R.H., 1982. An endogenous crepuscular rhythm of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) photomechanical movements. *J. Exp. Biol.* 96, 377-388.

- Douglas, R.H., Wagner, H.J., 1982. Endogenous patterns of photomechanical movements in teleosts and their relation to activity rhythms. *Cell Tissue Res.* 226, 133-144.
- Douglas, R.H., Hawryshyn, C.W., 1990. Behavioural studies of fish vision: an analysis of visual capabilities. *The visual system of fish*, Chapman and Hall, New York.
- Douglas, R.H., Partridge, J.C., Marshall, N.J., 1998. The Eyes of Deep-Sea Fish I: Lens Pigmentation, Tapeta and Visual Pigments. *Progress in Retinal and Eye Research.* 17, 597 - 636.
- Downing, G., Litvak, M.K., 2001. The effect of light intensity and spectrum on the incidence of first feeding by larval haddock. *J. Fish Biol.* 59, 1566-1578.
- Downing, J.E.G., Djamgoz, M.B.A., Bowmaker, J.K., 1986. Photoreceptors of cyprinid fish: morphological and spectral characteristics. *Journal of Comparative Physiology A.* 159, 859-868.
- Drenner, R.W., Strickler, J.R., O'Brien, W.J., 1978. Capture probability: The role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J Fish Res Board Can.* 35, 1370-1373.
- Duncan, N., Estevez, A., Padros, F., Aguilera, C., Montero, F.E., Norambuena, F., Carazo, I., Carbo, R., Mylonas, C.C., 2008. Acclimation to captivity and GnRH α -induced spawning of meagre (*Argyrosomus regius*). *Cybium.* 32, 332-333.
- Easter Jr., S.S., 1975. Retinal specialisations for aquatic vision: theory and facts. In: *Vision in fishes*. Ali, M. A., (Ed). Plenum Press, London., 609-617.
- Easter, S.S.J., 1992. Retinal growth in foveated teleosts: Nasotemporal asymmetry keeps the fovea in temporal retina. *The Journal of Neuroscience.* 12, 2381-2392.
- Easter, S.S.J., R., J.P., Baumann, L., 1977. Growth of the adult goldfish eye. 1. Optics. *Vision Res.* 17, 469-476.
- Efthimiou, S., 1996. Performance of juvenile and on-growing common dentex (*Dentex dentex*, L. 1758, Sparidae) in relation to nutrition under culture. 286. 1-123, .
- Efthimiou, S., Divanach, P., Rosenthal, H., 1994. Growth, Food Conversion and Agonistic Behavior in Common Dentex (*Dentex dentex*) Juveniles Fed on Pelleted Moist and Dry Diets. *Aquat. Living Resour.* 7, 267-275.
- Eggers, D.M., 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology.* 58, 46-59.
- Ehrlich, K.F., Blaxter, J.H.S., Pemberton, R., 1976. Morphological and histological changes during the growth and starvation of herring and plaice larvae. *Mar. Biol.* 35, 105-118.
- Elbal, M.T., García Hernández, M.P., Lozano, M.T., Agulleiro, B., 2004. Development of the digestive tract of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). Light and electron microscopic studies. *Aquaculture.* 234, 215-238.
- Endler, J.A., 1992. Signals, signal conditions and the direction of evolution. *Am Nat.* 139, 125-153.
- Endler, J.A., 1993. Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences.* 340, 215-225.
- Engström, K., 1958. On the cone mosaic in the retina of *Parus major*. *Acta Zool (Stockh).* 39, 65-69.
- Engström, K., 1963. Cone types and cone arrangements in teleost retinæ. *Acta Zool-Stockholm.* 44, 179-243.

- Ennis, S., Kunz, Y.W., 1984a. Myeloid bodies in the pigment epithelium of a teleost embryo, the viviparous *Poecilia reticulata*. Cell Biology International Reports. 8, 1029-1039.
- Epp, R.W., Lewis, J., W. M., 1979. Sexual dimorphism in *Brachionus plicatilis* (Rotifera): evolutionary and adaptive significance. Ecology. 33, 919-928.
- Espinosa, F.J., Tomas, A., Perez, L.M., Balasch, S., Jover, M., 2003. Growth of dentex fingerlings (*Dentex dentex*) fed diets containing different levels of protein and lipid. Aquaculture. 218, 479-490.
- Evans, B.I., Fernald, R.D., 1990. Metamorphosis and fish vision. J Neurobiol. 21, 1037-1052.
- Faillace, M.P., Julian, D., Korenbrot, J.I., 2002. Mitotic Activation of Proliferative Cells in the Inner Nuclear Layer of the Mature Fish Retina: Regulatory Signals and Molecular Markers. J Comp Neurol. 451, 127-141.
- FAO, 2010. Studies and Reviews. General fisheries commission for the Mediterranean. Synthesis of Mediterranean marine finfish aquaculture - a marketing and promotion strategy. Rome, no. 88, 198 p.
- Fernald, R.D., 1985. Growth of the teleost eye: novel solutions to complex constraints. Environ Biol Fish. 13, 119-129.
- Fernald, R.D., 1988. Aquatic adaptations of fish eyes. In: Atema, J., Fay, R.R., Popper A.N., and Tavolga, W.N. (eds.). Sensory Biology of Aquatic Animals, Springer-Verlag, New York., pp. 435-485.
- Fernald, R.D., 1989. Fish Vision. In Development of the Vertebrate Retina. Finlay, B. A. and D. R. Sengelaub (Eds). Plenum press, New York. 247-265.
- Fernald, R.D., 1991. Teleost vision: Seeing while growing. The journal of experimental zoology supplement. 5, 167-180.
- Fernald, R.D., 1993. Vision. In: Evans, D.H., (Ed). The Physiology of Fishes, CRC Press, Boca Raton, FL, USA, pp. 161-190.
- Fernald, R.D., Wright, S.E., 1983. Maintenance of optical quality during crystalline lens growth. Nat Genet. 901, 618-670.
- Fernández-Palacios, H., Izquierdo, M.S., Robaina, L., Valencia, A., Salhi, M., Vergara, J., 1995. Effect of n-3 HUFA level in broodstock diets on eggs quality of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.). Aquaculture. 132, 325-337.
- Fischer, W., 1973. Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et mer Noire, Zone de Pêche 37. Vol. II: Vertébrés. FAO, Rome.
- Fischer, W., 1978. FAO species identification sheets for fishery purposes, western central Atlantic (fishing area 31), Vol. II. Marine Resources Services, Fishery Resources And Environment Division, FAO Fisheries Department, Rome.
- Fishelson, L., Becker, K., 1999. Rodlet Cells in the Head and Trunk Kidney of the Domestic Carp (*Cyprinus carpio*): Enigmatic Gland Cells or Coccidian Parasites? Naturwissenschaften. 86, 400-403.
- Fishelson, L., Delarea, Y., Zverdling, A., 2004. Taste bud form and distribution on lips and in the oropharyngeal cavity of cardinal fish species (Apogonidae, Teleostei), with remarks on their dentition. J Morphol. 259, 316-327.
- Fisher, W., Bauchot, M.L., Schneider, M., 1987. Fiche FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. (Rev. 1). Méditerranée et Mer Noire Zone de pêche 37. FAO Project GCP/INT/422/EEC, 1529 pp.
- Fortier, L., Harris, R., 1989. Optimal foraging and density-dependent competition in marine fish larvae. Marine Ecology Progress Series. 51, 19-33.

- Franicevic, V., 1991. Preliminary results on the larval rearing of common dentex, *Dentex dentex* (Linnaeus, 1758). In: N. de Pauw and J. Joyce (Compilers), Aquaculture and Environment. Spec. Publ. No. 14, European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, pp. 106-107.
- Fuiman, L.A., Delbos, B.C., 1998. Developmental changes in visual sensitivity of red drum, *Sciaenops ocellatus*. Copeia, 936-943.
- García-Ortega, A., Abdo, I., Hernandez, C., 2003. Weaning of bullseye puffer (*Sphoeroides annulatus*) from live food to microparticulate diets made with decapsulated cysts of Artemia and fishmeal. Aquacult Int. 11, 183-194.
- García Hernández, M.P., Lozano, M.T., Elbal, M.T., Agulleiro, B., 2001a. Development of the digestive tract of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L). Light and electron microscopic studies. Anat Embryol. 204, 39-57.
- García Hernández, M.P., Lozano, M.T., Elbal, M.T., Agulleiro, B., 2001b. Development of the digestive tract sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Light and electron microscopic studies. Anat Embryol. 173, 1- 19.
- Gardner, M.L.G., 1984. Intestinal assimilation of intact peptides and proteins from the diet - a neglected field? Biol. Rev. 59, 289-331.
- Gauld, D.T., 1959. Swimming and feeding in crustacean larvae: the nauplius larva. Proceedings of the Zoological Society of London 132, 31-50.
- Gibson, R.N., Ezzi, I.A., 1985. Effect of particle concentration on filter- and particulate-feeding in the herring *Clupea harengus*. Mar. Biol. 88, 109-116.
- Gibson, R.N., Ezzi, I.A., 1990. Relative importance of prey size and concentration in determining the feeding behaviour of the herring *Clupea harengus*. Mar. Biol. 107, 357-362.
- Gimenez, G., Estevez, A., Lahnsteiner, F., Zecevic, B., Bell, J.G., Henderson, R.J., Pinera, J.A., Sanchez-Prado, J.A., 2006. Egg quality criteria in common dentex (*Dentex dentex*). Aquaculture. 260, 232-243.
- Gisbert, E., Doroshov, S.I., 2003. Histology of the developing digestive system and the effect of food deprivation in larval green sturgeon (*Acipenser medirostris*). Aquat. Living Resour. 16, 77-89.
- Gisbert, E., Piedrahita, R.H., Conklin, D.E., 2004. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. Aquaculture. 232, 455-470.
- Gisbert, E., Giménez, G., Fernández, I., Kotzamanis, Y., Estévez, A., 2009. Development of digestive enzymes in common dentex *Dentex dentex* during early ontogeny. Aquaculture. 287, 381-387.
- Glamuzina, B., Jugdujakovic, J., Katavic, I., 1989. Preliminary Studies on Reproduction and Larval Rearing of Common Dentex, *Dentex-Dentex* (Linnaeus-1758). Aquaculture. 77, 75-84.
- Godino, C., Santiago, A., Santamaria, J., 1990. Estudio histopatológico de las alteraciones producidas en hígado de doradas (*Sparus aurata*) alimentadas con piensos almacenados a diferentes temperaturas. III Congreso Nacional Acuicultura, 715-720.
- Gomahr, A., Palzenberg, M., Kotrschal, K., 1992. Density and distribution of external taste buds in cyprinids. Env Biol Fishes. 33, 125-134.
- Gordon, A.K., Hecht, T., 2002. Histological studies on the development of the digestive system of the clownfish *Amphiprion percula* and the time of weaning. J Appl Ichthyol. 18, 113-117.
- Govoni, J.J., Hoss, D.E., Chester, A.J., 1983. Comparative feeding of three species of larval fishes in the northern Gulf of Mexico: *Brevoortia patronus*, *Leiostomus*

