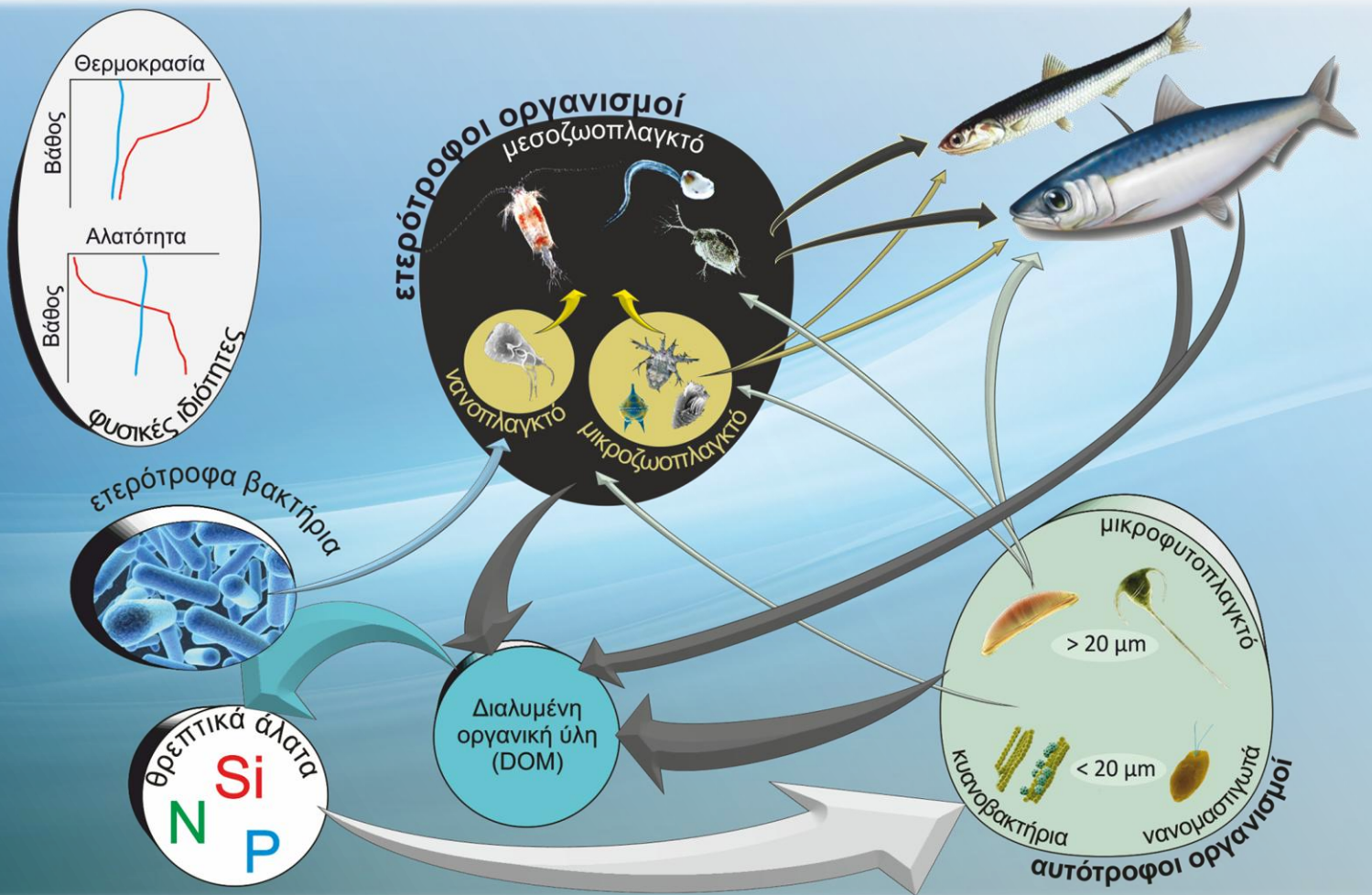


# ΤΡΟΦΙΚΗ ΟΙΚΟΛΟΓΙΑ ΜΙΚΡΩΝ ΠΕΛΑΓΙΚΩΝ ΨΑΡΙΩΝ



ΔΙΔΑΚΤΟΡΙΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

ΝΙΚΟΛΑΟΣ ΝΙΚΟΛΙΟΥΔΑΚΗΣ

ΗΡΑΚΛΕΙΟ 2011

«Τροφική οικολογία μικρών πελαγικών ψαριών»

Νικόλαος Νικολιουδάκης - Διδακτορική Διατριβή

Πανεπιστήμιο Κρήτης, Σχολή Θετικών Επιστημών, Τμήμα Βιολογίας

Ελληνικό Κέντρο Θαλάσσιων Ερευνών, Ινστιτούτο Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων

Τριμελής Συμβουλευτική Επιτροπή

Καθηγητής Ιωάννης Καρακάσης (επιβλέπων)

Κύριος Ερευνητής Στυλιανός Σωμαράκης (συνεπιβλέπων)

Εντεταλμένη Ερευνήτρια Παρασκευή Πήττα

Επταμελής Εξεταστική Επιτροπή

Καθηγητής Ιωάννης Καρακάσης

Κύριος Ερευνητής Στυλιανός Σωμαράκης

Εντεταλμένη Ερευνήτρια Παρασκευή Πήττα

Ομότιμος Καθηγητής Νικόλαος Τσιμενίδης

Καθηγητής Κωνσταντίνος Κουτσικόπουλος

Αναπληρωτής Καθηγητής Γεώργιος Κουμουνδούρος

Επίκουρη Καθηγήτρια Αικατερίνη Φραγκοπούλου

## Πρόλογος

Πριν από τέσσερα περίπου χρόνια άρχισα να καταβάλω μια προσπάθεια που ήξερα από την αρχή ότι θα ήταν δύσκολη. Δύσκολη γιατί ήξερα ότι θα «έπλεα» σε άγνωστα νερά. Νερά που περιελάμβαναν τη σύνδεση της βιολογικής ωκεανογραφίας με την οικολογία των ψαριών. Ωστόσο, δε σταμάτησα στιγμή να πιστεύω ότι θα τα καταφέρω. Φτάνοντας στο σήμερα κοιτάζω πίσω μου και βλέπω ότι οι όποιες φουρτούνες μόνο σε καλό μου βγήκαν...

Ο κύριος λόγος για την επιτυχία αυτής της διδακτορικής διατριβής δεν είναι άλλος από την καθοδήγηση του Δρ. Στυλιανού Σωμαράκη, Κύριου Ερευνητή στο Ινστιτούτο Θαλάσσιων Βιολογικών Πόρων του Ελληνικού Κέντρου Θαλάσσιων Ερευνών (ΕΛΚΕΘΕ). Ο Δρ. Σωμαράκης είναι ο άνθρωπος που για πολλά χρόνια με τιμά με την εμπιστοσύνη του, την καθοδήγησή τους και την αγάπη του. Μου παρέχει αδιαλείπτως «υπερσυμπυκνωμένη» γνώση (ασχέτως αν εγώ δεν είμαι πάντα σε θέση να την αφομοιώσω...) και με στηρίζει σε όλες τις δύσκολες στιγμές μου. Τον ευχαριστώ που είναι πάντοτε δίπλα μου...

Τα άγνωστα για μένα «νερά» της βιολογικής ωκεανογραφίας ανέλαβε να μου τα διδάξει η Δρ. Π. Πήττα, Εντεταλμένη Ερευνήτρια του Ινστιτούτου Ωκεανογραφίας του ΕΛΚΕΘΕ. Χωρίς την καθοριστική συμβολή της, το ένα από τα δύο συστατικά μέρη αυτής της διατριβής δε θα είχε πραγματοποιηθεί. Θα ήθελα μέσα από αυτά τα λίγα λόγια να την ευχαριστήσω για τις γνώσεις που μου μετέδωσε όλο αυτόν τον καιρό καθώς και για την υπομονή της με τις ελλειπείς γνώσεις μου σε σχέση με το γνωστικό της αντικείμενο. Θέλω να πιστεύω ότι το τελικό αποτέλεσμα τη χαροποίησε όσο κι εμένα και ελπίζω η συνεργασία μας να συνεχίσει να υφίσταται και στο μέλλον.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τον Καθηγητή Ι. Καρακάση για την τιμή που μου έκανε να είναι ο επιβλέπων της παρούσας διατριβής. Η παρουσία του προσδίδει ιδιαίτερο κύρος στην διατριβή αυτή, όπως και οι χρήσιμες παρεμβάσεις του στην τελική μορφή του παρόντος κειμένου.

Ιδιαίτερες ευχαριστίες θα ήθελα επίσης να απευθύνω στα υπόλοιπα μέλη της επιταμελούς εξεταστικής επιτροπής. Ο ομότιμος Καθηγητής Ν. Τσιμενίδης με τίμησε με την συμμετοχή του όντας ένας από τους πρωτεργάτες της αλιευτικής έρευνας στην Ελλάδα. Στον Καθηγητή Κ. Κουτσικόπουλο, ο οποίος ήταν ο άνθρωπος που με προσέλεξε στο χώρο της θαλάσσιας οικολογίας από τα προπτυχιακά μου ακόμα χρόνια και από τότε με συμβουλεύει και με βοηθά όποτε κι αν το έχω ζητήσει. Στον Αναπληρωτή Καθηγητή Γ. Κουμουνδούρο, του οποίου ο ενθουσιασμός και η βοήθειά του στην ερευνητική μου πορεία από την μεταπτυχιακή μου διατριβή ακόμα, μου παρέχουν συνεχώς μια δημιουργική νέα ματιά. Τέλος, ιδιαίτερες ευχαριστίες θα ήθελα να απευθύνω στην Επίκουρη Καθηγήτρια Α. Φραγκοπούλου, η οποία εδώ και

χρόνια με συμβουλεύει, με στηρίζει και εμμέσως συνέβαλε τα μέγιστα στην ολοκλήρωση αυτής της διατριβής.

Δεδομένου ότι η παρούσα διατριβή πραγματοποιήθηκε, στο πλαίσιο του ευρωπαϊκού ερευνητικού προγράμματος SARDONE ("Improving assessment and management of small pelagic species in the Mediterranean" FP6-44294), το οποίο εν μέρει με στήριξε οικονομικά, θα ήταν τρομακτική παράλειψη να μην αναγνωρίσω την πολύτιμη βοήθεια του Δρ. Α. Μαχιά, Διευθνή Ερευνών στο ΕΛΚΕΘΕ. Η συμβολή του ιδιαίτερα στο κομμάτι των δειγματοληψιών πεδίου (όπως και οπουδήποτε αλλού του ζήτησα τη βοήθειά του) ήταν καθοριστική και χωρίς την εμπειρία του και τις γνώσεις του, τα δείγματα αυτής της διατριβής θα ήταν πιθανότατα ανύπαρκτα...

Η σύνδεση της δομής και λειτουργίας της δομής του πελαγικού τροφικού πλέγματος με την τροφική οικολογία των μικρών πελαγικών ψαριών δε θα είχε γίνει ποτέ πραγματικότητα στην παρούσα διατριβή, αν δεν είχα τη βοήθεια της Δρ. Σ. Ίσαρη. Οι γνώσεις της επί της συστηματικής αναγνώρισης του μεσοζωοπλαγκτού ήταν το σημείο-κλειδί αυτής της διατριβής και την ευχαριστώ που αφενός με βοήθησε σε όλα τα στάδια της έρευνας αυτής και αφετέρου που με τιμάει με τη φιλία και την αγάπη της εδώ και πολλά χρόνια. Έχουμε πολύ δουλειά μπροστά μας ακόμα οι δυο μας...

Είναι δεδομένο ότι μια ερευνητική προσέγγιση που περιλαμβάνει δειγματοληψίες πεδίου με ερευνητικό σκάφος, δε μπορεί να πραγματοποιηθεί χωρίς την ύπαρξη του κατάλληλου πληρώματος. Σε αυτό το θέμα ήμουν ιδιαίτερα τυχερός, καθώς είχα τη δυνατότητα να έχω τη βοήθεια του Ε. Κόκου, Καπετάνιου του ερευνητικού σκάφους «ΦΙΛΙΑ» του ΕΛΚΕΘΕ και του πληρώματος του, που η αυταπάτη τους κατά τη διάρκεια των δειγματοληψιών αποδεικνύει ότι οι άνθρωποι αυτοί είναι το ίδιο «εραστής» της έρευνας, όπως εμείς οι υπόλοιποι «τρελοί» ερευνητές που πολλές φορές «σκυλοπνιγόμαστε» στο πέλαγος. Κωστή Λυγεράκη, Μανώλη Παρασχάκη, Μιχάλη Σουβλά, Κύκκο Μάτσο, Κωστή Παρασκευά, Δημήτρη Ανυφαντάκη και Νίκο Μπιάζο σας ευχαριστώ θερμά για όλα και ανυπομονώ να πάμε ταξίδι πάλι...

Οι δειγματοληψίες εκτός από το έμπειρο ναυτικό προσωπικό χρειάζονται και ανθρώπους που πάνω από όλα είναι διαθέσιμοι να κάνουν ότι περνάει από το χέρι τους για να σε διευκολύνουν στη δουλειά σου. Θέλω λοιπόν να ευχαριστήσω μέσα από αυτές τις γραμμές τη Δρ. Μ. Γιαννουλάκη, το Δρ. Κ. Τσαγκαράκη και την (σύντομα Δρ....μην ξεχνιόμαστε εεε;;;) Ε. Σχισμένου για τη βοήθεια και τη φιλία τους επί του σκάφους, αλλά και εκτός αυτού. Θέλω να πιστεύω ότι μαζί σας (και φυσικά με τους Στέλιο και Θανάση) έχουμε πολλά ενδιαφέροντα πράγματα να κάνουμε στο μέλλον...

Πολύτιμη ήταν επίσης η βοήθεια και η φιλία που μου προσέφερε σε μεγάλο μέρος της διατριβής αυτής η (επίσης σύντομα Δρ.) Τ. Τσαγκαράκη. Ελπίζω στο μέλλον ...

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω όλους του συνεργάτες στα εργαστήρια Αλτείας, Χημείας και Ωκεανογραφίας που συνέβαλαν με τον τρόπο τους στην ολοκλήρωση αυτής της διατριβής.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω όλους τους φίλους μου που όλα αυτά τα χρόνια με στηρίζουν και με ανέχονται...ιδιαίτερα αυτούς που βρίσκονται εδώ στην Κρήτη. (Ελένη, Μυρτώ, Κώστα για σας χτυπάει η καμπάνα...)

Τέλος, η στήριξη των γονιών μου όλα αυτά τα χρόνια είναι αυτή που μου επιτρέπει να συνεχίζω να κάνω αυτό που μου αρέσει χωρίς περιορισμούς. Σε αυτούς αφιερώνω τη διατριβή αυτή...

Ηράκλειο, 29 Οκτωβρίου 2011

*Στους γονείς μου*  
*Αναστάσιο & Ελένη*

## Περιεχόμενα

Περίληψη.....	3
Abstract .....	6
1. Εισαγωγή .....	8
1.1 Γενικά .....	8
Μικρά πελαγικά ψάρια .....	8
Μεσόγειος Θάλασσα και ΜΠΨ .....	9
1.2 Τροφική Οικολογία Μικρών Πελαγικών Ψαριών.....	10
Ημερήσια κατανάλωση τροφής.....	10
Τύποι θηραμάτων και στρατηγικές σύλληψης της τροφής.....	11
Τροφική οικολογία των ΜΠΨ στη Μεσόγειο .....	14
1.3 Το πελαγικό τροφικό πλέγμα στην Μεσόγειο θάλασσα .....	15
Περιοχή μελέτης.....	17
1.4 Στόχος μελέτης .....	18
2. Μεθοδολογία.....	20
2.1 Δειγματοληψία ψαριών.....	20
2.2 Δειγματοληψία βιοτικών και αβιοτικών περιβαλλοντικών παραμέτρων .....	22
2.3 Επεξεργασία και αναλύσεις στα ψάρια.....	24
Ημερήσια περιοδικότητα, ένταση και ημερήσια ποσότητα καταναλωθείσας τροφής..	26
Αναλύσεις της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων .....	29
2.4 Κατανομές μεγεθών θηραμάτων στα στομάχια και στο πεδίο .....	32
2.5 Συσχέτιση τροφικής οικολογίας με περιβαλλοντικές μεταβλητές.....	32
3. Αποτελέσματα.....	34
3.1 Συλλήψεις και παράμετροι ψαριών .....	34
Οντογενετικές αλλαγές.....	36
3.2 Τροφική οικολογία σαρδέλας .....	38
Περιοδικότητα, ένταση διατροφής και ημερήσια κατανάλωση .....	38
Σύνθεση στομαχικών περιεχομένων.....	43
Κατανομή μεγεθών θηραμάτων στα στομάχια της σαρδέλας .....	49
3.3 Τροφική οικολογία γαύρου.....	53
Περιοδικότητα, ένταση διατροφής και ημερήσια κατανάλωση .....	53
Σύνθεση στομαχικών περιεχομένων.....	58

Κατανομή μεγεθών θηραμάτων στα στομάχια του γαύρου .....	64
3.4 Αβιοτικό περιβάλλον και πελαγικό τροφικό πλέγμα .....	67
3.5 Συσχέτιση παραμέτρων της τροφικής οικολογίας των ψαριών με τις περιβαλλοντικές συνθήκες.....	72
Θερμοκρασία και ρυθμός γαστρικής κένωσης.....	72
Ημερήσια κατανάλωση τροφής.....	73
Διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων .....	76
Μεγέθη θηραμάτων στα στομάχια, στο πεδίο και συσχέτιση με περιβαλλοντικούς παράγοντες.....	77
4. Συζήτηση.....	81
4.1 Περιοχή δειγματοληψίας και κατανομή γαύρου και σαρδέλας.....	81
4.2 Οντογενετικές αλλαγές.....	82
4.3 Περιοδικότητα, ένταση διατροφής και ημερήσια κατανάλωση.....	83
Παράγοντες που επηρεάζουν την πρόσληψη τροφής εντός του ημερήσιου κύκλου ....	84
Ημερήσια κατανάλωση τροφής.....	86
Ρυθμός γαστρικής κένωσης και παράγοντες που τον επηρεάζουν.....	89
4.4 Τρόποι πρόσληψης τροφής.....	92
Σαρδέλα .....	92
Γαύρος .....	96
4.5 Θηράματα και σημασία τους στη διατροφή.....	97
4.6 Τροφική οικολογία και περιβαλλοντικές συνθήκες .....	100
Ημερήσια κατανάλωση σε σχέση με τη διαθεσιμότητα της τροφής.....	100
Απόκριση της σαρδέλας και του γαύρου στις αλλαγές του πλαγκτικού τροφικού πλέγματος.....	101
4.7 Μελλοντικές προοπτικές.....	104
5. Συμπεράσματα.....	105
6. Βιβλιογραφία .....	107
7. Παράρτημα I .....	119
8. Παράρτημα II .....	129
9. Παράρτημα III - Δημοσιεύσεις.....	136



## Περίληψη

Στόχος της παρούσας διατριβής ήταν να μελετηθεί η τροφική οικολογία των δύο κυρίαρχων ειδών μικρών πελαγικών ψαριών στο Βόρειο Αιγαίο, του Ευρωπαϊκού γαύρου (*Engraulis encrasicolus*) και της Ευρωπαϊκής σαρδέλας (*Sardina pilchardus*). Το Βόρειο Αιγαίο αποτελεί ένα από τα σημαντικότερα αλιευτικά πεδία της Μεσογείου Θάλασσας όσον αφορά στα μικρά πελαγικά ψάρια, δεδομένης της υψηλότερης παραγωγικότητας που παρατηρείται στην περιοχή αυτή συγκριτικά με την ολιγοτροφική Ανατολική Μεσόγειο. Στο πλαίσιο της μελέτης της τροφικής οικολογίας των δύο ειδών εξετάστηκε η περιοδικότητα, η ένταση και η κατανάλωση τροφής από δείγματα που συλλέχθηκαν κατά τη διάρκεια τεσσάρων ωκεανογραφικών αποστολών (Ιούλιος 2007, Δεκέμβριος 2007, Ιούλιος 2008, Φεβρουάριος 2009). Μελετήθηκε επίσης η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων κάθε είδους, με σκοπό να αναλυθούν οι διατροφικές τους προτιμήσεις και να εξεταστεί αν η επιλογή θηραμάτων σχετίζεται με την δομή και οργάνωση του πελαγικού τροφικού πλέγματος. Για το σκοπό αυτό, συλλέχθηκε στο πεδίο μεγάλος αριθμός παραμέτρων, τόσο περιβαλλοντικών όσο και σχετιζόμενων με το πλαγκτό (από βακτήρια έως μεσοζωοπλαγκτό).

Τα αποτελέσματα της μελέτης έδειξαν ότι τα δύο είδη έχουν πολλά κοινά χαρακτηριστικά σχετικά με την τροφική οικολογία τους. Συγκεκριμένα, παρουσίασαν κοινό πρότυπο στην ημερήσια διατροφή τους, το οποίο ήταν ανεξάρτητο του οντογενετικού σταδίου. Στις καλοκαιρινές περιόδους θερμο-στρωμάτωσης, τα ψάρια τρέφονταν κατά τη διάρκεια της ημέρας, με την ένταση της πρόσληψης τροφής να κορυφώνεται κατά τη διάρκεια της ανόδου των ψαριών προς τα επιφανειακά στρώματα στο πλαίσιο της ημερήσιας κατακόρυφης μετανάστευσης. Αντίθετα, κατά τη διάρκεια των χειμερινών περιόδων ανάμειξης, η εντονότερη κατανάλωση τροφής καταγράφηκε κατά την διάρκεια της μετανάστευσης προς την επιφάνεια και συνεχίστηκε σε υψηλά επίπεδα μέχρι τις πρώτες μεταμεσονύκτιες ώρες. Η ημερήσια κατανάλωση τροφής όπως εκτιμήθηκε από την εφαρμογή του μοντέλου των Elliott - Persson και του μοντέλου του Eggert για την ενήλικη σαρδέλα κυμάνθηκε από 2.02 - 3.67% του σωματικού βάρους (TW), ενώ του ενήλικου γαύρου από 1.50 - 4.30% TW. Αντίθετα, τα ιχθύδια του κάθε είδους είχαν υψηλότερες ημερήσιες καταναλώσεις από τα ενήλικα σε κάθε περίοδο δειγματοληψίας, με τιμές που κυμάνθηκαν από 4.18 -

5.36% TW για τη σαρδέλα και 1.84 - 4.74% TW για το γαύρο. Ο ρυθμός γαστρικής κένωσης (R) μεταξύ ιχθυδίων και ενηλίκων κάθε είδους ήταν παρόμοιος, όποτε συνυπήρχαν. Κατά τις θερινές περιόδους δειγματοληψίας, ο γαύρος (τόσο τα ιχθύδια όσο και τα ενήλικα) είχε περίπου διπλάσιο ρυθμό γαστρικής κένωσης από τη σαρδέλα,  $\sim 0.4 \text{ h}^{-1}$  και  $\sim 0.2 \text{ h}^{-1}$  αντίστοιχα. Η ίδια τάση παρατηρήθηκε και σε ενδιάμεσες θερμοκρασίες (Δεκέμβριος 2007:  $R_{\text{γαύρου}} \sim 0.2 \text{ h}^{-1}$ ,  $R_{\text{σαρδέλας}} \sim 0.1 \text{ h}^{-1}$ , ενώ στις χαμηλότερες θερμοκρασίες του χειμώνα (Φεβρουάριος 2009) οι ρυθμοί γαστρικής κένωσης ήταν ίδιοι και για τα δύο είδη ( $R \sim 0.13$ ). Επιπλέον, καταγράφηκε μια σημαντική σχέση μεταξύ της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής και της κατά κεφαλήν διαθέσιμης τροφής (μεσοζωοπλαγκτού) στο πεδίο και για τα δύο είδη, η οποία υποδηλώνει την ύπαρξη ενός μηχανισμού πυκνο-εξάρτησης στην κατανάλωση τροφής.