- xanthurus*, and *Micropogonias undulatus*. Marine Ecology Progress Series. 13, 189-199.
- Govoni, J.J., Ortner, P.B., Al-Yamani, F., Hill, L.C., 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. Marine Ecology Progress Series. 28, 175-183.
- Grünberg, V.W., Hager, G., 1978. Zur Ultrastruktur der 'Stäbchendrüsenzellen' im Bulbus Arteriosus des Karpfen, *Cyprinus carpio* L. (Pisces, Cyprinidae). Anat Anzeiger. 143, 277-290.
- Grau, A., 1992. Aspectos Histológicos, ciclo reproductory principales procesos patológicos de *Seriola dumerili*, Risso 1810 (Carangidae). PhD Thesis, Facultat de Veterinaria, Universitat Autònoma, Barcelona.
- Grau, A., Crespo, S., 1991. Epitheliocystis in the Wild and Cultured Amberjack, *Seriola dumerili* Risso - Ultrastructural Observations. Aquaculture. 95, 1-6.
- Grau, A., Crespo, S., Riera, F., Pou, S., Sarasquete, M.C., 1996. Oogenesis in the amberjack *Seriola dumerili* Risso, 1810. An histological, histochemical and ultrastructural study of oocyte development. Sci Mar. 60, 391-406.
- Grau, A., Crespo, S., Pastor, E., Gonzalez, P., Carbonell, E., 2003. High infection by *Zeuxapta seriolae* (Monogenea: Heteraxinidae) associated with mass mortalities of amberjack *Seriola dumerili* Risso reared in sea cages in the Balearic Islands (western Mediterranean). B Eur Assoc Fish Pat. 23, 139-142.
- Green, B.S., McCormick, M.I., 1999. Influence of larval feeding history on the body condition of *Amphiprion melanopus*. J. Fish Biol. 55, 1273-1289.
- Gregory, R.S., 1990. Effects of turbidity on benthic foraging of and predation risk of juvenile chinook salmon. In: Effects of dredging on anadromous Pacific coast fishes. Editor: Simenstad, C. A. Washington Sea Grant Program, Seattle.
- Griffiths, D., 1975. Prey availability and the food of predators. Ecology. 56, 1209-1214.
- Griffiths, M.H., Heemstra, P.C., 1995. A contribution to the taxonomy of the marine fish genus *Argyrosomus* (Perciformes: Sciaenidae), with description of two new species from Southern Africa. Ichthyological Bulletin. 65, 1-40.
- Grigoryan, E.N., 2003. Retina of Vertebrates: An Internal Cell Reserve for Regeneration. Russ J Dev Biol. 34, 347-359.
- Gulbrandsen, J., Lein, I., Holmefjord, I., 1996. Effects of light administration and algae on first feeding of Atlantic halibut larvae, *Hippoglossus hippoglossus* (L.). Aquac Res. 27, 101-106.
- Guma'a, S.A., 1982. Retinal development and retinomotor responses in perch, *Perca fluviatilis* L. J. Fish Biol. 20, 611-618.
- Gupta, B.J., 1989. The relationship of mucoid substances and ion and water transport, with new data on intestinal goblet cells and a model for gastric secretion. Symposia of the Society for Experimental Biology. 43, 81-110.
- Hagedorn, M., Fernald, R.D., 1992. Retinal growth and cell addition during embryogenesis in the teleost, *Haplochromis burtoni*. The Journal of comparative neurology. 321, 193-208.
- Hagedorn, M., Mack, A.F., Evans, B., Fernald, R.D., 1998. The embryogenesis of rod photoreceptors in the teleost fish retina, *Haplochromis burtoni*. Dev Brain Res. 108, 217-227.
- Hairston, N.G.J., Kao, T.L., Easter, S.S.J., 1982. Fish vision and the detection of planktonic prey. Science. 218, 1240-1242.
- Hall, T.E., Smith, P., Johnston, I.A., 2004. Stages of development in the Atlantic cod *Gadus morhua*. J Morphol. 259, 255-273.

- Hamasaki, K., Tsuruoka, K., Teruya, K., Hashimoto, H., Hamada, K., Hotta, T., Mushiake, K., 2009. Feeding habits of hatchery-reared larvae of greater amberjack *Seriola dumerili*. *Aquaculture*. 288, 216-225.
- Hamlin, H.J., Von Herbing, I.H., Kling, L.J., 2000. Histological and morphological evaluations of the digestive tract and associated organs of haddock throughout post-hatching ontogeny. *J. Fish Biol.* 57, 716-732.
- Hansen, M.J., Wahl, D.H., 1981. Selection of small *Daphnia pulex* by yellow perch fry in Oneida Lake New York. *T Am Fish Soc.* 110, 64-71.
- Hanson, C.H., Walton, C.P., 1990. Potential effects of dredging activity on early life stages of striped bass (*Morone saxatilis*) in the San Francisco Bay area. In: *Effects of dredging on anadromous Pacific coast fishes*. Editor: Simenstad, C. A. Washington Sea Grant Program, Seattle. 160pp.
- Hara, T.J., 1994. Olfaction and gustation in fish: an overview. *Acta Physiol Scand.* 152, 207-217.
- Harache, Y., 2001. Development and diversification issues in aquaculture. A historical and dynamic view of fish culture diversification. In: Paquotte, P., Mariojous, C., Young, J., (Eds.), *Seafood market studies for the introduction of new aquaculture products*, CIHEAM, Instituto Agronomico de Zaragoza, Spain. *Cahiers Options Méditerranéennes*, vol. 59, pp. 15-23. .
- Hart, P.R., Purser, G.J., 1996. Weaning of hatchery-reared greenback flounder (*Rhombosolea tapirina* Günther) from live to artificial diets: Effects of age and duration of the changeover period. *Aquaculture*. 145, 171-181.
- Helvik, J.V., Drivenes, O., Harboe, T., Seo, H.-C., 2001. Topography of different photoreceptor cell types in the larval retinae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *J. Exp. Biol.* 204, 2553-2559.
- Heming, T.A., Buddington, R.K., 1988. Yolk Absorption in Embryonic and Larval Fishes. in: Hoar, W.S., Randall, D.J. (Eds.), *Fish Physiology*. Academic Press, pp. 407-446.
- Higgs, D.M., Fuiman, L.A., 1996. Ontogeny of visual and mechanosensory structure and function in atlantic Menhaden *Brevoortia tyrannus*. *The Journal of Experimental Biology* 199, 2619-2629.
- Higgs, D.M., Fuiman, L.A., 1998. Associations between sensory development and ecology in three species of clupeoid fish. *Copeia*, 133-144.
- Hinton, D.E., 1994. *Aquatic Toxicology: Molecular, Biochemical and Cellular Perspectives*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Hirata, Y., Hamasaki, K., Imai, A., Teruya, K., Iwasaki, T., Hamada, K., Mushiake, K., 2009. Effects of different photoperiods and water temperatures on survival, growth, feeding and initial swim bladder inflation of greater amberjack *Seriola dumerili* larvae. *Nippon Suisan Gakk.* 75, 995-1003.
- Hirayama, T., Kawano, F., Hirazawa, N., 2009. Effect of *Neobenedenia girellae* (Monogenea) infection on host amberjack *Seriola dumerili* (Carangidae). *Aquaculture*. 288, 159-165.
- Hisatomi, O., Satoh, T., Barthel, L.K., Stenkamp, D.L., Raymond, P.A., Tokunaga, F., 1996. Molecular cloning and characterization of the putative ultraviolet-sensitive visual pigment of goldfish. *Vision Res.* 36, 933-939.
- Hossain, A.M., Dutta, H.M., 1998. Assessment of structural and functional similarities and differences between caeca of the bluegill. *J. Fish Biol.* 53, 1317-1323.

- Humbert, W., Kirsch, R., Meister, M.F., 1984. Scanning electron microscopic study of the oesophageal mucous layer in the eel, *Anguilla anguilla* L. J. Fish Biol. 25, 117-122.
- Hunter, J.R., 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy, *Engraulis mordax*. Fishery Bulletin US. 70, 821-838.
- Hunter, J.R., 1980. The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. in: Bardach, J.E., Magnuson, J.J., May, R.C., Reinhart, J.M. (Eds.), Fish behavior and its use in the capture and culture of fishes. ICLARM Conf. Proc. 5. Internat'l. Center for the Living Aquatic Resources Mgmt, Manila, Philippines, pp. 287-330.
- Hunter, J.R., 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. in: Lasker, R. (Ed.), Marine Fish Larvae, Morphology, ecology and relation to fisheries. Washington Sea Grant Program, Seattle and London, pp. 34-77.
- Hunter, J.R., Carol, S., 1976. Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull., US. 76, 847-855.
- Huse, I., 1993. First feeding larval sensory perception and behavioural programming: Implications for systems and procedures in culture. in: Walther, B.T., Fyhn, H.J. (Eds.), Physiology and Biochemical Aspects of Fish Development. Bergen niv., Norway, Bergen,, pp. 146-152.
- Huse, I., 1994. Feeding at different illumination levels in larvae of three marine teleost species: cod, *Gadus morhua* L., plaice, *Pleuronectes platessa* L., and turbot, *Scophthalmus maximus* (L.). Aquac Res. 25, 687-695.
- Iles, T.D., Sinclair, M., 1982. Atlantic herring: stock discreteness and abundance. Science. 215, 627-633.
- Ingle, D., 1971 Vision: The experimental analysis of visual behavior. Fish Physiology, Vol . V. Hoar W.S . Randall, D.J. (Eds.). Academic Press, New York., 59-77.
- Ishimaru, Y., Okada, S., Naito, H., Nagai, T., Yasuoka, A., Matsumoto, I., Abe, K., 2005. Two families of candidate taste receptors in fishes. Mech Develop. 122, 1310-1321.
- Iwai, T., Tanaka, M., 1968. The comparative study of the digestive tracts of teleost larvae-IV. Absorption of fat by the gut of halfbeak larvae. Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries. 34, 871-875.
- Izquierdo, M.S., 1996. Review article: essential fatty acid requirements of cultured marine fish larvae. Aquacult Nutr. 2, 183-191.
- Janssen, J., 1980. Alewives (*Alosa pseudoharengus*) and ciscoes (*Coregonus artedii*) as selective and non-selective planktivores. in: Kerfoot, W.C. (Ed.), Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. The University Press of New England, Hanover, pp. 580-586.
- Ji, R.X., Zou, W.Z., Hu, S.L., Yan, Q.P., 2008. Vaccination in three different ways against vibriosis of *Seriola dumerili* caused by *Vibrio hollisae*. Chin J Oceanol Limn. 26, 233-237.
- Job, S.D., Bellwood, D.R., 1996. Visual acuity and feeding in larval *Premnas biaculeatus*. J. Fish Biol. 48, 952-963.
- Johns, P.R., 1981. Growth of fish retinas. American Zootogist. 21, 447-458.
- Johns, P.R., 1982a. Formation of photoreceptors in larval and adult goldfish. J. Neurosci. 2, 178-198.
- Johns, P.R., 1982b. Formation of photoreceptors in larval and adult goldfish. Journal of Neurosciense. 2, 178-198.

- Johns, P.R., Easter, S.S., 1977. Growth of the adult goldfish eye. II. Increase in retinal cell number. *The journal of comparative neurology*. 176, 331-341.
- Johns, P.R., Fernald, R.D., 1981. Genesis of rods in the teleost fish retina. *Nature*. 293, 141-142.
- Johnston, D.D., Wildish, D.J., 1982. Effect of suspended sediment on feeding by larval herring (*Clupea harengus harengus* L.). *Environmental Contamination and Toxicology*. 29, 261-267.
- Jover, M., Garcia-Gomez, A., Tomas, A., De la Gandara, F., Perez, L., 1999. Growth of mediterranean yellowtail (*Seriola dumerilii*) fed extruded diets containing different levels of protein and lipid. *Aquaculture*. 179, 25-33.
- Jugdujakovic, J., Dulcic, J., Katavic, I., 1995. Embryonic and Yolk-Sac Larval Development of the Sparid Dentex (*Dentex*) Dentex (Linnaeus, 1758). *Fish Res.* 24, 91-97.
- Kaji, T., Tanaka, M., Takahashi, Y., Oka, M., Ishibashi, N., 1996. Preliminary observations on development of Pacific bluefin tuna *Thunnus thynnus* (Scombridae) larvae reared in the laboratory, with special reference to the digestive system. *Mar Freshwater Res.* 47, 261-269.
- Kapoor, B.G., Smit, H., Verighina, I.A., 1976. The Alimentary Canal and Digestion in Teleosts. in: Frederick, S.R., Maurice, Y. (Eds.), *Advances in Marine Biology*. Academic Press, pp. 109-239.
- Kawamura, G., Tsuda, R., Kumai, H., Ohashi, S., 1984. The visual cell morphology of *Pagrus major* and its adaptive changes with shift from pelagic to benthic habitats. *Bull Jap Soc Sci Fish.* 50, 1975-1980.
- Kawamura, G., Masuma, S., Tezuka, N., Koiso, M., Jimbo, T., Namba, K., 2003. Morphogenesis of sense organs in the bluefin tuna *Thunnus orientalis*. in: Browman, H.I., Skiftesvik, A.B. (Eds.), *The Big Fish Bang*. Institute of Marine Research, Bergen, Norway, pp. 123-135.
- Kentouri, M., 1985. Comportement larvaire de 4 Sparidés Méditerranéens en élevage : *Sparus aurata*, *Diplodus sargus*, *Lithognathus Mormyrus*, *Puntazzo puntazzo* (Poissons Téléostéens). Thèse de Doctorat ès Sciences. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, 492 p.
- Kentouri, M., Koumoundouros, G., Divanach, P., Steriotti, A., 1992. Development embryonnaire du Pagre, *Pagrus pagrus* et du Dente, *Dentex dentex* en Crete. *Rapp. Commun. Int. Mer. Medit.* 33, 384.
- Kentouri, M., Divanach, P., Stergioti, A., 2001. Mesocosm Technologies for marine finfish mariculture Interact Project. \E.C. and G.S.R.T. Video Production.
- Khadka, R.B., Rao, T.R., 1986. Prey size selection by common carp (*Cyprinus carpio* var. communis) larvae in relation to age and prey density. *Aquaculture*. 54, 89-96.
- Kim, B.G., Divakaran, S., Brown, C.L., Ostrowski, A.C., 2001. Comparative digestive enzyme ontogeny in two marine larval fishes: Pacific threadfin (*Polydactylus sexfilis*) and bluefin trevally (*Caranx melampygus*). *Fish Physiol Biochem.* 24, 225-241.
- Kislalioglu, M., Gibson, R.N., 1976. Some factors governing prey selection by the 15-spined stickleback, *Spinaehia spinachia* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25, 159-169.
- Kjørsvik, E., Reiersen, A.L., 1992. Histomorphology of the early yolk-sac larvae of the Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.)-an indication of the timing of functionality. *J. Fish Biol.* 41, 1-19.

- Kock, J.H., Stell, W.K., 1985. Formation of new rod photoreceptor synapses onto differentiated bipolar cells in goldfish retina. *Anat Record.* 211, 69-74.
- Kolkovski, S., 2001. Digestive enzymes in fish larvae and juveniles-implications and application to formulated diets. *Aquaculture.* 200, 181-201.
- Kolkovski, S., Arieli, A., Tandler, A., 1997a. Visual and chemical cues stimulate microdiet ingestion in sea bream larvae. *Aquacult Int.* 5, 527-536.
- Kolkovski, S., Koven, W., Tandler, A., 1997b. The mode of action of Artemia in enhancing utilization of microdiet by gilthead seabream *Sparus aurata* larvae. *Aquaculture.* 155, 193-205.
- Kolkovski, S., Curnow, J., King, J., 2004. Intensive rearing system for fish larvae research - I. Marine fish larval rearing system. *Aquac. Eng.* 31, 295-308.
- Kotrschal, K., Adam, H., Brandstatter, R., Junger, H., Zaunreiter, M., Goldschmid, A., 1990. Larval size constraints determine directional ontogenetic shifts in the visual system of teleosts. A mini-review. *Zeitschrift fuer Zoologische Systematik und Evolutionsforschung.* 28, 166-182.
- Koumoundouros, G., 1998. Ontogeny of functional morphology and quality criteria in larvae and juveniles of common dentex *Dentex dentex* (L. 1758), under rearing conditions. PhD Thesis, Biology Department, University of Crete, Heraklion. 155 p., in Greek with English summary.
- Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M., 1999a. Ontogeny and allometric plasticity of *Dentex dentex* (Ost: Sparidae) in rearing conditions. *Mar. Biol.* 135, 561-572.
- Koumoundouros, G., Divanach, P., Kentouri, M., 1999b. Osteological development of the vertebral column and of the caudal complex in *Dentex dentex*. *J. Fish Biol.* 54, 424-436.
- Koumoundouros, G., Carrillo, J., Divanach, P., Kentouri, M., 2004. The rearing of common dentex *Dentex dentex* (L.) During the hatchery and on-growing phases. *Aquaculture.* 240, 165-173.
- Kowalska, A., Zakeś, Z., Demska-Zakeś, K., 2006a. The impact of feeding on the results of rearing larval pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), with regard to the development of the digestive tract. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Fisheries*, 9, Issue 2. .
- Kramer, C.R., Potter, H., 2003. Rodlet cells in the posterior intestine of embryos and neonates of two poeciliid species. *J. Fish Biol.* 62, 1211-1216.
- Kunz, Y.W., 1987. Tracts of putative ultraviolet receptors in the retina of the two-year-old brown trout (*Salmo trutta*) and the Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Experientia.* 43, 2102-2104.
- Kunz, Y.W., 2004. *Developmental biology of Teleost fishes.* Dordrecht (the Netherlands): Springer. 636 p.
- Kunz, Y.W., 2006. Review of development and aging in the eye of teleost fish. *Neuroembryology and Aging.* 4, 31-60.
- Kunz, Y.W., Ennis, S., Wise, C., 1983. Ontogeny of the photoreceptors in the embryonic retina of the viviparous guppy, *Poecilia reticulata* P. (Teleostei). *Cell Tissue Res.* 230, 469-486.
- Kurokawa, T., Tanaka, H., Kagawa, H., Otha, H., 1996. Absorption of protein molecules by the rectal cells in eel larvae, *Anguilla japonica*. *Fisheries Sci.* 62, 832-833.
- Kusmic, C., Gualtieri, P., 2000. Morphology and spectral sensitivities of retinal and extraretinal photoreceptors in freshwater teleosts. *Micron.* 31, 183-200.