Σχετικά με τις διατροφικές προτιμήσεις των δύο ειδών, βρέθηκε ότι η ενήλικη σαρδέλα καταναλώνει υψηλές ποσότητες φυτοπλαγκτού, σε αντίθεση τόσο με τα ιχθύδια του ίδιου είδους όσο και με το γαύρο. Ωστόσο, τόσο για τη σαρδέλα όσο και το γαύρο, σχεδόν το σύνολο του διατροφικού άνθρακα προερχόταν από την κατανάλωση ζωοπλαγκτού και συγκεκριμένα σχετικά μεγάλων ( $>1 \text{ mm}$ ) καλανοειδών κωπηπόδων (*Acartia*, *Temora* και *Centropages*), τα οποία συλλαμβάνονταν κατά πάσα πιθανότητα ατομικά και όχι με ηθμοφαγία («φιλτράρισμα»). Η σύνθεση της δίαιτας φάνηκε να καθορίζεται από την διαθεσιμότητα/καταλληλότητα των μεγάλων θηραμάτων. Κατά τις περιόδους θερμοστρωμάτωσης, στο πελαγικό τροφικό πλέγμα επικρατούσαν οι μικροβιακές διεργασίες (αναλογία αυτότροφων κυττάρων  $<20 \mu\text{m}$  :  $>20 \mu\text{m}$  = 13-15, αναλογία βιομάζας ετερότροφων : αυτότροφων πικο- και νανοπλαγκτικής κυττάρων  $<0.5$ ), το σταθμισμένο μέσο μέγεθος του μεσοζωοπλαγκτού στο πεδίο ήταν μικρότερο και οι ηθμοφάγοι οργανισμοί, όπως τα κλαδοκεραιωτά και οι κωπηλάτες, ήταν άφθονοι. Το Φεβρουάριο του 2009, τα μεγάλα αυτότροφα κύτταρα  $>20 \mu\text{m}$  (κυρίως διάτομα) κυριαρχούσαν και η αφθονία των μεγαλύτερων κωπηπόδων (π.χ. *Centropages*) ήταν υψηλή. Το Δεκέμβριο του 2007, όταν η στήλη του νερού είχε αναμειχθεί αλλά η θερμοκρασία ήταν ακόμα σχετικά υψηλή, τόσο οι μικροβιακές διεργασίες όσο και η κλασσική τροφική αλυσίδα συμμετείχαν στη ροή ενέργειας. Η αφθονία των διατόμων, φάνηκε να συσχετίζεται σημαντικά και θετικά με το μέσο μέγεθος του μεσοζωοπλαγκτού (κωπήποδα και κλαδοκεραιωτά) στο πεδίο. Με τη σειρά του, η

αύξηση του μέσου μεγέθους του μεσοζωοπλαγκτού στο πεδίο αντικατοπτρίστηκε στα στομάχια του γαύρου και της σαρδέλας. Όταν τα μεγαλύτερα μεγέθους θηράματα ήταν λιγότερο άφθονα στο πεδίο (περίοδοι θερμο-στρωμάτωσης), τότε και τα δύο είδη διεύρυναν τη διαίτά τους, καταναλώνοντας και άλλες ζωοπλαγκτικές ομάδες. Αντίθετα όταν στο πεδίο κυριαρχούσαν μεγαλύτερα θηράματα (περίοδοι ανάμειξης) και τα δύο είδη έδειξαν μια σαφή προτίμηση προς αυτά τα μεγέθη, με το γαύρο ωστόσο να στρέφεται προς τα μεγαλύτερα διαθέσιμα θηράματα (π.χ. *Candacia*, *Eucalanus*) σε σχέση με τη σαρδέλα. Αυτός ο κατά μέγεθος διαχωρισμός των διαθέσιμων τροφικών πόρων επιβεβαιώθηκε από τις κατανομές μεγεθών των θηραμάτων στο πεδίο και στα στομάχια του κάθε είδους.

Η μελέτη της τροφικής οικολογίας των μικρών πελαγικών ψαριών αποτελεί σημαντικό πεδίο έρευνας, δεδομένης της προσπάθειας που γίνεται σήμερα σε παγκόσμιο επίπεδο, να συνδεθούν μοντέλα κατώτερων τροφικών επιπέδων (Lower Trophic Level models) με βιοενεργητικά μοντέλα ψαριών. Η σύνδεση αυτή αποσκοπεί στο να επιτύχει την ακριβή προσομοίωση των σχέσεων και διεργασιών που λαμβάνουν χώρα στο οικοσύστημα, η οποία, με τη σειρά της, μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως εργαλείο πρόβλεψης και διαχείρισης.

Λέξεις κλειδιά: τροφική οικολογία, μικρά πελαγικά ψάρια, γαύρος, σαρδέλα, διατροφή

## Abstract

The main aim of the present dissertation was to study the trophic ecology of two of the most abundant small pelagic fish species in the North Aegean Sea, i.e., the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and the European sardine (*Sardina pilchardus*). The North Aegean Sea is one of the most important fishing grounds for small pelagic fishes in the Mediterranean Sea, largely owed to the enhanced productivity of this area compared to the generally oligotrophic Eastern Mediterranean. Regarding the trophic ecology of the two species, the feeding periodicity, feeding intensity and daily ration was studied in fish collected during four oceanographic cruises (July 2007, December 2007, July 2008 and February 2009). The prey composition of the stomach contents was also analyzed in an attempt to define dietary preferences for each species and subsequently relate them with the structure and function of the pelagic food web. To achieve this, concurrent measurements of environmental and plankton variables (from bacteria to mesozooplankton) were also carried out in an effort to infer major trophic pathways in the pelagic food web and how these are related with prey selection in sardine and anchovy.

The trophic ecology of the two species studied was quite similar. Specifically, the feeding periodicity and intensity was similar for the two species in each sampling period, irrespectively of the ontogenetic stage (juveniles or adults). During summer, both species fed consistently during daytime, with a prominent peak at around sunset, i.e. when the vertical migration towards surface is taking place. In winter, high feeding rates were recorded in the early night (first 6 h after sunset) but not in the second half of the night. Daily rations were estimated by applying the Elliott-Persson and the Eggers models and varied from 2.02 to 3.67% total weight (TW) in adult sardines and 4.18 to 5.36% TW in juveniles. For anchovy, the respective rations were 1.50 to 4.30% TW for adults and 1.84 to 4.74% TW for juveniles. The instantaneous gastric evacuation rate (R) was similar in those periods that juveniles and adults of each species co-existed. In summer, anchovy juveniles and adults had almost double R values compared with sardine ( $R_{\text{anchovy}} \sim 0.4 \text{ h}^{-1}$  ;  $R_{\text{sardine}} \sim 0.2 \text{ h}^{-1}$ ). The same pattern was noted in December 2007 ( $R_{\text{anchovy}} \sim 0.2 \text{ h}^{-1}$  ;  $R_{\text{sardine}} \sim 0.1 \text{ h}^{-1}$ ). In February 2009, when temperature was lower, R was the similar for the two species ( $R \sim 0.13 \text{ h}^{-1}$ ). A

significant positive relationship emerged when daily ration was regressed against the ratio of mesozooplankton biomass to fish catch per unit effort (CPUE), implying a density-dependent rate of food consumption in both anchovy and sardine.

Regarding the dietary preferences of each species, adult sardines consumed large amounts of phytoplankton, in contrast to both juveniles of the same species and anchovy. However, for both species, the bulk of the dietary carbon derived from calanoid copepods, >1 mm total length (*Acartia*, *Temora*, *Centropages*), most likely captured by particulate feeding. Diet composition and prey selection seemed to be driven by the availability of large/suitable prey. During summer, microbial processes prevailed (ratio of autotrophs <20  $\mu\text{m}$ : >20  $\mu\text{m}$  = 13-15, ratio of heterotrophic:autotrophic pico- and nanoplankton biomass <0.5), the mean size of mesozooplankton was smaller and filter-feeding cladocerans and appendicularians were very abundant. In February 2009, autotrophs >20  $\mu\text{m}$  dominated the carbon budget and the abundance of larger sized copepods (e.g. *Centropages*) was high. In December 2007, when waters were mixed but yet relatively warm, both the 'microbial' and 'classical' (herbivorous) trophic pathways seemed to be important. The mean size of mesozooplankton (copepods+cladocerans) in fish stomachs was highly correlated with their mean size in the field, the latter being in turn highly and positively correlated with the concentration of diatoms. When larger-sized preys were less abundant in the field, both species broadened their trophic niche, turning towards other zooplankton preys as well. On the contrary, when larger-sized preys were dominating the plankton (mixing periods) both species preferred such preys, with anchovy consuming the largest available copepods (e.g., *Candacia*, *Eucalanus*). This size-based partitioning of food resources was confirmed by examining the size frequency distributions of preys in both the stomachs and the field.

The study of the trophic ecology of small pelagic fish is an expanding research field, given the increasing effort worldwide to couple Lower Trophic Level (LTL) models with fish bioenergetic models. The linking of LTL with higher trophic level models aims at accurately simulating the functional relationships in marine ecosystems, providing a powerful tool for fisheries management.

Keywords: trophic ecology, small pelagic fish, anchovy, sardine, diet

# 1. Εισαγωγή

## 1.1 Γενικά

### Μικρά πελαγικά ψάρια

Ως μικρά πελαγικά ψάρια (ΜΠΨ) λογίζονται τα διάφορα είδη γαύρου (anchovy), σαρδέλας (sardine), ρέγγας (herring) και παπαλίνας (sprat) και αποτελούν περίπου το 30% της παγκόσμιας αλιευτικής παραγωγής (FAO 2011). Είναι οργανισμοί με μικρή διάρκεια ζωής, ταχύ ρυθμό αύξησης και υψηλή γονιμότητα (Blaxter & Hunter 1982). Έχουν πολύ υψηλές αφθονίες παγκοσμίως, οι οποίες αποδίδονται κυρίως στην ικανότητά τους να εκμεταλλεύονται αποτελεσματικά οργανισμούς χαμηλότερων τροφικών επιπέδων, δηλαδή το πλαγκτό (van der Lingen et al. 2009). Τα ΜΠΨ διαδραματίζουν κυρίαρχο ρόλο στα οικοσυστήματα που είναι παρόντα (Fréon et al 2009), λόγω του ότι μεσολαβούν στη μεταφορά ενέργειας από τα χαμηλότερα προς τα υψηλότερα τροφικά επίπεδα (van der Lingen et al. 2009), αποτελώντας τροφή για ψάρια, θαλάσσια θηλαστικά, πτηνά και φυσικά τον άνθρωπο. Πέραν της προφανούς οικολογικής τους σημασίας, η οικονομική τους σημασία, ιδιαίτερα στα πολύ παραγωγικά συστήματα αναβλύσεων (upwelling systems), είναι τεράστια. Η αλιεία των ΜΠΨ (με τις επακόλουθες μεταποιητικές δραστηριότητες) στηρίζει ιδιαίτερα τις οικονομίες ορισμένων κρατών σε περιοχές αναβλύσεων (π.χ. Χιλή, Περού), με αποτέλεσμα οι μεγάλες διακυμάνσεις στη βιομάζα τους να αποβαίνουν καταστροφικές για τις τοπικές οικονομίες (π.χ. κατάρρευση αποθέματος του γαύρου του Περού το 1972) (Alheit et al. 2009).

Στα περισσότερα συστήματα (περιοχές αναβλύσεων ή μη), τα ΜΠΨ απαντώνται ως ζεύγη ειδών (π.χ. γαύρος/σαρδέλα) και κάθε είδος καταναλώνει διαφορετικά μεγέθη ζωοπλαγκτού (James 1988, van der Lingen et al. 2009). Στις ελάχιστες μελέτες υπό συνθήκες αιχμαλωσίας, έχει βρεθεί πως τόσο η σαρδέλα όσο και ο γαύρος επιδεικνύουν επιλεκτικότητα με βάση το μέγεθος ή/και τον τύπο του θηράματος, ιδιαίτερα δε όταν συλλαμβάνουν διακριτά θηράματα (“particulate feeding” ή “biting”) (James & Findlay 1989, van der Lingen 1994, Garrido et al. 2007a). Οι ασύγχρονες (out-of-phase) διακυμάνσεις στη βιομάζα των ΜΠΨ, που

παρατηρούνται στις περισσότερες περιοχές αναβλύσεων, έχουν, τουλάχιστον εν μέρει, θεωρηθεί πως σχετίζονται με τις διαφορές στη διατροφή των ΜΠΨ (Schwartzlose et al. 1999, van der Lingen et al. 2006a). Μια πρόσφατη μελέτη μάλιστα (Ayón et al. 2011), έδειξε την ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της διακύμανσης της βιομάζας του γαύρου και της σαρδέλας στο Περού με τη μεταβολή των επικρατούντων οργανισμών (και συνεπώς μεγεθών) του πλαγκτού, παρέχοντας ισχυρή στήριξη στην παραπάνω θεωρία.

## **Μεσόγειος Θάλασσα και ΜΠΨ**

Τα σημαντικότερα ιχθυοαποθέματα σαρδέλας (*Sardina pilchardus* και *Sardinops sagax*) και γαύρου (*Engraulis* spp.) εντοπίζονται κυρίως σε παραγωγικές περιοχές αναβλύσεων κατά μήκος των ανατολικών ακτών του Ατλαντικού και του Ειρηνικού Ωκεανού. Στην oligοτροφική Μεσόγειο Θάλασσα τα κύρια πλαγκτοφάγα ψάρια είναι η σαρδέλα (*Sardina pilchardus*) και ο γαύρος (*Engraulis encrasicolus*) (Palomera et al. 2007), τα οποία εντοπίζονται κυρίως σε παράκτιες περιοχές με σχετικά αυξημένη παραγωγικότητα (Somarakis et al. 2004a, Tsagarakis et al. 2008, Giannoulaki et al. 2011). Η υψηλότερη παραγωγικότητα των περιοχών αυτών οφείλεται κατά κύριο λόγο στην επίδραση νερών χαμηλής αλατότητας (π.χ. η περιοχή γύρω από το δέλτα του ποταμού Ebro στην Καταλονία, ο Κόλπος των Λεόντων στη Γαλλία, η περιοχή του ποταμού Po στην Αδριατική και η περιοχή του Βόρειου Αιγαίου). Η ιδιαίτερη οικολογική σημασία των ΜΠΨ σε όλα τα προαναφερθέντα οικοσυστήματα της Μεσογείου έχει δειχθεί προσφάτως μέσα από την ανάπτυξη οικοσυστημικών μοντέλων ισοζυγίου μάζας (μοντέλα ECOPATH) [Θάλασσα της Καταλονίας (Coll et al. 2006), Αδριατική Θάλασσα (Coll et al. 2007) και Βόρειο Αιγαίο (Tsagarakis et al. 2010)].