- Kusmic, C., Barsanti, L., Passarelli, V., Gualtieri, P., 1993. Photoreceptor morphology and visual pigment content in the pineal organ and in the retina of juvenile and adult trout, *Salmo irideus*. *Micron*. 24, 279-286.
- Kvenseth, A.M., Pittman, K., Helvik, J.V., 1996. Eye development in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*): differentiation and development of the retina from early yolk sac stages through metamorphosis. *Can J Fish Aquat Sci*. 53, 2524-2532.
- Laggis, A., Sfakianakis, D.G., Divanach, P., Kentouri, M., 2010. Ontogeny of the body skeleton in *Seriola dumerili* (Risso, 1810). *Ital J Zool*. 77, 303-315.
- Lagler, K.F., Bardach, J.E., Miller, R.R., Passino, D.R.M., 1977. *Ichthyology: The Study of Fishes* Second edition, ed. John Wiley and Sons, New York
- Lara, M.R., 1999. Sensory development in settlement-stage larvae of Caribbean labrids and scarids-a comparative study with implications for ecomorphology and life history strategies. Dissertation, College of William and Mary, 260 pp.
- Lara, M.R., 2001. Morphology of the eye and visual acuities in the settlement intervals of some coral reef fishes (Labridae, Scaridae). *Environ Biol Fish*. 62, 365-378.
- Lazo, J.P., Dinis, M.T., Holt, G.J., Faulk, C., Arnold, C.R., 2000. Co-feeding microparticulate diets with algae: toward eliminating the need of zooplankton at first feeding in larval red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Aquaculture*. 188, 339-351.
- Lazzari, A., 1991. Some notes to the aquaculture to the aquaculture development of the new mediterranean species: the yellowtail (*Seriola dumerilii*) Case and strategy to come. In: De Pauw, N., Joice, J., (Eds.). In *Aquaculture and the Environment*. European Aquaculture Society Special Publication, Dublin, Ireland. 14, 183-184.
- Lazzari, A., Barbera, G., 1988. First data on the fishing of yellowtail (*Seriola dumerili*) spawners in the Mediterranean basin. *Journal of Aquatic Products*. 2, 133-142.
- Lazzari, A., Barbera, G., 1989. Prime osservazione sulla pesca di riproduttori di ricciola, *Seriola dumerilii*, nelle isole pelagie. *Oebalia*, Vol. XV - 2 NS, 645-652.
- Lazzari, A., Fusari, A., Boglione, C., Marino, G., Di Francesco, M., 2000. Recent advances in reproductional and rearing aspects of *Seriola dumerilii*. In . *Recent advances in Mediterranean aquaculture finfish species diversification* . Zaragoza: CIHEAM-Instituto Agronomico de Zaragoza, Spain. Cahiers Options Méditerranéennes, vol. 47, pp. 241-247.
- Leino, R.L., 1996. Reaction of rodlet cells to a myxosporean infection in kidney of the bluegill, *Lepomis macrochirus*. *Canadian Journal of Zoology*. 74, 217-225.
- Levine, J.S., MacNichol, E.F.J., 1979. Visual pigments in teleost fishes: effects of habitat, microhabitat and behavior on visual system evolution. *Sensory Processes* 3, 95-131.
- Lia, R.P., Zizzo, N., Tinelli, A., Lionetti, A., Cantacessi, C., Otranto, D., 2007. Mass mortality in wild greater amberjack (*Seriola dumerili*) infected by *Zeuxapta seriolae* (Monogenea : Heteraxinidae) in the Ionian Sea. *B Eur Assoc Fish Pat*. 27, 108-111.
- Liu, C.H., 2001. Early osteological development of the yellow tail *Seriola dumerili* (Pisces : Carangidae). *Zool Stud*. 40, 289-298.
- Locket, N.A., 1970. Deep sea fish retinas. *British Medical Bulletin*. 26, 107-111.

- Loew, E.R., Wahl, C.M., 1991. A shortwavelength sensitive cone mechanism in juvenile perch, *Perca flavescens*. *Vision Res.* 31, 353-360.
- Loew, E.R., McFarland, W.N., Mills, W.N., Hunter, D., 1993. A chromatic action spectrum for planktonic predation by juvenile yellow perch, *Perca flavescens*. *Canadian Journal of Zoology.* 71, 384-386.
- Loir, M., Le Gac, F., Somarakis, S., Pavlidis, M., 2001. Sexuality and gonadal cycle of the common dentex (*Dentex dentex*) in intensive culture. *Aquaculture.* 194, 363-381.
- Losey, G.S., McFarland, W.N., Loew, E.R., Zamzow, J.P., Nelson, P.A., Marshall, N.J., 2003. Visual biology of Hawaiian coral reef fishes. I. Ocular transmission and visual pigments. *Copeia.* 3, 433-454.
- Lu, S.F., Zhao, N., Zhao, A., He, R.G., 2008. Effect of soybean phospholipid supplementation in formulated microdiets and live food on foregut and liver histological changes of *Pelteobagrus fulvidraco* larvae. *Aquaculture.* 278, 119-127.
- Luizi, F.S., Gara, B., Shields, R.J., Bromage, N.R., 1999. Further description of the development of the digestive organs in Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) larvae, with notes on differential absorption of copepod and *Artemia* prey. *Aquaculture.* 176, 101-116.
- Lyll, A.H., 1956. Occurrence of triple and quadruple cones in the retina of the minnow (*Phoxinus laevis*). *Nat Genet.* 177, 1086-1087.
- Lyll, A.H., 1957. The growth of the trout retina. *Quarterly Journal of Microscopic Sciences.* 98, 101-110.
- Lythgoe, J.N., 1979. *The ecology of vision.* Clarendon Press, Oxford.
- Lythgoe, J.N., 1984. Visual pigments and environmental light. *Vision Res.* 24, 1539-1550.
- Lythgoe, J.N., 1986. Light and vision in the aquatic environment. In: *Sensory biology of aquatic animals.* Fag, R. R., Popper, A. A., Tarolga, W. N., (Eds). Springer Verlag, Hamburg.
- Lythgoe, J.N., Muntz, W.R.A., Partridge, J.C., Shand, J., Williams, D.M., 1994. The ecology of the visual pigments of snappers (Lutjanidae) on the Great Barrier Reef. *J Comp Physiol A.* 174, 461-467.
- Machias, A., Maraveyia, E., Pavlidis, M., Somarakis, S., Divanach, P., 2002. Validation of annuli on scales and otoliths of common dentex (*Dentex dentex*). *Fish Res.* 54, 287-294.
- Mack, A.F., Fernald, R.D., 1995. New rods move before differentiating in adult teleost retina. *Dev Biol.* 170, 136-141.
- Mack, A.F., Germer, A., Janke, C., Reichenbach, A., 1998. Muller (Glial) Cells in the Teleost Retina: Consequences of Continuous Growth. *Glia.* 22, 306-313
- MacNichol, E.F., Kunz, Y.W., Levine, J.S., Harosi, F.I., Collins, B.A., 1978. Ellipsosomes: organelles containing a cytochrome-like pigment in the retinal cones of certain fishes. *Science.* 200, 549-552.
- Magnhagen, C., 1985. Random prey capture or active choice? An experimental study on prey size selection in three marine fish species. *Oikos.* 45, 206-216.
- Mai, K., Yu, H., Ma, H., Duan, Q., Gisbert, E., Infante, J.L.Z., Cahu, C.L., 2005. A histological study on the development of the digestive system of *Pseudosciaena crocea* larvae and juveniles. *J. Fish Biol.* 67, 1094-1106.
- Manera, M., Dezfuli, B.S., 2004. Rodlet cells in teleosts: a new insight into their nature and functions. *J. Fish Biol.* 65, 597-619.

- Manooch, C.S., Potts, J.C., 1997a. Age, growth, and mortality of greater amberjack, *Seriola dumerili*, from the US Gulf of Mexico headboat fishery. *B Mar Sci.* 61, 671-683.
- Manooch, C.S., Potts, J.C., 1997b. Age, growth and mortality of greater amberjack from the southeastern United States. *Fish Res.* 30, 229-240.
- Manooch, C.S.I., 1984. Fisherman's guide to the fishes of the southeastern United States. North Carolina Museum of Natural History, Raleigh, North Carolina. . 362 p.
- Marc, R.E., Spearling, H.G., 1976a. Colour receptor identities of goldfish cones. *Science.* 191, 487-489.
- Marc, R.E., Spearling, H.G., 1976b. The chromatic organisation of the goldfish cone mosaic. *Vision Res.* 16, 1211-1224.
- Marchiafava, P., Strettoi, E., Alpigiani, V., 1985. Intracellular recording from single and double cone cells isolated from the fish retina (*Tinca tinca*). *Exp Biol.* 44, 173-180.
- Marchiafava, P.L., 1986. Cell coupling in double cones of the fish retina (plate 1). *Proceeding of the Royal Society of London.* 226, 311-315.
- Marcotte, B.M., Browman, H.I., 1986. Foraging behaviour in fishes, perspectives on variance. In Simenstad, C.A. and Cailliet, G.M., (Eds.) *Contemporary Studies on Fish Feeding.* W. Junk Publishers, Dordrecht: 25-33.
- Margulies, D., 1993. Assessment of the nutritional condition of larval and early juvenile tuna and Spanish mackerel (Pisces: Scombridae) in the Panamá Bight. *Mar. Biol.* 115, 317-330.
- Margulies, D., 1997. Development of the visual system and inferred performance capabilities of larval and early juvenile scombrids. *Marine and Freshwater Behavior and Physiology.* 30, 75-98.
- Mas-Riera, J., 1991. Changes during growth in the retinal structure of three hake species, *Merluccius spp.* (Teleostei: Gadiformes), in relation to their depth distribution and feeding. *Journal of Experimental Marine Biology Ecology.* 152, 91-104.
- Masuma, S., Kanematu, M., Teruya, K., 1990. Embryonic and Morphological Development of Larvae and Juveniles of the Amberjack, *Seriola-Dumerili*. *Jpn J Ichthyol.* 37, 164-169.
- Matallanas, J., Casadevall, M., Carrasson, M., Boix, J., Fernandez, V., 1995. The Food of *Seriola-Dumerili* (Pisces, Carangidae) in the Catalan Sea (Western Mediterranean). *J Mar Biol Assoc Uk.* 75, 257-260.
- Mathews, W.J., 1984. Influence of turbidity inflows on vertical distribution of larval shad and freshwater drum. *T Am Fish Soc.* 113, 192-198.
- Matthiessen, L., 1882. Über die Beziehung, welche zwischen dem Brechungsindex des Kerncentrums der Krystallinse und der Diemension des Auges bestehen. *Pfügers Arch. Gesamte Physiol. Menschen Tiere* 27, 510-523.
- Mayberry, L.F., Marchiondo, A.A., Ubelaker, J.E., Kazic, D., 1979. *Rhabdospora thelohani* Laguesse, 1895 (Apicomplexa): new host and geographic records with taxonomic consideration. *J Protozool.* 26, 168-178.
- Mazzola, A., Favalaro, E., Sara, G., 2000. Cultivation of the Mediterranean amberjack, *Seriola dumerili* (Risso,1810), in submerged cages in the Western Mediterranean Sea. *Aquaculture.* 181, 257- 268.
- McDowell, E.M., Trump, B.F., 1976. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Archives of Pathology and Laboratory Medicine.* 100, 405-414.

- Meng, L., Orsi, J.J., 1991. Selective predation by larval striped bass on native and introduced copepods. *T Am Fish Soc.* 120, 187-192.
- Mensingher, A.F., Case, J.F., 1990. Luminescent properties of deep-sea fish. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 144, 1-15.
- Mensingher, A.F., Case, J.F., 1997. Luminescent properties of fishes from nearshore California basins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 210, 75-90.
- Meyer, A., 1986. Changes in behaviour with increasing experience with a novel prey in fry of the central American cichlid, *Cichlasoma managuense* (Teleostei: Cichlidae). *Behaviour.* 98, 145-167.
- Micale, V., Maricchiolo, G., Genovese, L., 1999. The reproductive biology of the amberjack, *Seriola dumerilii* (Risso 1810). I. Oocyte development in captivity. *Aquac Res.* 30, 349-355.
- Micale, V., Genovese, L., Greco, S., Perdichizzi, F., 1993. Aspects of reproductive biology of the amberjack, *Seriola dumerili* (Risso, 1810), Special Publication No. 19. In: M. Carrillo, L. Dahle, J. Morales, P. Sorgeloos, N. Svennevig and J. Wyban, Editors, *From Discovery to Commercialization*, European Aquaculture Society, Belgium (1993), p. 413.
- Miller, T., Crowder, L., Rice, J., 1993. Ontogenetic changes in behavioural and histological measures of visual acuity in three species of fish. *Environ Biol Fish.* 37, 1-8.
- Miner, J.G., Stein, R.A., 1993. Interactive influence of turbidity and light on larval bluegill (*Lepomis machochirus*) foraging. *Can J Fish Aquat Sci.* 50, 781-788.
- Miyashita, S., Kato, K., Sawada, Y., Murata, O., Ishitani, Y., Shimizu, K., Yamamoto, S., Kumai, H., 1998. Development of digestive system and digestive enzyme activities of larval and juvenile Bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, reared in the laboratory. *Suisanzoshoku.* 46, 111-120.
- Montero, F.E., Garcia, A., Raga, J.A., 1999. First record of *Paradeontacylix* sp McIntosh, 1934 (Digenea: Sanguinicolidae) in Mediterranean amberjack (*Seriola dumerili* (Risso, 1810)) culture. *B Eur Assoc Fish Pat.* 19, 36-38.
- Montero, F.E., Kostadinova, A., Raga, J.A., 2009. Development and habitat selection of a new sanguinicolid parasite of cultured greater amberjack, *Seriola dumerili*, in the Mediterranean. *Aquaculture.* 288, 132-139.
- Montero, F.E., Aznar, F.J., Fernandez, M., Raga, J.A., 2003a. Girdles as the main infection site for *Paradeontacylix kampachi* (Sanguinicolidae) in the greater amberjack *Seriola dumerili*. *Dis Aquat Organ.* 53, 271-272.
- Montero, F.E., Aznar, F.J., Fernandez, M., Raga, J.A., 2003b. Redescription of *Allencotyla mcintoshii* Price, 1962 (Monogenea), with an emended diagnosis of *Allencotyla* Price, 1962. *J Parasitol.* 89, 133-136.
- Montero, F.E., Crespo, S., Padros, F., De la Gandara, F., Garcia, A., Raga, J.A., 2004. Effects of the gill parasite *Zeuxapta seriola* (Monogenea: Heteraxinidae) on the amberjack *Seriola dumerili* Risso (Teleostei: Carangidae). *Aquaculture.* 232, 153-163.
- Morais, S., Rojas-Garcia, C.R., Conceição, L.E.C., Rønnestad, I., 2005a. Digestion and absorption of a pure triacylglycerol and a free fatty acid by *Clupea harengus* L. larvae. *J. Fish Biol.* 67, 223-238.
- Morais, S., Koven, W., Rønnestad, I., Dinis, M.T., Conceicao, L.E.C., 2005b. Dietary protein: lipid ratio and lipid nature affects fatty acid absorption and metabolism in a teleost larva. *Brit J Nutr.* 93, 813-820.
- Morais, S., Conceição, L.E.C., Rønnestad, I., Koven, W., Cahu, C., Zambonino Infante, J.L., Dinis, M.T., 2007. Dietary neutral lipid level and source in

- marine fish larvae: Effects on digestive physiology and food intake. *Aquaculture*. 268, 106-122.
- Morales-Nin, B., Moranta, J., 1997. Life history and fishery of common dentex (*Dentex dentex*) in Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean). *Fish. Res.* 30, 67-76.
- Morales-Nin, B., Grau, A., Perez-Mayol, S., Gil, M.D., 2010. Marking of otoliths, age validation and growth of *Argyrosomus regius* juveniles (Sciaenidae). *Fish Res.* 106, 76-80.
- Morrison, C.M., Wright, J.R., 1999. A study of the histology of the digestive tract of the Nile tilapia. *J. Fish Biol.* 54, 597-606.
- Morrison, C.M., Miyake, T., Wright, J.R., 2001. Histological study of the development of the embryo and early larva of *Oreochromis niloticus* (Pisces: Cichilidae). *Journal of Morphology*. 247, 172-195.
- Mourente, G., Odriozola, J.M., 1990. Effect of broodstock diets on lipid classes and their fatty acid composition in eggs of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Fish Physiol Biochem.* 8, 93-101.
- Munk, P., 1997. Prey size spectra and prey availability of larval and small juvenile cod. *J. Fish Biol.* 51, 340-351.
- Munz, F.W., 1971. Visual Pigments. In: *Fish Physiology -Volume V, sensory organs and electric organs*. Hoar, W. S. and Randall, D.J.,(Eds). Academic Press, New York., 1-32.
- Mylonas, C.C., Mitrizakis, N., Sigelaki, I., 2011. Hormonal induction of spawning in meager (*Argyrosomus regius*). *Aquaculture Europe 2011*. 19-21 October, Rhodes, Greece.
- Mylonas, C.C., Papandroulakis, N., Smboukis, A., Divanach, P., 2004. Induction of spawning of cultured greater amberjack (*Seriola dumerili*) using GnRH implants. *Aquaculture*. 237, 141- 154.
- Naas, K., Huse, I., Iglesias, J., 1996. Illumination in first feeding tanks for marine fish larvae. *Aquacult. Eng.* 15, 291-300.
- Naas, K.E., Nss, T., Harboe, T., 1992. Enhanced first feeding of halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus* L.) in green water. *Aquaculture*. 105, 143-156.
- Nakada, M., 2000. Yellowtail and related species culture. In: Stickney, R.R. (Ed.), *Encyclopedia of Aquaculture*. Wiley, London, pp. 1007- 1036.
- Narasimham, C., Paratheswarao, V., 1974. Adaptation to osmotic stress in a fresh-water euryhaline teleost, *Tilapia mossambica*. X. Role of mucopolysaccharides. *Acta Histochemica*. 51, 37-49.
- Neave, D.A., 1984. The development of visual acuity in larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 78, 167-175.
- Neophytou, M., Sfakianakis, D.G., Koumoundouros, G., Mylonas, C.C., Kentouri, M., 2006. Osteological development of the vertebral column and of the fins in shi drum, *Umbrina cirrosa* L. In: *AQUA2006 -International Conference*. Florence, Italy. May 9-13, 2006. World Aquaculture Society, pp. 654.
- Nicol, J.A.C., 1989. *The eyes of fishes*. Clarendon Press, Oxford.
- Novales Flamarique, I., 2000. The ontogeny of ultraviolet sensitivity, cone disappearance and regeneration in the Sockeye Salmon *Oncorhynchus nerka*. *The Journal of Experimental Biology*. 203, 1161-1172.
- Novales Flamarique, I., Hawryshyn, C.W., 1996. Retinal development and visual sensitivity of young Pacific sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Exp. Biol.* 199, 869-882.

- Novales Flamarique, I., Hawryshyn, C.W., 1998. The common white sucker (*Catostomus commersoni*): a fish with ultraviolet sensitivity that lacks polarization sensitivity. *J Comp Physiol.* 182, 331-341.
- Novales Flamarique, I., Hawryshyn, C.W., Harosi, F.I., 1998. Double-cone internal reflection as a basis for polarization detection in fish. *J Opt Soc Am A.* 15, 349-358.
- O'Connell, C.P., 1976. Histological criteria for diagnosing the starving condition in early post yolk sac larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 25, 285-312.
- Ortiz-Delgado, J.B., Darias, M.J., Canavate, J.P., Yufera, M., Sarasquete, C., 2003. Organogenesis of the digestive tract in the white seabream, *Diplodus sargus*. Histological and histochemical approaches. *Histol Histopathol.* 18, 1131-1140.
- Osse, J.W.M., van den Boogaart, J.G.M., 1995. Fish larvae, development, allometric growth, and the aquatic environment. *ICES Mar. Sci. Symp.* 21-34.
- Ostaszewska, T., 2002. The sequential differentiation and formation of hepatic and pancreatic structures in Asp (*Aspius aspius* L.) larvae. *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities EJPAU* 5(1). Available Online: <http://www.ejpau.media.pl/volume5/issue1/fisheries/abs-03.html>.
- Ostaszewska, T., Dabrowski, K., Czumińska, K., Olech, W., Olejniczak, M., 2005. Rearing of pike-perch larvae using formulated diets - first success with starter feeds. *Aquac Res.* 36, 1167-1176.
- Ostaszewska, T., 2005. Developmental changes of digestive system structures in pike-perch (*Sander lucioperca* L.). *Electronic Journal of Ichthyology* December. 2, 65-78.
- Østergaard, P., Munk, P., Janekarn, V., 2005. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Mar. Biol.* 146, 595-606.
- Pankhurst, N., Sideleva, V., Pankhurst, P., Smirnova, O., Janssen, J., 1994. Ocular morphology of the Baikal sculpin-oilfishes, *Comephorus baicalensis* and *C. dybowskii* (Comephoridae). *Environ Biol Fish.* 39, 51-58.
- Pankhurst, N.W., Lythgoe, J.N., 1983. Changes in vision and olfaction during sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* (L.). *J. Fish Biol.* 23, 229-240.
- Pankhurst, P.M., 1991. Growth, Development and Visual Ontogeny of Two Temperate Reef Teleosts *Pagrus auratus*, (Sparidae) and *Forsterygion varium*, (Tripterygiidae). A thesis submitted for the degree of Doctor of Philosophy in Zoology, University of Auckland, December, 1991. <http://researchspace.auckland.ac.nz/handle/2292/2000>.
- Pankhurst, P.M., 1994. Age-related changes in the visual acuity of larvae of New Zealand snapper, *Pagrus auratus*. *J Mar Biol Assoc Uk.* 74, 337-349.
- Pankhurst, P.M., Eagar, R., 1996. Changes in visual morphology through life history stages of the New Zealand snapper, *Pagrus auratus*. *New Zeal J Mar Fresh.* 30, 79-90.
- Pankhurst, P.M., Butler, P.E., 1996. Development of the sensory organs in the greenback flounder, *Rhombosolea tapirina*. *Marine Freshwater Behaviour and Physiology* 28, 55-73.
- Pankhurst, P.M., Hilder, P.E., 1998. Effect of light intensity on feeding of striped trumpeter *Latris lineata* larvae. *Mar Freshwater Res.* 49, 363-368.
- Pankhurst, P.M., Pankhurst, N.W., Montgomery, J.C., 1993. Comparison of behavioural and morphological measures of visual acuity during ontogeny in a