## **1.2 Τροφική Οικολογία Μικρών Πελαγικών Ψαριών**

### **Ημερήσια κατανάλωση τροφής**

Όπως στα υπόλοιπα ψάρια, έτσι και στα μικρά πελαγικά ψάρια η κατανάλωση τροφής, εξαρτάται κυρίως από το σωματικό μέγεθος και τη θερμοκρασία του νερού (Jobling 1998). Η ποσότητα προσλαμβανόμενης τροφής αυξάνεται με το μέγεθος του ψαριού, ακολουθώντας αλλομετρική σχέση (Jobling 1998). Συνήθως δε, εκφράζεται ως ποσοστό επί του σωματικού βάρους που καταναλώνεται στη διάρκεια ενός ημερήσιου κύκλου [ημερήσια μερίδα (daily ration): γραμμάρια καταναλωθείσας τροφής ανά γραμμάριο σωματικού βάρους ανά ημέρα].

Η σχέση της κατανάλωσης τροφής με τη θερμοκρασία είναι παραβολικής μορφής: ο ρυθμός κατανάλωσης αυξάνεται όσο αυξάνεται η θερμοκρασία, φτάνει το μέγιστο σε ενδιάμεσες θερμοκρασίες και κατόπιν αρχίζει να μειώνεται δραστικά στις υψηλότερες θερμοκρασίες (Jobling 1998). Η εξάρτηση της κατανάλωσης τροφής (πλαγκτού), τόσο από το μέγεθος του ψαριού όσο και από τη θερμοκρασία του νερού, είναι παράγοντες που γενικώς λαμβάνονται υπόψη στα βιοενεργητικά μοντέλα ψαριών και, πιο συγκεκριμένα, σε προσφάτως ανεπτυγμένα βιοενεργητικά μοντέλα μικρών πελαγικών ψαριών που συνδέονται με μοντέλα κατώτερων τροφικών επιπέδων (π.χ. Politikos et al. 2011). Ωστόσο, άλλοι παράγοντες που δύνανται να επηρεάζουν επιπρόσθετα το ρυθμό κατανάλωσης τροφής (π.χ. φωτοπερίοδος, αναπαραγωγική δραστηριότητα, πρόσφατη κατανάλωση τροφής), έχουν μελετηθεί ελάχιστα στα ψάρια (Jobling 1998 και αναφορές εντός).



## Τύποι θηραμάτων και στρατηγικές σύλληψης της τροφής

Κατά το παρελθόν, οι υψηλές αφθονίες των ΜΠΨ, ιδιαίτερα σε περιοχές αναβλύσεων, αποδίδονταν στη δυνατότητα των ΜΠΨ να τρέφονται απευθείας με φυτοπλαγκτόν (King & Macleod 1976), καθιστώντας τις απώλειες ενέργειας μεταξύ τροφικών επιπέδων πολύ περιορισμένες. Ωστόσο, ο James (1988) στην αναλυτική μελέτη που έκανε σχετικά με τη διαίτα των ΜΠΨ ανά τον κόσμο, ανέδειξε το γεγονός ότι ελάχιστα είδη στηρίζουν τη διατροφή τους αποκλειστικά στο φυτοπλαγκτό (π.χ. *Brevoortia tyrannus*) ή μόνο στο ζωοπλαγκτό (*Cetengraulis mysticetus*). Σήμερα, στη συντριπτική πλειονότητά τους, τα ΜΠΨ θεωρούνται παμφάγοι, μικροφάγοι οργανισμοί (James 1988), που καλύπτουν τις ενεργειακές τους απαιτήσεις κατά κύριο λόγο από το ζωοπλαγκτό (π.χ. James 1987, van der Lingen 2002, Garrido et al. 2008a, Espinoza & Bertrand 2008, Espinoza et al. 2009). Ωστόσο, η σημασία του φυτοπλαγκτού είναι επίσης μεγάλη για τη διατροφή ορισμένων ΜΠΨ που, ως επί το πλείστον, αντλούν την ενέργειά τους από το ζωοπλαγκτό [π.χ. *Engraulis encrasicolus* στη Νότιο Αφρική (James 1987) και τη Μαύρη Θάλασσα (Bulgakova 1993), *Sardina pilchardus* στις πορτογαλικές ακτές του Ατλαντικού (Garrido et al. 2008a)].

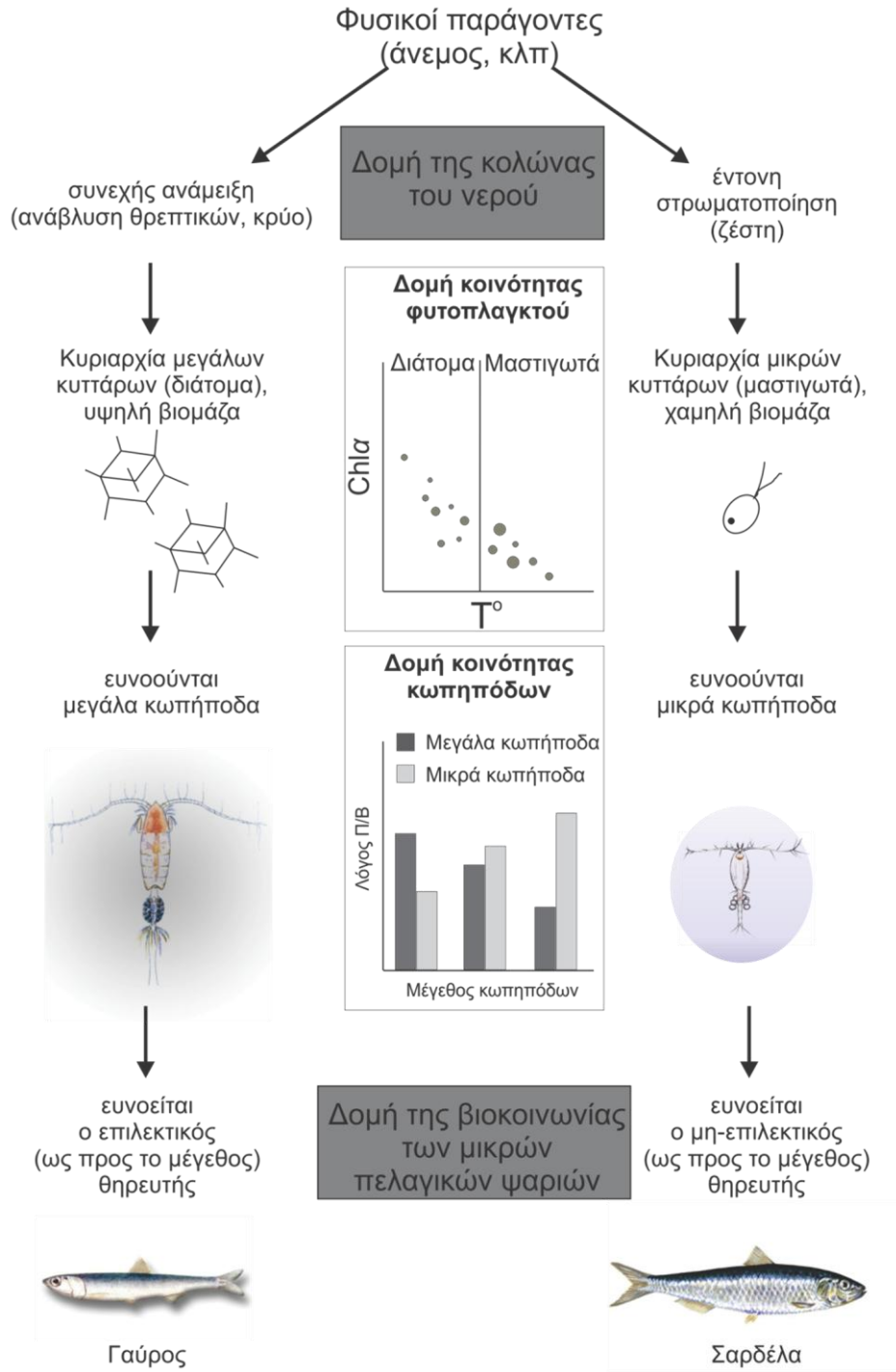
Τα ΜΠΨ επιδεικνύουν ιδιαίτερα ευκαιριακή (καταναλώνουν τα όποια διαθέσιμα θηράματα) και πλαστική συμπεριφορά όσον αφορά στη διατροφή τους (James 1988, Garrido et al. 2008, van der Lingen et al. 2009). Διαθέτουν δύο κύριους τρόπους πρόσληψης της τροφής (feeding modes): την ηθμοφαγία<sup>1</sup> (παθητική πρόσληψη τροφής) και την ατομική σύλληψη θηραμάτων<sup>2</sup> (ενεργητική πρόσληψη τροφής) (van der Lingen et al. 2006a). Η ηθμοφαγία χρησιμοποιείται κατά κύριο λόγο για την πρόσληψη πλαγκτονικών οργανισμών μικρού μεγέθους, σε αντίθεση με τα μεγαλύτερα θηράματα, τα οποία προσλαμβάνονται με ενεργητικό τρόπο (ατομική σύλληψη) (van der Lingen et al. 2009). Οι σαρδέλες θεωρούνται κυρίως μη επιλεκτικοί ηθμοφάγοι οργανισμοί (filter-feeders) (van der Lingen 1994, Garrido et al. 2007a), ενώ οι γαύροι έντονα επιλεκτικοί θηρευτές, που κατά κύριο λόγο συλλαμβάνουν τα θηράματά τους ατομικά (James et al. 1988). Ωστόσο, τόσο ο γαύρος όσο και η σαρδέλα μπορούν να εναλλάσσουν τρόπους διατροφής μεταξύ της

<sup>1</sup> Ελεύθερη απόδοση του όρου “filter feeding”. Στο κείμενο χρησιμοποιείται επίσης ο όρος «φιλτράρισμα» με ταυτόσημη έννοια

<sup>2</sup> Ελεύθερη απόδοση του όρου “raptorial feeding” ο οποίος είναι ταυτόσημος με τους όρους “raptorial feeding” και “bitting”.

ηθμοφαγίας και της ατομικής σύλληψης θηραμάτων αναλόγως του τύπου και της συγκέντρωσης της λείας (James & Findlay 1989, van der Lingen 1994, Garrido et al. 2007a). Αυτή ακριβώς, η αποτελεσματική εκμετάλλευση ευρέως φάσματος μεγεθών του πλαγκτού έχει προταθεί ως ο λόγος για τον οποίο καταφέρνουν να συντηρούν τόσο υψηλές αφθονίες, ιδιαίτερα σε περιοχές αναβλύσεων (van der Lingen et al. 2006a).

Η γνώση της τροφικής οικολογίας των ΜΠΨ και ιδιαίτερα η επιλεκτικότητα όσον αφορά στα θηράματα (είτε σε επίπεδο ταξινομικής ομάδας είτε σε επίπεδο μεγέθους) είναι σημαντική για την ποσοτικοποίηση των τροφικών σχέσεων και της ροής ενέργειας στα πελαγικά οικοσυστήματα και ιδιαίτερα χρήσιμη στην ανάπτυξη οικοσυστημικών μοντέλων που καλύπτουν όλο το τροφικό πλέγμα (“end-to-end” models) (Rose et al. 2010). Για τα ΜΠΨ που δύνανται να εναλλάσσουν την τροφοληπτική τους δυνατότητα μεταξύ ηθμοφαγίας και ατομικής σύλληψης, η δομή και η λειτουργία του πελαγικού τροφικού πλέγματος πιθανώς επηρεάζει σημαντικά την επιλεκτικότητα θηραμάτων, μέσω του καθορισμού των μεγεθών της μεσοζωοπλαγκτικής βιοκοινότητας, δηλαδή της διαθεσιμότητας κωπηπόδων μεγάλου μεγέθους. Η υπόθεση που έχει διατυπωθεί πρόσφατα (Σχήμα 1.1) υποστηρίζει πως σε περιβάλλοντα με κρύα νερά, πλούσια σε θρεπτικά άλατα (π.χ. περιοχές αναβλύσεων), που ευνοούν την επικράτηση μεγάλων φυτοπλαγκτονικών κυττάρων (κυρίως διατόμων), κυριαρχούν τα μεγαλύτερου μεγέθους κωπήποδα, τα οποία αποτελούν ιδανική τροφή για το γαύρο (van der Lingen et al 2006a; 2009). Αντίθετα, σε θερμές υδάτινες μάζες, οι οποίες παρουσιάζουν σταθερότητα (περιοχές ή εποχές με έντονη στρωμάτωση), η επικράτηση μικρών μαστιγωτών (νανο- και μικρομαστιγωτών) ευνοεί την επικράτηση των μικρού μεγέθους κωπηπόδων, τα οποία εκμεταλλεύεται αποτελεσματικότερα η σαρδέλα (μέσω της διηθητικής συσκευής της που είναι καταλληλότερη για συγκράτηση μικρότερων σωματιδίων). Στις θαλάσσιες λεκάνες των εύκρατων περιοχών, η δομή και η λειτουργία του πλαγκτονικού τροφικού πλέγματος μεταβάλλονται εποχικά, μεταξύ της περιόδου θερμο-στρωμάτωσης (stratification) (καλοκαίρι) και της περιόδου ανάμειξης (mixing) (χειμώνας) (Cushing 1978). Συνεπώς, η επιλογή θηραμάτων από τα ΜΠΨ μπορεί να αλλάζει επίσης, ως επακόλουθο των εποχικών αλλαγών στη δομή του πελαγικού τροφικού πλέγματος.



**Σχήμα 1.1.** Σχηματικό διάγραμμα της διαδικασίας με την οποία η επίδραση των φυσικών παραγόντων μπορεί να οδηγήσει σε περιβαλλοντικές συνθήκες που ευνοούν το γαύρο ή τη σαρδέλα στο σύστημα του Ρεύματος της Νότιας Benguela [ανασχεδιασμένο από van der Lingen et al. (2006a)].

## Τροφική οικολογία των ΜΠΨ στη Μεσόγειο

Παρά την υψηλή οικονομική και οικολογική σημασία τους, οι μελέτες σχετικά με την τροφική οικολογία των ΜΠΨ και συγκεκριμένα της σαρδέλας και του γαύρου, που είναι τα κυρίαρχα αποθέματα στη Μεσόγειο (FAO 2011), είναι λίγες. Επιπλέον, κάποιες μελέτες που σχετίζονται με την τροφική οικολογία της *Sardina pilchardus*, έλαβαν χώρα στην Πορτογαλία (Garrido et al. 2007a, 2008a) και, συνεπώς, γεωγραφικά δεν καταχωρούνται στη Μεσόγειο. Ωστόσο, δεδομένου ότι η σαρδέλα του Β.Α. Ατλαντικού ανήκει στο ίδιο είδος με τη σαρδέλα της Μεσογείου, οι μελέτες στην Πορτογαλία προσφέρουν την καλύτερη υφιστάμενη πληροφορία για την τροφική οικολογία του είδους. Επίσης, ένας σημαντικός αριθμός μελετών σχετικά με την τροφική οικολογία του γαύρου, *Engraulis encrasicolus*, έχει συντελεστεί στη Νότιο Αφρική (π.χ. King & Macleod 1976, James 1987, 1988, James & Probyn 1989, van der Lingen et al. 2006a), όταν ακόμα ο γαύρος της περιοχής θεωρούταν ότι ανήκει στο είδος *Engraulis capensis*. Ωστόσο, γενετικές μελέτες έχουν αποδείξει ότι ο πληθυσμός της Νότιας Αφρικής ανήκει στο *Engraulis encrasicolus* (Grant & Bowen 1998) και, γι' αυτό το λόγο, οι μελέτες τροφικής οικολογίας στη Νότια Αφρική μπορούν να θεωρηθούν αντιπροσωπευτικές του είδους.

Κάποιες βασικές πληροφορίες, που σχετίζονται με την τροφική οικολογία της σαρδέλας στη Μεσόγειο, προέρχονται από τις μορφολογικές μελέτες του Andreu (1953, 1960, 1969) πάνω στη δομή και τη μορφολογία της διηθητικής συσκευής της στοματικής κοιλότητας, στις οποίες παρατίθενται και κάποιες συγκριτικές αναφορές για το γαύρο. Πληροφορίες υπάρχουν επίσης σχετικά με τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ιχθυονυμφών (Conway et al. 1994, Fernández & González-Quirós 2006) και των ενήλικων σταδίων του είδους (Massuti & Oliver 1948, Varela et al. 1988; 1990, Garrido 2002; 2008a, Cunha et al. 2005, Sever et al. 2005). Τέλος, όσον αφορά στην ημερήσια διακύμανση και ένταση της πρόσληψης τροφής, τα διαθέσιμα δεδομένα είναι αντιφατικά και έχουν προκύψει ως «παράπλευρο» υλικό στο πλαίσιο άλλων μελετών για το είδος. Συγκεκριμένα ο Andreu (1969) υποστηρίζει ότι η σαρδέλα τρέφεται κατά τη διάρκεια της ημέρας, άλλα ο Gómez-Larrañeta (1960) αναφέρει ότι η τροφοληψία συνεχίζεται και κατά τη διάρκεια της νύχτας. Στις περιοχές αναβλύσεων, η σαρδέλα τρέφεται είτε συνεχώς είτε μόνο κατά τη διάρκεια της ημέρας (van del Lingen et al 2009 και αναφορές εντός).

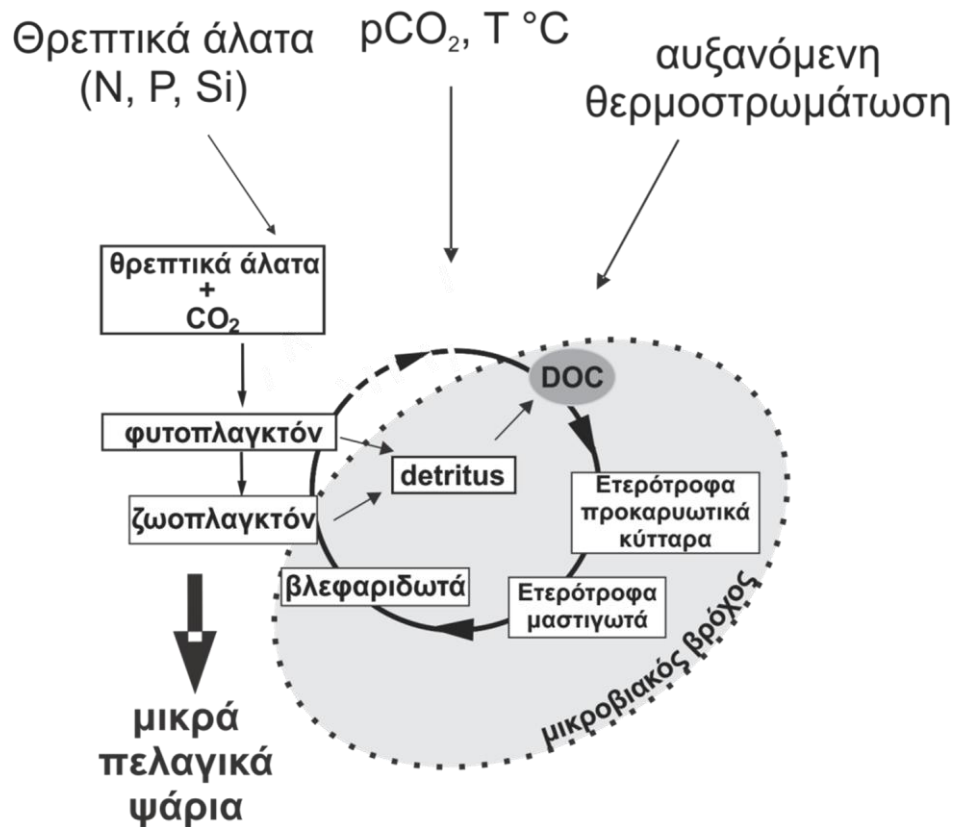
Για το γαύρο, πληροφορίες σχετικά με τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ενηλίκων υπάρχουν για τη δυτική Μεσόγειο [Θάλασσα της Καταλονίας (Tudela & Palomera 1997), Κόλπος Λεόντων (Plounevez & Champalbert 2000)] και κεντρική Μεσόγειο (Αδριατική Θάλασσα, Borner et al. 2009), καθώς επίσης και για τις ακτές της Αλγερίας (Bacha et al. 2009). Όσον αφορά στην ημερήσια περιοδικότητα, ο γαύρος τρέφεται κατά τη διάρκεια της ημέρας με μέγιστη ένταση κατά τη δύση του ηλίου (Tudela & Palomera 1995; 1997, Borner et al. 2009). Όσον αφορά στις ιχθυονύμφες του είδους, πληροφορίες σχετικές με τη σύνθεση της διαίτας υπάρχουν για όλη τη Μεσόγειο [Θάλασσα Καταλονίας (Tudela et al. 2002), Αδριατική Θάλασσα (Conway et al 1998), Βόρειο Αιγαίο (Catalan et al. 2010)].

### **1.3 Το πελαγικό τροφικό πλέγμα στην Μεσόγειο θάλασσα**

Η Μεσόγειος είναι μια από τις πιο ολιγοτροφικές περιοχές στον πλανήτη, με πολύ μικρές συγκεντρώσεις θρεπτικών και έντονη θερμο-στρωμάτωση κατά τους θερινούς μήνες (Siohou-Frangou et al. 2010). Έχει χαρακτηριστεί ως ένα μωσαϊκό υποπεριοχών, όπου η υδρολογική ετερογένεια και πολυπλοκότητα αντανακλάται τελικά στα επίπεδα παραγωγικότητας του μεσοζωοπλαγκτού (Scotto di Carlo & Iannora 1983). Η ετερογένεια αυτή εκφράζεται μέσω ενός πολύπλοκου πελαγικού τροφικού πλέγματος, με πολλαπλά μονοπάτια μεταφοράς της ενέργειας από τα κατώτερα στα ανώτερα τροφικά επίπεδα. Τα μονοπάτια αυτά περιλαμβάνουν από την απλή, «κλασσική» τροφική αλυσίδα έως τις πολύπλοκες οδούς ροής ενέργειας, με τους οργανισμούς που απαρτίζουν το λεγόμενο μικροβιακό βρόχο (microbial loop) (Σχήμα 1.2). Στο «κλασσικό» τροφικό μονοπάτι, τα κωπήποδα μεσολαβούν μεταξύ των παραγωγών (κυρίως διάτομα) και των ανώτερων τροφικών επιπέδων (ψάρια), χωρίς σημαντικές απώλειες στη μεταφορά ενέργειας (Cushing 1989). Αυτό κυρίως ισχύει στην περίπτωση των μεγάλων σε μέγεθος κωπήποδων (π.χ. μεγάλα καλανοειδή), ενώ τα μικρά κωπήποδα (μήκους <1 mm) είναι ικανά να εκμεταλλεύονται με ιδιαίτερα αποδοτικό τρόπο συστατικά του μικροβιακού τροφικού πλέγματος (Turner 2004).

Σημαντικότατο ρόλο στο πελαγικό τροφικό πλέγμα διαδραματίζουν εκτός από τα κωπήποδα και άλλα taxa όπως τα κλαδοκεραιωτά και τα ζελατινώδη ουροχορδωτά

(κωπηλάτες και βυτιοειδή). Οι ομάδες αυτές παρουσιάζουν έντονες πληθυσμιακές εξάρσεις σε συγκεκριμένες περιόδους του χρόνου (Isari et al. 2006) και χαρακτηρίζονται από υψηλούς ρυθμούς αύξησης (Hopcroft & Roff 1995, Rose et al. 2004). Τα θαλάσσια ουροχορδωτά είναι γνωστό ότι αξιοποιούν αποτελεσματικά τα μικρά σε μέγεθος σωματίδια (Fortier et al. 1994), συμβάλλοντας στη μεταφορά του μικρής διάρκειας ζωής βιογενούς άνθρακα (συστατικά του μικροβιακού τροφικού πλέγματος) προς τις μεγάλης διάρκειας ζωής δεξαμενές άνθρακα (π.χ. ιχθυονύμφες και ενήλικα ψάρια) ή/και προς τα βαθύτερα στρώματα.



**Σχήμα 1.2.** Σχηματικό διάγραμμα των δύο κύριων τροφικών μονοπατιών στο πελαγικό περιβάλλον. Το κλασσικό τροφικό μονοπάτι περιλαμβάνει τη ροή ενέργειας από το φυτοπλαγκτό στα μικρά πελαγικά ψάρια μέσω του ζωοπλαγκτού, ενώ ο μικροβιακός βρόχος περιλαμβάνει ένα εναλλακτικό πιο σύνθετο μονοπάτι ροής ενέργειας. DOC: διαλυμένος οργανικός άνθρακας. detritus: σωματιδιακό υλικό σε μορφή θρυμμάτων.