- teleost fish, *Fosterygion varium*, Tripterygiidae (Foster, 1801). Brain Behav Evolut. 42, 178-188.
- Pankhurst, P.M., Pankhurst, N.W., Parks, M.C., 2002. Direct development of the visual system of the coral reef teleost, the spiny damsel, *Acanthochromis polyacanthus*. Environ Biol Fish. 65, 431-440.
- Papadakis, I.E., Chatzifotis, S., Divanach, P., Kentouri, M., 2008. Weaning of greater amberjack (*Seriola dumerilii* Risso 1810) juveniles from moist to dry pellet. Aquacult Int. 16, 13-25.
- Papadakis, I.E., Zaiss, M.M., Kyriakou, Y., Georgiou, G., Divanach, P., Mylonas, C.C., 2009. Histological evaluation of the elimination of *Artemia nauplii* from larval rearing protocols on the digestive system ontogeny of shi drum (*Umbrina cirrosa* L.). Aquaculture. 286, 45-52.
- Papandroulakis, N., Kentouri, M., Maingot, E., Divanach, P., 2004. Mesocosm: A Reliable Technology for Larval Rearing of *Diplodus puntazzo* and *Diplodus sargus sargus*. Aquacult Int. 12, 345-355.
- Papandroulakis, N., Mylonas, C.C., Maingot, E., Divanach, P., 2005. First results of greater amberjack (*Seriola dumerili*) larval rearing in mesocosm. Aquaculture. 250, 155-161.
- Paquotte, P., 2001. In: Paquotte, P., Mariojouis, C., Young, J., (Eds.), Seafood market studies for the introduction of new aquaculture products, CIHEAM, Instituto Agronomico de Zaragoza, Zaragoza Spain. Cahiers Options Méditerranéennes, vol. 59, pp. 41-46.
- Partridge, J.C., 1990. The colour sensitivity and vision of fishes. In light and life in the sea. Herring, P.J. Campbell, A.K. Whitfield, M. and Maddock, L. (Eds). Cambridge University Press., 167-184
- Pastor, E., Grau, A., Riera, F., Pou, S., Massuti, E., Grau, A.M., 2000. Experiences in the culture of new species in the 'Estacion de Acuicultura' of the Balearic Government (1980-1998). In: Basurco, B. (Ed.), Cahiers Options Méditerranéennes. Mediterranean Marine Aquaculture Finfish Species Diversification, vol. 47. CIHEAM, Zaragoza, Spain, pp. 371- 379.
- Pavlidis, M., Greenwood, L., Scott, A.P., 2004. The role of sex ratio on spawning performance and on the free and conjugated sex steroids released into the water by common dentex (*Dentex dentex*) broodstock. Gen Comp Endocr. 138, 255-262.
- Pavlidis, M., Loir, M., Fostier, A., Molsa, H., Scott, A., 1999a. Recent advances in reproductional aspects of *Dentex dentex*. Cah. Options Mediterr. 47, 169-176.
- Pavlidis, M., Greenwood, L., Paalavuo, M., Molsa, H., Laitinen, J.T., 1999b. The effect of photoperiod on diel rhythms in serum melatonin, cortisol, glucose, and electrolytes in the common dentex, *Dentex dentex*. Gen Comp Endocr. 113, 240-250.
- Pavlidis, M., Keravec, S., Greenwood, L., Mourot, B., Scott, A.P., 2001. Reproductive performance of common dentex, *Dentex dentex*, broodstock held under different photoperiod and constant temperature conditions. Fish Physiol Biochem. 25, 171-180.
- Pavlidis, M., Greenwood, L., Mourot, B., Kokkari, C., Le Menn, F., Divanach, P., Scott, A.P., 2000. Seasonal variations and maturity stages in relation to differences in serum levels of gonadal steroids, vitellogenin, and thyroid hormones in the common Dentex (*Dentex dentex*). Gen Comp Endocr. 118, 14-25.

- Pedersen, B.H., Hjelmeland, K., 1988. Fate of trypsin and assimilation efficiency in larval herring (*Clupea harengus*) following digestion of copepods. *Mar Biol Res.* 97, 467-476.
- Pedersen, T., Falk-Petersen, I.B., 1992. Morphological changes during metamorphosis in cod (*Gadus morhua* L.), with particular reference to the development of the stomach and pyloric caeca. *J. Fish Biol.* 41, 449-461.
- Peña, R., Dumas, S., Villalejo-Fuerte, M., Ortíz-Galindo, J.L., 2003. Ontogenetic development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae. *Aquaculture.* 219, 633-644.
- Petrinec, Z., Nejedli, S., Kužir, S., Opačak, A., 2005. Mucosubstances of the digestive tract mucosa in northern pike (*Esox lucius* L.) and european catfish (*Silurus glanis* L.). *Veterinarski Arhiv.* 75, 317-327.
- Pipitone, C., Andaloro, F., 1995. Food and feeding habits of juvenile greater amberjack, *Seriola dumerili* (Osteichthyes, Carangidae) in inshore waters of the central Mediterranean sea. *Cybiurn.* 19, 305-310.
- Poli, B.M., Parisi, G., Zampacavallo, G., Iurzan, F., Mecatti, M., Lupi, P., Bonelli, A., 2003. Preliminary results on quality and quality changes in reared meagre (*Argyrosomus regius*): body and fillet traits and freshness changes in refrigerated commercial-size fish. *Aquacult Int.* 11, 301-311.
- Poling, K.R., Fuiman, L.A., 1998. Sensory development and its relation to habitat change in three species of sciaenids. *Brain Behav Evolut.* 52, 270 -284.
- Polo, A., Yufera, M., Pascual, E., 1992. Feeding and growth of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) larvae in relation to the size of the rotifer strain used as food. *Aquaculture.* 103, 45-54.
- Poortenaar, C., Hooker, S.H., Sharp, N., 2001. Assessment of yellowtail kingfish (*Seriola lalandi lalandi*) reproductive physiology as a basis for aquaculture development. *Aquaculture.* 201, 271-286.
- Powers, M.K., Raymond, P.A., 1990. Development of visual system. In: *The Visual System of Fish.* Douglas, R.H. and Djamgoz, M.B.A., (Eds.). Chapman and Hall, London., 419-442.
- Powers, M.K., Bassi, C.J., Rone, L.A., Raymond, P.A., 1988. Visual detection by the rod system in goldfish of different sizes. *Vision Res.* 28, 211-221.
- Provis, J.M., Diaz, C.M., Dreher, B., 1998. Ontogeny of the primate fovea: A central issue in retinal development. *Prog Neurobiol.* 54, 549-581.
- Pryor, V.K., Epifanio, C.E., 1993. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed, and abundance. *Mar. Biol.* 116, 31-37.
- Przybył, A., Ostaszewska, T., Mazurkiewicz, J., Wegner, A., 2006. The effect of experimental starters on morphological changes in the intestine and liver of common carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae reared under controlled conditions. *Arch. Pol. Fish.* 14, 67-83.
- Puvanendran, V., Brown, J.A., 1998. Effects of light on the foraging and growth of Atlantic cod larvae: interpopulation differences. *Marine Ecology Progress Series.* 167, 207-214.
- Quémèner, L., 2002. *Le maigre commun (Argyrosomus regius).* Biologie, pêche, marché et potentiel aquacole. Editions Ifremer, Plouzané, France. 31 pp.
- Quéro, J.C., Vayne, J.J., 1997. *Les poissons de mer des pêches françaises.* Delachaux et Niestlé SA, Lausanne-Paris, France. 304 pp.
- Rader, R.B., Belish, T., Young, M.K., Rothlisberger, J., 2007. The scotopic visual sensitivity of four species of trout: a comparative study. *West N Am Naturalist.* 67, 524-537.