## Περιοχή μελέτης

Το Βόρειο Αιγαίο, με την εκτεταμένη υφαλοκρηπίδα του (για τα δεδομένα της ανατολικής Μεσογείου), είναι το σημαντικότερο αλιευτικό πεδίο για τα μικρά πελαγικά ψάρια στην Ελλάδα (Stergiou et al. 1997, Somarakis et al. 2006). Οι αυξημένες συγκεντρώσεις ψαριών (κυρίως ΜΠΨ) στην περιοχή, σε σχέση με το νότιο Αιγαίο και το Ιόνιο, σχετίζονται με την συγκριτικά αυξημένη παραγωγικότητα της περιοχής. Η τελευταία αποδίδεται κυρίως στην επίδραση του νερού της Μαύρης Θάλασσας και, σε μικρότερο βαθμό, στην απορροή των μεγάλων ποταμών που εκβάλλουν στη περιοχή (Εβρος, Νέστος, Στρυμόνας) (Stergiou et al. 1997, Siokou-Frangou et al. 2002; 2010, Isari et al. 2006). Συγκεκριμένα, οι υψηλές συγκεντρώσεις ανόργανων θρεπτικών αλάτων του νερού της Μαύρης Θάλασσας (NMΘ) μειώνονται έντονα μετά την εισροή του στο ΒΑ. Αιγαίο από τα Στενά των Δαρδανελίων, γεγονός που έχει αποδοθεί στην κατανάλωσή τους κατά τη διάρκεια της πορείας (advection) του NMΘ στο Αιγαίο (Polat & Tugrul 1996). Ωστόσο, το NMΘ οδηγεί στον εμπλουτισμό των νερών του Β. Αιγαίου με διαλυμένο οργανικό άνθρακα (dissolved organic carbon) (Sempéré et al. 2002). Ο διαλυμένος οργανικός άνθρακας είναι καθοριστικής σημασίας για τις, ιδιαίτερα ενισχυμένες στην περιοχή, μικροβιακές διαδικασίες στο τροφικό πλέγμα, ειδικά τη ροή άνθρακα μέσω της μικροβιακής βιομάζας (Siokou-Frangou et al. 2002) στους ηθμοφάγους οργανισμούς του μεσοζωοπλαγκτού (π.χ. κλαδοκεραιωτά και κωπηλάτες) (Isari et al. 2006; 2007). Επιπλέον, τα μικρά κωπήποδα (<1 mm ολικό μήκος) που εκμεταλλεύονται αποτελεσματικά τις συνθήκες που προκαλούνται από την επικράτηση των μικροβιακών διεργασιών (Calbet & Saiz 2005), κυριαρχούν στο μεσοζωοπλαγκτό του Β. Αιγαίου, σε όρους τόσο αφθονίας όσο και βιομάζας (Isari et al. 2006; 2011, Zervoudaki et al. 2007).

## 1.4 Στόχος μελέτης

Η παρούσα διατριβή πραγματοποιήθηκε στο πλαίσιο του ερευνητικού προγράμματος SARDONE ('Improving assessment and management of small pelagic species in the Mediterranean', FP6-44294). Οι αναλύσεις βασίστηκαν σε δείγματα από μια παράκτια περιοχή του Β.Α. Αιγαίου που κάλυπταν τον εικοσιτετράωρο κύκλο, τόσο το καλοκαίρι όσο και το χειμώνα, με σκοπό, αφενός να συλλεχθούν και να συγκριθούν τόσο ενήλικα άτομα όσο και ιχθύδια σαρδέλας και γαύρου και αφετέρου να εκτιμηθούν οι παράμετροι της τροφικής οικολογίας των δύο ειδών σε εποχικό επίπεδο.

Ο κύριος σκοπός της παρούσας διατριβής ήταν η ανάλυση της σύστασης των στομαχικών περιεχομένων της σαρδέλας και του γαύρου σε σχέση με τη δομή και τη λειτουργία του πλαγκτικού τροφικού πλέγματος, καθώς και η συσχέτιση των παρατηρούμενων προτύπων με τους αβιοτικούς και βιοτικούς περιβαλλοντικούς παράγοντες. Συγκεκριμένα, τα δείγματα που συλλέχθηκαν στο πεδίο, χρησιμοποιήθηκαν για την εκτίμηση της ημερήσιας περιοδικότητας και έντασης πρόσληψης τροφής, καθώς και της ημερήσιας κατανάλωσης πλαγκτού. Παράλληλα εξετάστηκε η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων σε σχέση με τον τύπο, το μέγεθος και την περιεκτικότητα των θηραμάτων σε άνθρακα με σκοπό να συγκριθούν τα δύο είδη αλλά και η σύσταση της διαίτας τους σε σχέση με τους διαθέσιμους στο πεδίο τροφικούς πόρους.

Τα ερωτήματα που τέθηκαν ήταν:

(α) Είναι η πρόσληψη τροφής του γαύρου και της σαρδέλας συνεχής, ή παρουσιάζει κάποιο/α μέγιστο/α εντός του ημερησίου κύκλου;

(β) Διαφέρει, για κάθε εξεταζόμενο είδος, η ημερήσια κατανάλωση τροφής ή/και η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων και ενηλίκων;

(γ) Αλλάζει, για κάθε εξεταζόμενο είδος, η ημερήσια κατανάλωση τροφής ή/και η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων κατά την αναπαραγωγική περίοδο σε σχέση με την περίοδο αύξησης/αποθήκευσης ενέργειας;



(δ) Επηρεάζονται, για κάθε εξεταζόμενο είδος, οι ρυθμοί κατανάλωσης τροφής ή/και η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων από τη διαθεσιμότητα θηραμάτων και/ή τις αβιοτικές συνθήκες;

(ε) Διαφέρει η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των δύο ειδών μεταξύ τους και, αν ναι, ποιοί οι παράγοντες που καθορίζουν τις διαφορές;

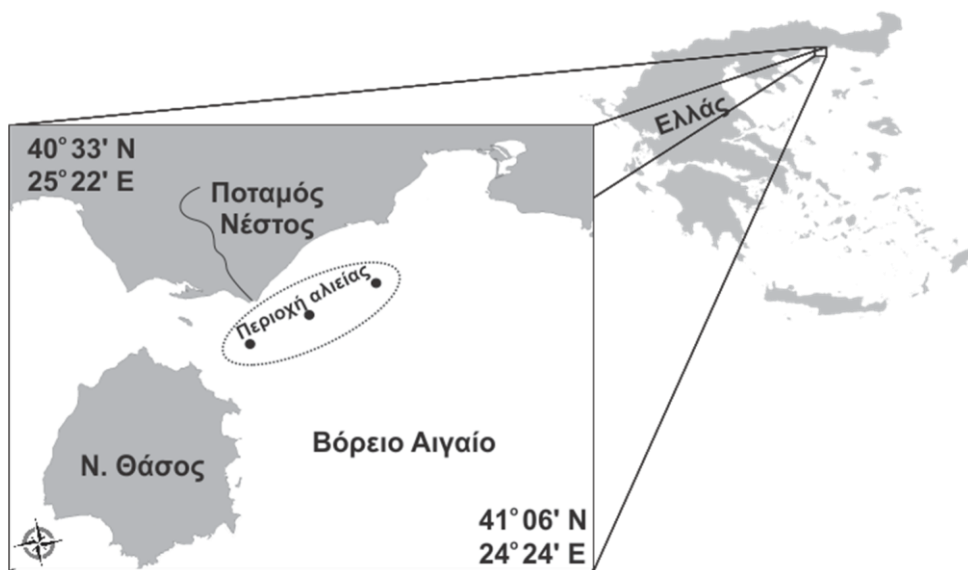
(στ) Πώς η δομή του πελαγικού τροφικού πλέγματος επηρεάζει την επιλογή θηραμάτων;

Μελέτες πεδίου που να εξετάζουν ταυτόχρονα τα διαφορετικά συστατικά του πλαγκτικού συστήματος, από βακτήρια έως μεσοζωοπλαγκτό και να σχετίζουν το βιοτικό κομμάτι με τις αβιοτικές παραμέτρους, υπάρχουν ελάχιστες στη βιβλιογραφία (Isari et al. 2007, Fileman et al. 2011). Ωστόσο, σε καμία παρόμοια μελέτη πεδίου δεν έχει ληφθεί υπόψη το αμέσως ψηλότερο τροφικό επίπεδο, δηλαδή τα πλαγκτοφάγα ψάρια. Η ολιστική (end-to-end) προσέγγιση της τροφικής οικολογίας που ακολουθήθηκε στην παρούσα διατριβή, στόχευε στην καλύτερη κατανόηση των μηχανισμών που καθορίζουν την κατανάλωση τροφής και την επιλογή θηραμάτων στα μικρά πελαγικά ψάρια.

## 2. Μεθοδολογία

### 2.1 Δειγματοληψία ψαριών

Η δειγματοληψία έλαβε χώρα σε μια ρηχή (μέσο βάθος  $\approx 30\text{m}$ ), παράκτια περιοχή του Βορείου Αιγαίου, πλησίον των εκβολών του ποταμού Νέστου (Σχήμα 2.1). Πραγματοποιήθηκε με το Ερευνητικό Σκάφος «ΦΙΛΙΑ» κατά τις περιόδους: (α) Ιούλιος 2007 (S07), (β) Δεκέμβριος 2007 (W07), (γ) Ιούλιος 2008 (S08) και (δ) Φεβρουάριος 2009 (W09) (Παράρτημα I, Πίνακας Π1).



**Σχήμα 2.1.** Περιοχή αλιείας γαύρου και σαρδέλας. Σημειώνονται οι τρεις σταθμοί δειγματοληψίας των βιοτικών και αβιοτικών παραμέτρων.

Οι συλλήψεις ψαριών πραγματοποιήθηκαν με σύρσεις μιας μικρής πελαγικής τράτας (κατακόρυφο άνοιγμα: 7m, άνοιγμα ματιού στο σάκο: 8mm). Συνολικά πραγματοποιήθηκαν 58 σύρσεις (Παράρτημα I, Πίνακας Π1). Η διάρκεια κάθε σύρσης ήταν μικρότερη των 45 λεπτών, για ελαχιστοποίηση της πρόκλησης καταπόνησης στα ψάρια και την αποφυγή τροφοληψίας κατά τη διάρκεια που αυτά βρίσκονταν στο σάκο (cod-end) της τράτας. Κατά τη διάρκεια της αλιείας, το βάθος σύρσης άλλαζε αναλόγως της θέσης των ψαριών στη στήλη του νερού. Συγκεκριμένα, κατά τη διάρκεια της ημέρας, το βάθος ψαρέματος άλλαζε (step-oblique tow) ώστε να συλλαμβάνονται τόσο τα κοπάδια των ενηλίκων (εντοπιζόμενα κοντά στο βυθό) όσο και των ιχθυδίων (περίπου στο μέσο της στήλης του νερού)

(Τσαγκαράκης 2011). Κατά τη διάρκεια της νύχτας, οι σύρσεις πραγματοποιούνταν κοντά στην επιφάνεια καθώς, λίγο πριν τη δύση του ηλίου, τα ψάρια πραγματοποιούν κατακόρυφη μετανάστευση προς την επιφάνεια όπου και διασπείρονται (Giannoulaki et al. 1999). Δεδομένων των πρακτικών δυσκολιών στην πραγματοποίηση εικοσιτετράωρης δειγματοληψίας επί του Ε/Α «ΦΙΛΙΑ», οι σύρσεις πραγματοποιήθηκαν σε διαδοχικές ημέρες, αλλά διαφορετικές ώρες, με σκοπό να καλυφθεί, όσο το δυνατόν καλύτερα, ο ημερήσιος κύκλος. Σε ορισμένες περιπτώσεις, είτε λόγω δυσμενών καιρικών συνθηκών, είτε λόγω ανεπιτυχούς σύρσης, οι συλλήψεις γαύρου και σαρδέλας ήταν μηδενικές. Συνεπώς, για την εκτίμηση της ημερήσιας ποσότητας καταναλωθείσας τροφής καθώς και της περιοδικότητας στην τροφοληψία, ενοποιήθηκαν τα δείγματα από τις διαφορετικές ημέρες και κατατάχθηκαν σε 8 διαδοχικά διαστήματα εύρους 3 ωρών έκαστο, αναπαριστώντας με αυτόν τον τρόπο έναν ολόκληρο ημερήσιο κύκλο (δηλαδή 23:00 έως 02:00, 02:00 έως 05:00, ..., 20:00 έως 23:00 h).

Μετά από κάθε σύρση, τα ψάρια τοποθετούνταν άμεσα σε παγωμένο θαλασσινό νερό («παγόνερο») για να διακοπεί η δράση των πεπτικών ενζύμων. Ακολούθησε διαλογή σε 4 κλάσεις ολικού μήκους (σαρδέλα: 40–80, 81–100, 101–120 και >120 mm; γάυρος: 35–80, 81–100, 101–120 και >120 mm) και τουλάχιστον 40 ψάρια ανά κλάση μήκους (όποτε αυτό ήταν εφικτό) καταψύχονταν άμεσα στους -35°C. Για τις σχετιζόμενες με την τροφική οικολογία επακόλουθες αναλύσεις, τα ψάρια κατηγοριοποιήθηκαν τελικά σε δύο στάδια: αυτό των ιχθυδίων (juveniles, <100 mm) και αυτό των ενηλίκων (adults, ≥100 mm), κατόπιν ενοποίησης των δύο μικρότερων (40–80/81–100 ή 35–80/81–100 mm) και των δύο μεγαλύτερων (101–120/>120 mm) αρχικών κλάσεων μεγέθους. Η νέα κατηγοριοποίηση έγινε λόγω του μικρού αριθμού ψαριών σε κάποιες από τις αρχικές κλάσεις μεγέθους για κάθε τρίωρο διάστημα δειγματοληψίας (βλ. «Αποτελέσματα»).

Τέλος, επιπλέον δείγματα ψαριών από τις σύρσεις συλλέχθηκαν και χρησιμοποιήθηκαν σε συνδυασμό με τα δείγματα που χρησιμοποιήθηκαν για τις σχετιζόμενες με την τροφική οικολογία αναλύσεις, για την εκτίμηση των σχέσεων μήκους-βάρους ανά δειγματοληπτική περίοδο.

## 2.2 Δειγματοληψία βιοτικών και αβιοτικών περιβαλλοντικών παραμέτρων

Για την καταγραφή των φυσικοχημικών παραμέτρων της στήλης του νερού χρησιμοποιήθηκε βαθυθερμογράφος (SBE 25 CTD profiler) σε 3 σταθμούς που αντιστοιχούσαν περίπου στην αρχή, μέση και τέλος της μέσης πορείας των σύρσεων της πελαγικής τράτας (Σχήμα 2.1). Πραγματοποιήθηκε επίσης στρωματοποιημένη δειγματοληψία με φιάλες Niskin των 5 l, στα 0, 7, 14, 21 και 28 m βάθος, για την εκτίμηση της συγκέντρωσης των διαλυμένων ανόργανων θρεπτικών αλάτων ( $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SiO}_2$ ) και της χλωροφύλλης α (Chla), καθώς και της αφθονίας του πικο-, νανο-και μικρο-πλαγκτού.

Για τον προσδιορισμό της Chla, νερό (0.5 l) φιλτραρίστηκε σε φίλτρα GF/F (47 mm, Whatman). Τόσο τα φίλτρα GF/F όσο και το διήθημα καταψύχθηκαν άμεσα στους  $-35^\circ\text{C}$ . Στο εργαστήριο, προσδιορίστηκε η συγκέντρωση Chla χρησιμοποιώντας φθορισμόμετρο Turner TD-700 (Yentsch & Menzel 1963), ενώ το διήθημα (βλ. ανωτέρω) αναλύθηκε για τα φωσφορικά, τα πυριτικά, τα νιτρικά και τα νιτρικά άλατα, σύμφωνα με τις μεθόδους που περιγράφονται από τους Strickland & Parsons (1972).

Επιμέρους δείγματα νερού από τις φιάλες Niskin, χρησιμοποιήθηκαν για την εκτίμηση της συγκέντρωσης του πικο- [αυτότροφων κυανοβακτηρίων *Synechococcus* spp. (Syn) και ετερότροφων βακτηρίων (HB)] και νανοπλαγκτού [αυτότροφων (ANF) και ετερότροφων (HNF) νανομαστιγωτών]. Τα δείγματα αυτά συντηρήθηκαν σε διάλυμα φορμαλδεΰδης ρυθμισμένου με βόρακα (τελική συγκέντρωση 2%). Στη συνέχεια, ακολούθησε χρώση με DAPI, φιλτράρισμα σε μαύρα πολυ-ανθρακικά φίλτρα (25 mm, Poretics) πόρου  $0.2\ \mu\text{m}$  (10 ml τόσο για τα HB όσο και για τα Syn) και πόρου  $0.6\ \mu\text{m}$  (30 ml τόσο για τα ANF όσο και για τα HNF), και οι οργανισμοί καταμετρήθηκαν με μικροσκοπία επιφθορισμού (Porter & Feig 1980).

Τα ANF και τα HNF διαχωρίστηκαν σε τάξεις μεγέθους, δηλαδή  $<5\ \mu\text{m}$ , 5-10  $\mu\text{m}$  και 10-20  $\mu\text{m}$ . Οι αφθονίες του πικοπλαγκτού μετατράπηκαν σε βιομάζα άνθρακα χρησιμοποιώντας τη μετατροπή 20 fg C ανά κύτταρο για τα HB (Lee και Fuhrman 1987) και 250 fg C ανά κύτταρο για τα Syn (Kana & Glibert 1987). Οι αφθονίες των ANF και HNF αρχικά μετατράπηκαν σε βιο-όγκους (μετά τη μέτρηση όλων των

διαστάσεων και τη χρήση απλών γεωμετρικών τύπων) και στη συνέχεια σε βιομάζα άνθρακα, θεωρώντας  $183 \text{ fg C ανά } \mu\text{m}^{-3}$  (Caron et al. 1995). Τα δείγματα δινομαστιγωτών, διατόμων και βλεφαριδωτών διατηρήθηκαν σε όξινο διάλυμα Lugol (2%) και αναλύθηκαν με ανάστροφη μικροσκοπία μετά από καθίζηση 10 έως 100 ml, ανάλογα με την πυκνότητα του δείγματος. Οι προσδιορισμοί πραγματοποιήθηκαν στο χαμηλότερο δυνατό ταξινομικό επίπεδο. Η διάκριση των δινομαστιγωτών σε αυτότροφα κι ετερότροφα (αυτότροφα δινομαστιγωτά: AD, ετερότροφα δινομαστιγωτά: HD) έγινε βάσει βιβλιογραφίας, σχετιζόμενης με τους τρόπους διατροφής της κάθε αναγνωρισμένης ταξινομικής ομάδας (Tomas 1996). Οι αφθονίες των διατόμων και των AD μετατράπηκαν αρχικά σε βιο-όγκους χρησιμοποιώντας εξισώσεις από τους Hillebrand et al. (1999) και στη συνέχεια μετατράπηκαν σε βιομάζα άνθρακα με τη χρήση εξισώσεων από τους Menden-Deuer & Lessard (2000).

Δείγματα μεσοζωοπλαγκτού και μικροπλαγκτού συλλέχθηκαν με κάθετες σύρσεις ενός δειγματολήπτη WP2 (διάμετρος 58 cm, πόρος διχτυού: 200  $\mu\text{m}$ ) και μιας μικρογραφίας του WP2 (διάμετρος 25 cm, πόρος γάζας: 50  $\mu\text{m}$ ), αντίστοιχα. Μετά την ανάκτηση του διχτυού, το δείγμα χωρίστηκε στα δύο. Το πρώτο υποδείγμα χρησιμοποιήθηκε για τις εκτιμήσεις της βιομάζας. Το δεύτερο, συντηρήθηκε σε 4% διάλυμα φορμαλδεΐδης ρυθμισμένου με βόρακα. Στο εργαστήριο, το κλάσμα 50-200  $\mu\text{m}$  (που προέκυψε μετά το πέρασμα του δείγματος μικροπλαγκτού από κόσκινο 200  $\mu\text{m}$ ) χρησιμοποιήθηκε για την εκτίμηση της αφθονίας των ναυπλίων των κωπηπόδων, ενώ το κλάσμα  $>200 \mu\text{m}$  (δείγμα μεσοζωοπλαγκτού), χρησιμοποιήθηκε για την αναγνώριση και την ταξινομική εκτίμηση της αφθονίας των μεγαλύτερου μεγέθους taxa του μεσοζωοπλαγκτού (π.χ. κωπήποδα, κλαδοκεραιωτά, βυτιοειδή, κωπηλάτες, κλπ.). Τα κωπήποδα και τα κλαδοκεραιωτά προσδιορίστηκαν σε επίπεδο του είδους, όταν αυτό ήταν δυνατόν. Η εκτίμηση της βιομάζας του μικροπλαγκτού και του μεσοζωοπλαγκτού πραγματοποιήθηκε για τα κλάσματα 50-200  $\mu\text{m}$  και 200-2000  $\mu\text{m}$  αντίστοιχα, μετά από την απόρριψη των οργανισμών  $>200 \mu\text{m}$  και  $>2000 \mu\text{m}$ . Το κάθε κλάσμα φιλτραρίστηκε σε προζυγισμένα φίλτρα (Whatman, GF/C) και ξηράνθηκε στους  $60^\circ\text{C}$  μέχρι τη σταθεροποίηση του βάρους του.

### 2.3 Επεξεργασία και αναλύσεις στα ψάρια

Στο εργαστήριο, τα ψάρια αποψύχθηκαν και μετρήθηκε το ολικό μήκος (TL, mm), το ολικό βάρος (TW, 0.01 g) και το βάρος άνευ εντοσθίων και γονάδων (eviscerated weight, EW, 0.01 g) για κάθε άτομο χωριστά. Καταγράφηκε επίσης το φύλο, το μακροσκοπικό στάδιο γενετικής ωρίμανσης και το βάρος της γονάδας (GW, 0.1 mg), όπου αυτό ήταν εφικτό. Η κατάταξη σε μακροσκοπικά στάδια γενετικής ωρίμανσης πραγματοποιήθηκε ακολουθώντας τα χαρακτηριστικά που φαίνονται στον Πίνακα 2.1 για κάθε στάδιο. Για τη μεγαλύτερη ακρίβεια των μακροσκοπικών σταδίων, η παρουσία λεκιθικών ή και ενυδατωμένων ωοκυττάρων επαληθεύθηκε επιπροσθέτως με παρατήρηση στο στερεοσκόπιο. Το μήκος στο οποίο το 50% των ατόμων ήταν γενετικά ώριμα ( $L_{50}$ ) εκτιμήθηκε από το ποσοστό των ατόμων που ήταν γενετικά ώριμα σε σχέση με το ποσοστό αυτών που δεν ήταν, σύμφωνα με τη λογιστική σχέση:

$$P = e^{v_1+v_2 \times L} / 1 + e^{v_1+v_2 \times L} \quad (1)$$

και η τιμή του  $L_{50}$  (καθώς και τα 95% όρια εμπιστοσύνης) εκτιμήθηκε από την σχέση:

$$L_{50} = -v_1/v_2 \quad (2)$$

, όπου οι παράμετροι  $v_1$  και  $v_2$  υπολογίστηκαν χρησιμοποιώντας τον αλγόριθμο του Fryer (1980) μέσω της μεγιστοποίησης της log-likelihood χρησιμοποιώντας τις διαδικασίες των Petrakis & Stergiou (1997).

Στη συνέχεια, για την εκτίμηση της ημερήσιας κατανάλωσης, το πεπτικό σύστημα αφαιρέθηκε, το στομάχι ανοίχθηκε και τα περιεχόμενα, αφού καθαρίστηκαν με απεσταγμένο νερό, φιλτραρίστηκαν σε προζυγισμένα φίλτρα (Whatman, GF/C) και ξηράθηκαν στους 60°C έως σταθερού βάρους. Μόνο το περιεχόμενο του στομάχου χρησιμοποιήθηκε στις αναλύσεις, ενώ το περιεχόμενο του εντέρου απορρίφθηκε για να μειωθεί το σφάλμα που προκαλείται από τους διαφορετικούς ρυθμούς πέψης στα δύο αυτά όργανα καθώς και τους διαφορετικούς χρόνους παραμονής των διαφόρων τύπων λείας στο έντερο (Hyslop 1980). Στην παρούσα διατριβή, το ξηρό βάρος των στομαχικών περιεχομένων χρησιμοποιήθηκε ως μέτρο της ποσότητας τροφής που υπάρχει στο στομάχι.

**Πίνακας 2.1.** Περιγραφή των μακροσκοπικών σταδίων γενετικής ωρίμανσης.

Στάδιο	Περιγραφή ατόμων	Περιγραφή γονάδων
I	Ανώριμα (immature)	Γονάδες μη ορατές ή που καταλαμβάνουν μέχρι 1/3 της σωματικής κοιλότητας. Διάφανες ή πολύ αμυδρά χρωματισμένες γονάδες, χωρίς εμφανή ωκύτταρα.
II	Ωριμα ή μερικώς ωοεναποθέσαντα (mature or partially spent)	Γονάδες που καταλαμβάνουν από 3/4 ως ολόκληρη τη σωματική κοιλότητα. Εμφανή λεκιθικά ωκύτταρα
III	Ωοτοκούντα (running)	Γονάδες που καταλαμβάνουν από 3/4 ως ολόκληρη τη σωματική κοιλότητα. Εμφανή ενυδατωμένα ωκύτταρα
IV	Ωοεναποθέσαντα (spent)	Γονάδες που καταλαμβάνουν < 2/3 της κοιλιακής κοιλότητας. Συρρικνωμένες γονάδες με παρουσία ορισμένων μικρών λεκιθικών κυττάρων (κυρίως ατρητικών)

Η σχέση μήκους-βάρους (EW) των ψαριών που συλλήφθηκαν, όταν στο πεδίο συνυπήρχαν μικρού και μεγάλου μήκους ψάρια ταυτόχρονα (Παράρτημα I, Πίνακας Π1; Παράρτημα II, Σχήμα Σ1), ελέγχθηκε για να διαπιστωθεί εάν υπήρχε κάποια αλλαγή στην αλλομετρική αύξηση των ψαριών που θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί στο διαχωρισμό ιχθυδίων από ενήλικα (Nikolioudakis et al. 2010). Για το σκοπό αυτό, χρησιμοποιήθηκε μια τμηματική (piece-wise) γραμμική παλινδρόμηση της μορφής:

$$\log(EW) = b_0 + b_1 \times \log(TL) + b_2 \times \{[\log(TL) - b_3] \times [\log(TL) \geq b_3]\} \quad (3)$$

όπου  $b_0$ : το σημείο τομής με τον άξονα  $y$ ,  $b_1$ : η κλίση της ευθείας στο στάδιο του ιχθυδίου,  $b_2$ : η μεταβολή της κλίσης που οδηγεί στην κλίση της ευθείας της σχέσης κατά το ενήλικο στάδιο, και  $b_3$ , το μήκος αλλαγής της αλλομετρικής σχέσης από τα ιχθύδια στα ενήλικα (Nikolioudakis et al. 2010).