- Rahmann, H., Jeserich, G., Zeutzius, I., 1979. Ontogeny of visual acuity of rainbow trout under normal conditions and light deprivation. *Behaviour*. 68, 315-322.
- Ray, A.K., K., M.S., 1982. On the morpho-histology of the alimentary tract in the Indian Climbing Perch, *Anabas tastudineus* (Bloch), in relation to food and feeding habits. *Gegenbaurs morphologisches Jahrbuch*. 128, 778-798.
- Raymond, P., 1985a. Cytodifferentiation of photoreceptors in larval goldfish: delayed maturation of rods. *J Comp Neurol*. 236, 90-105.
- Raymond, P., Barthel, L., Rounsifer, M., Sullivan, S., Knight, J., 1993. Expression of rod and cone visual pigments in goldfish and zebrafish: a rhodopsin-like gene is expressed in cones. *Neuron*. 10, 1161-1177.
- Raymond, P.A., 1985b. The unique origin of rod photoreceptors in the teleost retina. *Trends in Neuroscience*. 8, 12-17.
- Raymond, P.A., 1990. Horizontal cell axon terminals in growing goldfish. *Exp Eye Res*. 51, 675-683.
- Raymond, P.A., Rivlin, P.I., 1987. Germinal cells in the goldfish retina that produce rod photoreceptors. *Dev Biol*. 122, 120-138.
- Raymond, P.A., Barthel, L.K., Curran, G.A., 1995. Developmental patterning of rod and cone photoreceptors in embryonic zebrafish. *J Comp Neurol*. 359, 537-550.
- Reckel, F., Melzer, R.R., Smola, U., 1999. Ultrastructure of the retina of two subspecies of *Coregonus lavaretus* (Teleostei) from Lake Constance (Germany). *Acta Zool-Stockholm*. 80, 153-162.
- Reckel, F., Melzer, R.R., Smola, U., 2001. Outer retinal fine structure of the garfish *Belone belone* (L.) (Belonidae, Teleostei) during light and dark adaptation - photoreceptors, cone patterns and densities. *Acta Zool-Stockholm*. 82, 89-105.
- Reckel, F., Hoffmann, B., Melzer, R.R., Horppila, J., Smola, U., 2003. Photoreceptors and cone patterns in the retina of the smelt *Osmerus eperlanus* (L.) (Osmeridae : Teleostei). *Acta Zool-Stockholm*. 84, 161-170.
- Reitan, K.I., Rainuzzo, J.R., Øie, G., Olsen, Y., 1993. Nutritional effects of algal addition in first-feeding of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larvae. *Aquaculture*. 118, 257-275.
- Ribelles, A., Carrasco, M.C., Rosety, M., Aldana, M., 1995. A Histochemical-Study of the Biological Effects of Sodium Dodecyl-Sulfate on the Intestine of the Gilthead Seabream, *Sparus-Aurata* L. *Ecotox Environ Safe*. 32, 131-138.
- Rieger, P.W., Summerfelt, R.C., 1997. The influence of turbidity on larval walleye, *Stizostedion vitreum*, behaviour and development in tank culture. *Aquaculture*. 159, 19-32.
- Riera, F., Pastor, E., Grau, A.M., Pou, S., Grau, A., Massuti, E., 1993. Experiencias en el cultivo del common dentex, *Dentex dentex* (L.). *Actas IV Congreso Nac. Acuicult.*, 143-148.
- Ripps, H., 2010. Light to sight: milestones in phototransduction. *FASEB J*. 24, 970-975.
- Robinson, J., Schmitt, E.A., Dowling, J.E., 1995. Temporal and spatial patterns of opsin gene expression in zebrafish *Brachydanio rerio*. *Vis. Neurosci*. 12, 895-906.
- Rojas, G., Rønnestad, 2003. Assimilation of dietary free amino acids, peptides and protein in post-larval Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Mar. Biol*. 142, 801-808.
- Rønnestad, I., Finn, R.N., Groot, E.P., Fyhn, H.J., 1992. Utilization of free amino acids related to energy metabolism of developing eggs and larvae of lemon

- sole *Microstomus kitt* reared in the laboratory. *Marine Ecology Progress Series*. 88, 195-205.
- Roo, F.J., Socorro, J., Izquierdo, M.S., Caballero, M.J., Hernandez-Cruz, C.M., Fernandez, A., Fernandez-Palacios, H., 1999a. Development of red porgy *Pagrus pagrus* visual system in relation with changes in the digestive tract and larval feeding habits. *Aquaculture*. 179, 499-512.
- Rosenthal, H., 1969. Verdauungsgeschwindigkeit, Nahrungswahl und Nahrungsbedarf bei den Larven des Herings, *Clupea harengus* L. *Ber. Dt. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 20, 60-69.
- Rossetto, E.S., Dolder, H., Sazima, I., 1992. Double cone mosaic pattern in the retina of larval and adult piranha, *Serrasalmus spilopleura*. *Experientia*. 48, 597-599.
- Rueda, F.M., Martinez, F.M., 2001. A review on the biology and potential aquaculture of *Dentex dentex*. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 11, 57-70.
- Ruohonen, K., Grove, D.J., Mc Ilroy, J.T., 1997. The amount of food ingested in a single meal by rainbow trout offered chopped herring, dry and wet diets. *J. Fish Biol.* 51, 93-105.
- Rust, B.M., 2002. Nutritional physiology. in: Halver, E.J., Hardy, R.W. (Eds.), *Fish Nutrition* Academic Press Florida USA, pp. 368-446.
- Ruttner, F., 1963. *Fundamentals of Limnology*: University of Toronto Press, Toronto, 295 p.
- Salgado, S.D., Hoyt, R.D., 1996. Early behaviour formation in fathead minnow larvae, *Pimephales promelas*: implications for sensory function. *Mar Freshw Behav Phy.* 28, 91-106.
- Sánchez-Velasco, L., 1998. Diet composition and feeding habits of fish larvae of two co-occurring species (Pisces: Callionymidae and Bothidae) in the North-western Mediterranean. *ICES J. Mar. Sci.* 55, 299-308.
- Sandström, A., 1999. Visual ecology of fish – a review with special reference to percids. *Fiskeriverket rapport*. 2, 45-80.
- Sandy, J.M., Blaxter, J.S., 1980. A study of retinal development in larval herring and sole. *Journal of the Marine Biologist Association of the United Kingdom*. 60, 59-71.
- Santamaria, C.A., de Mateo, M.M., Traveset, R., Sala, R., Grau, A., Pastor, E., Sarasquete, C., Crespo, S., 2004. Larval organogenesis in common dentex *Dentex dentex* L. (Sparidae): histological and histochemical aspects. *Aquaculture*. 237, 207-228.
- Sarasquete, M.C., Polo, A., Yúfera, M., 1995. Histology and histochemistry of the development of the digestive system of larval gilthead seabream, *Sparus aurata* L. *Aquaculture*. 130, 79-92.
- Schmitt, E., Kunz, Y.W., 1989. Retinal morphogenesis in the rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Brain Behav Evolut.* 34, 48-64.
- Scholes, J.H., 1975. Colour receptors and their synaptic connexions in the retina of a cyprinid fish. *Phil. Transactions of the Royal Society* 270, 61-118.
- Scocco, P., Ceccarelli, P., Menghi, G., 1996. Glycohistochemistry of the Tilapia spp. stomach. *J. Fish Biol.* 49, 584-593.
- Segner, H., Rösch, R., Verreth, J., Witt, U., 1993. Larval Nutritional Physiology: Studies with *Clarias gariepinus*, *Coregonus lavaretus* and *Scophthalmus maximus*. *J World Aquacult Soc.* 24, 121-134.

- Segner, H., Storch, V., Reinecke, M., Kloas, W., Hanke, W., 1994. The Development of Functional Digestive and Metabolic Organs in Turbot, *Scophthalmus-Maximus*. *Mar. Biol.* 119, 471-486.
- Shand, J., 1994a. Changes in retinal structure during development and settlement of the goatfish *Upeneus tragula*. *Brain Behav Evolut.* 43, 51-60.
- Shand, J., 1994b. Changes in the visual system of teleost fishes during growth and settlement: an ecological perspective. Ph.D. Thesis,. James Cook University, Townsville. 225 pp.
- Shand, J., 1997. Ontogenetic changes in retinal structure and visual acuity: a comparative study of coral-reef teleosts with differing post-settlement lifestyles. *Environ Biol Fish.* 49, 307-322.
- Shand, J., Archer, M.A., Collin, S.P., 1999a. Ontogenetic Changes in the Retinal Photoreceptor Mosaic in a Fish, the Black Bream, *Acanthopagrus butcheri*. *J Comp Neurol.* 412, 203-217.
- Shand, J., Døving, K.B., Collin, S.P., 1999b. Optics of the developing fish eye: comparisons of Matthiessen's ratio and the focal length of the lens in the black bream *Acanthopagrus butcheri* (Sparidae, Teleostei). *Vision Res.* 39, 1071-1078.
- Shand, J., Harman, A.M., Moore, S., Collin, S.P., 1999c. Ontogenetic relocation of the area centralis in the black bream. *Procr Aust Neurosci Soc.* 10, 87.
- Shand, J., Hart, N.S., Thomas, N., Partridge, J.C., 2002. Developmental changes in the cone visual pigments of black bream *Acanthopagrus butcheri*. *J. Exp. Biol.* 205, 3661-3667.
- Shichida, Y., Matsuyama, T., 2009. Evolution of opsins and phototransduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* 364, 2881-2895.
- Shields, R.J., Bell, J.G., Luizi, F.S., Gara, B., Bromage, N.R., Sargent, J.R., 1999. Natural copepods are superior to enriched *Artemia nauplii* as feed for halibut larvae (*Hippoglossus hippoglossus*) in terms of survival, pigmentation and retinal morphology: Relation to dietary essential fatty acids. *J Nutr.* 129, 1186-1194.
- Shirota, A., 1970 Studies on the mouth size of fish larvae. *B Jpn Soc Sci Fish.* 36, 353-368.
- Siebeck, U.E., Marshall, N.J., 2001. Ocular media transmission of coral reef fish-can coral reef fish see ultraviolet light? *Vision Res.* 41, 133-149.
- Sire, M.F., Vernier, J.M., 1992. Intestinal-Absorption of Protein in Teleost Fish. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology.* 103, 771-781.
- Skalli, A., Hidalgo, M.C., Abellan, E., Arizcun, M., Cardenete, G., 2004. Effects of the dietary protein/lipid ratio on growth and nutrient utilization in common dentex (*Dentex dentex* L.) at different growth stages. *Aquaculture.* 235, 1-11.
- Smith-Vaniz, W.F., 1986. Carangidae. In *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Vol. II. UNESCO. pp. 815-844.
- Smith, L.S., 1989. Digestive functions in teleost fishes. In: Halver, J.E. (Ed.), *Fish Nutrition*. Academic Press, San Diego, pp. 331-421.
- Smith, S.A., Caceci, T., Robertson, J.L., 1995a. Occurrence of rodlet cells and associated lesions in the vascular system of freshwater angelfish. *J Aquat Anim Health.* 7, 63-69.
- Smith, S.A., Caceci, T., Marei, H.E.S., Elhabback, H.A., 1995b. Observations on Rodlet Cells Found in the Vascular System and Extravascular Space of Angelfish (*Pterophyllum Scalare Scalare*). *J. Fish Biol.* 46, 241-254.

- Stell, W.S., Lightfoot, D.O., 1975. Colour-specific interconnections of cones and horizontal cells in the retina of the goldfish. *J Comp Neurol.* 159, 473-502.
- Stell, W.S., Harosi, F.I., 1976. Cone structure and visual pigment content in the retina of goldfish. *Vision Res.* 16, 647-657.
- Stenkamp, D.L., 2007. Neurogenesis in the Fish Retina. *International Review of Cytology.* 259, 173-224.
- Stoecker, D.K., Govoni, J.J., 1984. Food selection by young larval gulf menhaden (*Brevoortia patronus*). *Mar. Biol.* 80, 299-306.
- Stroband, H., Meer, H., Timmermans, L., 1979. Regional functional differentiation in the gut of grass carp *Ctenopharyngodon idella* (Val.). *Histochem Cell Biol.* 64, 235-249.
- Stroband, H.W.J., Kroon, A.G., 1981. The development of the stomach in *Clarias lazera* and the intestinal absorption of protein macromolecules. *Cell Tissue Res.* 215, 397-415.
- Stromband, H.W.J., Van Der Veen, H., 1981. Localization of protein absorption during transport of food in the intestine of the grasscarp, *Ctenopharyngodon idella*. *J Exp Zool.* 218, 149-156.
- Suquet, M., Quemener, L., Gaignon, J.L., Divanach, P., 2001. Criteria for cost-effective diversification for European finfish mariculture. In: Paquette, P., Mariojous, C., Young, J., (Eds.), *Seafood market studies for the introduction of new aquaculture products*, CIHEAM, Instituto Agronomico de Zaragoza, Zaragoza Spain. *Cahiers Options Méditerranéennes*, vol. 59, pp. 119-128.
- Tachihara, K., Ebisu, R., Tukashima, Y., 1993. Spawning, Eggs, Larvae and Juveniles of the Purplish Amberjack *Seriola-Dumerili*. *Nippon Suisan Gakk.* 59, 1479-1488.
- Tamaru, C.S., Murashinge, R., Lee, C.S., 1994. The paradox of using background phytoplankton during the larval culture of striped mullet, *Mugil cephalus* L. *Aquaculture.* 119, 167-174.
- Theilacker, G.H., 1978. Effects of starvation on the histological and morphological characteristics of jack mackerel *Trachurus symmetricus* larvae. *Fisheries Bulletin.* 76, 403-414.
- Thompson, B.A., Beasley, M., Wilson, C.A., 1999. Age distribution and growth of greater amberjack, *Seriola dumerili*, from the north-central Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 97, 362-371.
- Thorpe, A., Douglas, R.H., Truscott, R.J.W., 1993. Spectral transmission and short-wave absorbing pigments in the fish lens. I. Phylogenetic distribution and identity. *Vision Res.* 33, 289-300.
- Tibaldi, E., Beraldo, P., Volpelli, L.A., Pinosa, M., 1996. Growth response of juvenile dentex (*Dentex dentex* L) to varying protein level and protein to lipid ratio in practical diets. *Aquaculture.* 139, 91-99.
- Trinkaus, J.P., 1992. The midblastula transition, the YSL and the onset of gastrulation in *Fundulus*. *Development. Suppl. S.*, 75-80.
- Trinkaus, J.P., 1993. The yolk syncytial layer of *Fundulus*: its origin and history and its significance for early embryogenesis. *J Exp Zool.* 265, 258-284.
- Tucker, J.W., Llellis, W.A., Vermeer, G.K., Roberts, D.E., Woodward, P.N., 1997. The effects of experimental started diets with different levels of soybean or menhaden oil on red drum (*Sciaenops ocellatus*). *Aquaculture.* 149, 323-339.
- Twongo, T.K., MacCrimmon, H.R., 1977. Histogenesis of the oropharyngeal and oesophageal mucosa as related to early feeding in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Canadian Journal of Zoology.* 55, 116-128.

- Tytler, P., Blaxter, J.H.S., 1988. The effects of external salinity on the drinking rates of the larvae of herring, plaice and cod. *J. Exp. Biol.* 138, 1-15.
- Valiela, I., 1995. *Marine Ecological Processes*, second edition. Springer-Verlag, New York. 686 p.
- Van Der Meer, H.J., 1994. Ontogenetic change of visual thresholds in the cichlid fish *Haplochromis sauvagei*. *Brain Behav Evol.* 44, 40-49.
- Van Der Meer, H.J., Anker, G.C., 1984. Retinal resolving power and sensitivity of the photopic system in seven haplochromine species (Teleostei, Cichlidae). *Netherl J Zool.* 34, 197-209.
- Vandenbyllaardt, L., Ward, F.J., Braekevelt, C.R., McIntyre, D.B., 1991. Relationships between turbidity, piscivory and development of the retina in juvenile walleyes. *T Am Fish Soc.* 120, 382-390.
- Verreth, J.A.J., Torreelle, E., Spazier, E., Van der Sluiszen, A., Rombout, J.H.W.M., Booms, R., Segner, H., 1992. The Development of a Functional Digestive System in the African Catfish *Clarias gariepinus* (Burchell). *J World Aquacult Soc.* 23, 286-298.
- Wagner, H.J., 1990. Retinal structure of fishes. In: *The Visual System of Fish*. Douglas, R. and Djamgoz, M. (Eds). London, Chapman and Hall, pp. 109-158.
- Wahl, C.M., Einfalt, L.M., Hooe, M.L., 1995. Effect of experience with piscivory on foraging behavior and growth of walleyes. *T Am Fish Soc.* 124, 756-763.
- Walford, J., Lam, T.J., 1993. Development of digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcifer*) larvae and juveniles. *Aquaculture.* 109, 187-205.
- Walls, G.L., 1967. *The Vertebrate Eye and Its Adaptive Radiation* (facsimile of 1942 edition). New York, London: Hafner.
- Walzer, C., Schönenberger, N., 1979. Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching. II. The cytoplasmic zone. *Cell Tissue Res.* 196, 75-93.
- Wanzenbock, J., Schiemer, F., 1989. Prey detection in cyprinids during early development. *Can J Fish Aquat Sci.* 46, 995-1001.
- Watanabe, T., Kiron, V., 1994. Prospects in larval fish dietetics. *Aquaculture.* 124, 223-251.
- Watanabe, T., Takeuchi, T., Saito, M., Nishimura, K., 1984. Effect of low protein-high calorie or essential fatty acid diet on reproduction of rainbow trout. *B Jpn Soc Sci Fish.* 50, 1207-1215.
- Watanabe, T., Koizumi, T., Satoh, S., Takeuchi, T., Yoshida, N., Kitada, T., Tsukashima, Y., 1985. Improvement of quality of red seabream eggs by feeding broodstock on a diet containing cuttlefish meal on a raw krill shortly before spawning. *B Jpn Soc Sci Fish.*
- Watanabe, T., Thongrod, S., Takeuchi, T., Satoh, S., Kubota, S.S., Fujimaki, Y., Young-Cho, C., 1989. Effect of dietary n-6 and n-3 fatty acids on growth, fatty acid composition and histological changes of white fish *Coregonus lavaretus maraena*. *Nippon Suisan Gakk.* 55, 1977-1982.
- Watanabe, Y., 1984a. Morphological and functional changes in rectal epithelium cells of pond smelt during post embryonic development. *B Jpn Soc Sci Fish.* 50, 805-814.
- Watanabe, Y., 1984b. Digestion and absorption in fish larvae. *Aquabiology* 6, 191-197.

- Werner, R.G., Blaxter, J.H.S., 1980. The effect of prey density on mortality, growth, and food consumption of larval herring (*Clupea harengus* L.). *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 178, 405-408.
- Wetzel, R.G., 1983. *Limnology*, (second edition): Philadelphia. Saunders College Publishing, USA. 767 pp.
- Wheater, P.R., Burkitt, H.G., Daniels, V.G., 1979. *Functional Histology. A Text and Color Atlas*. . Edinburgh: Churchill Livingstone., p. 253.
- Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J., Tortonese, E., 1986. *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO, Paris.
- Wright, D.I., O'Brien, W.J., 1982. Differential location of *Chaoborus* larvae and *Daphnia* by fish: the importance of motion and visible size. *Am Midl Nat.* 108, 68-73.
- Xie, S., Cui, Y., Li, Z., 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake China. *J. Fish Biol.* 58, 1714-1729.
- Young, S.R., Martin, G.R., 1984. Optics of retinal oil droplets. A model of light collection and polarization detection in the avian retina. *Vision Res.* 24, 129-137.
- Zaiss, M.M., Papadakis, I.E., Maingot, E., Divanach, P., Mylonas, C.C., 2006. Ontogeny of the digestive tract in shi drum (*Umbrina cirrosa* L.) reared using the mesocosm larval rearing system. *Aquaculture.* 260, 357-368.
- Zambonino Infante, J.L., Cahu, C.L., 2001. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology.* 130, 477-487.
- Zaret, T.M., Kerfoot, W.C., 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body-size selection versus visibility selection. *Ecology.* 56, 232-237.
- Zaunreiter, M., Junger, H., Kotrschal, K., 1991. Retinal morphology of cyprinid fishes: a quantitative histological study of ontogenetic changes and interspecific variation. *Vision Res.* 31, 383-394.
- Παπουτσόγλου, Σ.Ε., 1985. Εισαγωγή στις υδατοκαλλιέργειες. Εκδόσεις - Καραμπεροπουλος, Αθήνα.
- Παπουτσόγλου, Σ.Ε., 2008. Διατροφή ιχθύων. Εκδόσεις Σταμούλη Α.Ε., Αθήνα.