Υπολογίστηκε επίσης η μέση βιομάζα συλληφθέντων ατόμων ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας (CPUE) για το κάθε είδος (kg/διάρκεια σύρσης [σε h]), για τις σύρσεις που πραγματοποιήθηκαν κατά τη διάρκεια της νύχτας, και χρησιμοποιήθηκε σαν δείκτης της αφθονίας του κάθε είδους στην περιοχή δειγματοληψίας. Οι νυχτερινές σύρσεις θεωρήθηκαν πιο αντιπροσωπευτικές από

αυτές της ημέρας, δεδομένης της ημερήσιας διακύμανσης στη συναθροιστικότητα των ψαριών (σχηματισμός κοπαδιών κατά τη διάρκεια της ημέρας), των διαφορών στην κατακόρυφη κατανομή ιχθυδίων και ενηλίκων και των αλλαγών στο βάθος σύρσης (βλ. παραπάνω) κατά τη διάρκεια της ημέρας (Koeller et al. 1986, Wilson et al. 1996).

Το σταθμισμένο σωματικό βάρος (SC) των ενηλίκων ή των ιχθυδίων σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο (SP), εκτιμημένο με ανάλυση συνδιακύμανσης (Analysis of Covariance, ANCOVA), χρησιμοποιήθηκε ως δείκτης ευρωστίας των ψαριών (Somarakis et al. 2011):

$$\log(\text{SC}) = a + b_1 \times \log(\text{TL}) + b_2 \times (\text{SP}) + b_3 \times \log(\text{TL}) \times (\text{SP}) \quad (4)$$

όπου  $a$  το σημείο τομής με τον άξονα  $y$  και  $b_1$ ,  $b_2$ ,  $b_3$ , οι συντελεστές του γενικού γραμμικού μοντέλου. Ο σταθμισμένος μέσος όρος (adjusted mean) από το μοντέλο της ANCOVA για κάθε δειγματοληπτική περίοδο αντιπροσωπεύει τη μέση σωματική ευρωστία (Patterson 1992). *A posteriori* συγκρίσεις της ευρωστίας μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων πραγματοποιήθηκαν μετά από διόρθωση του επιπέδου σημαντικότητας με τη μέθοδο Bonferroni.

### **Ημερήσια περιοδικότητα, ένταση και ημερήσια ποσότητα καταναλωθείσας τροφής**

Συνολικά 1934 στομάχια σαρδέλας και 1698 γούρου χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση της ημερήσιας περιοδικότητας, έντασης και ημερήσιας ποσότητας καταναλωθείσας τροφής. Τα άδεια στομάχια δεν λήφθηκαν υπόψη, όπως προτείνεται από τους Bromley (1994) και Rindorf (2004). Για κάθε ψάρι, υπολογίστηκε επίσης ο δείκτης στομαχικής πληρότητας (SFI):

$$\text{SFI} = \text{DW} \times 1000/\text{EW} \quad (5)$$

όπου DW (0.1 mg) το ξηρό βάρος των στομαχικών περιεχομένων. Ο SFI (και διάφορες παραλλαγές του) αποτελεί ένα δείκτη που χρησιμοποιείται ευρέως σε μελέτες εκτίμησης της ημερήσιας ποσότητας καταναλωθείσας τροφής (π.χ. Tudela & Palomera 1995, Héroux & Magnan 1996, van der Lingen 1998, Plounevez &



Champalbert 2000). Ωστόσο, η εξέταση των ιδιοτήτων του SFI και στα δύο είδη που αναλύθηκαν αποκάλυψε μια ισχυρή συσχέτιση του δείκτη με το σωματικό μέγεθος (βλ. «Αποτελέσματα»).

Συνεπώς ο SFI δε χρησιμοποιήθηκε σε καμία από τις ακόλουθες αναλύσεις. Αντίθετα, χρησιμοποιήθηκε το ξηρό βάρος των στομαχικών περιεχομένων (DW) μετά από στάθμισή του για την επίδραση του μεγέθους του ψαριού, χρησιμοποιώντας γενικευμένα γραμμικά μοντέλα (GLMs; McCullagh & Nelder 1989). Η εξαρτημένη μεταβλητή ήταν το DW, ενώ οι επεξηγηματικές μεταβλητές ήταν η δειγματοληπτική περίοδος (SP), το χρονικό διάστημα δειγματοληψίας (TIME), το βάρος των ψαριών (EW) και στην περίπτωση των ενηλίκων, το φύλο (G). Η καταλληλότερη συνδετική συνάρτηση (link function) και στατιστική κατανομή των υπολειμματικών τιμών επιλέχθηκαν με βάση την εξέταση των υπολειμματικών τιμών (residual plots). Η κατανομή Γάμμα σε συνδυασμό με τη λογαριθμική συνδετική συνάρτηση κρίθηκαν ως επαρκείς και χρησιμοποιήθηκαν. Οι αναλύσεις πραγματοποιήθηκαν χρησιμοποιώντας τη γλώσσα προγραμματισμού R (R Development Core Team 2009). Το πλήρες μοντέλο εξετάστηκε αρχικά (όλες οι κύριες επιδράσεις [main effects] και οι αλληλεπιδράσεις [interactions]) και χρησιμοποιήθηκε το κριτήριο AIC και οπίσθια απόρριψη (backward elimination) (stepAIC function, R package 'MASS', V7.3-5; Venables & Ripley 2002) για να επιλεγούν οι τελικοί όροι (terms) και οι συντελεστές του μοντέλου. Το πληροφοριακό κριτήριο του Akaike (AIC; Akaike 1974) σταθμίζει το βαθμό προσαρμογής ενός μοντέλου με τον αριθμό των μεταβλητών, με σκοπό να επιλεγεί το πιο φειδωλό μοντέλο. Μόνο οι όροι εκείνοι που συνεισέφεραν στατιστικώς σημαντικά στο μοντέλο διατηρήθηκαν. Οι σταθμισμένες τιμές DW (marginal means) για κάθε δειγματοληπτική περίοδο και χρονικό διάστημα δειγματοληψίας ('effects' package; Fox 2003) χρησιμοποιήθηκαν τελικά ως δεδομένα για τα μοντέλα κατανάλωσης που περιγράφονται παρακάτω.

Η εκτίμηση της ημερήσιας ποσότητας καταναλωθείσας τροφής, έγινε με 2 ευρέως χρησιμοποιούμενα μοντέλα κατανάλωσης:

- (1) το μοντέλο των Elliott & Persson (E-P) (Elliott & Persson 1978) και
- (2) το μοντέλο του Eggers (Eggers 1979)

Στο μοντέλο του Eggers, η πρόσληψη τροφής θεωρείται συνεχής και σταθερή κατά τη συνολική διάρκεια της περιόδου πρόσληψης τροφής ( $T_f$ ), ενώ στο μοντέλο των Elliott & Persson η πρόσληψη τροφής θεωρείται συνεχής και σταθερή μόνο εντός κάθε διαδοχικού χρονικού διαστήματος δειγματοληψίας. Η εκθετική μείωση της ποσότητας των στομαχικών περιεχομένων με το χρόνο είναι βασική προϋπόθεση και για τα δύο μοντέλα. Επιπλέον, για να αποδώσει με ακρίβεια, το μοντέλο των Elliott & Persson απαιτεί διαστήματα δειγματοληψίας  $\leq$  από 3 h (Elliott & Persson 1978). Για το μοντέλο των Elliott & Persson, η κατανάλωση ( $C_t$ ) για κάθε διάστημα δειγματοληψίας ( $t = 3$  h) εκτιμήθηκε ως ακολούθως:

$$C_t = [(S_t - S_0 \times e^{-R \times t}) \times R \times t] / (1 - e^{-R \times t}) \quad (4)$$

όπου  $S_0$  και  $S_t$  είναι το σταθμισμένο ξηρό βάρος στομαχικών περιεχομένων στην αρχή και το τέλος κάθε 3ωρου διαστήματος δειγματοληψίας και  $R$  ο στιγμιαίος ρυθμός γαστρικής κένωσης (instantaneous gastric evacuation rate). Η ημερήσια κατανάλωση τροφής ( $C_{E-P}$ ) υπολογίστηκε ως το άθροισμα των επιμέρους καταναλώσεων για όλη τη διάρκεια της περιόδου πρόσληψης τροφής. Η διάρκεια της περιόδου πρόσληψης τροφής υπολογίστηκε ως η περίοδος από το ελάχιστο ως το μέγιστο σταθμισμένο ξηρό βάρος στομαχικών περιεχομένων (Tudela & Palomera 1995). Για το μοντέλο του Eggers, η ημερήσια κατανάλωση εκτιμήθηκε ως ακολούθως:

$$C_E = S_{avg} \times R \times T_f + (S_b - S_e) \quad (6)$$

όπου  $S_{avg}$  είναι ο μέσος όρος των σταθμισμένων τιμών βάρους στομαχικών περιεχομένων κατά τη διάρκεια της περιόδου πρόσληψης τροφής ( $T_f$ ), και  $S_e$  και  $S_b$  είναι το στομαχικό περιεχόμενο (DW) στο τέλος και την αρχή της  $T_f$ , αντίστοιχα. Το μοντέλο αυτό προϋποθέτει ότι το βάρος των στομαχικών περιεχομένων μεταβάλλεται σημαντικά από την αρχή ως το τέλος της  $T_f$ . Το τυπικό σφάλμα για την κατανάλωση ( $C_{E-P}$ ) προσεγγίστηκε με τη μέθοδο  $\delta$  (Delta method) όπως προτείνεται από την Worobec (1984).

Ο στιγμιαίος ρυθμός γαστρικής κένωσης ( $R$ ) εκτιμήθηκε όπως προτείνεται από τους Héroux & Magnan (1996). Για όλα τα διαδοχικά ζεύγη σύρσεων που πραγματοποιήθηκαν την ίδια ημέρα, υπολογίστηκε ο  $R$  με βάση τη σχέση:

$$R = (\ln S_t - \ln S_0) / t_i \quad (7)$$

όπου  $t_i$  είναι το πραγματικό χρονικό διάστημα μεταξύ των σύρσεων. Ο στιγμιαίος ρυθμός γαστρικής κένωσης που χρησιμοποιήθηκε για τον υπολογισμό της ημερήσιας κατανάλωσης ήταν η μέγιστη τιμή  $R$  που βρέθηκε ( $R_{max}$ ). Ο  $R$  εκτιμήθηκε για κάθε δειγματοληπτική περίοδο χωριστά για τα ιχθύδια και τα ενήλικα άτομα. Οι προϋποθέσεις για τη χρησιμοποίηση του  $R_{max}$  είναι ότι κατά τη διάρκεια της περιόδου μείωσης του βάρους των στομαχικών περιεχομένων, η μείωση είναι εκθετική, καθώς και ότι τα ψάρια δεν τρέφονται κατά την περίοδο αυτή.

Για λόγους σύγκρισης με παρεμφερείς μελέτες, η ημερήσια κατανάλωση τροφής υπολογίστηκε επίσης ως ποσοστό του νωπού ολικού βάρους του ψαριού μετατρέποντας το DW σε νωπό βάρος. Για την μετατροπή αυτή χρησιμοποιήθηκε το ποσοστό νερού κωπήποδων του γένους *Acartia* (87% νερό, Borner 2006). Τα κωπήποδα είναι το σημαντικότερο κλάσμα των στομαχικών περιεχομένων [τόσο σε όρους βάρους όσο και σε συνεισφορά σε άνθρακα (C)] και για τα δύο είδη που εξετάστηκαν στην παρούσα διατριβή (βλέπε «Αποτελέσματα» και Tudela & Palomera 1997, Plounevez & Champalbert 2000).

## **Αναλύσεις της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων**

Για την περιγραφή της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων χρησιμοποιήθηκαν δείγματα ψαριών που είχαν συλλεχθεί σε διαφορετικές χρονικές περιόδους στη διάρκεια του ημερήσιου κύκλου, δηλαδή την ημέρα, το σούρουπο και τη νύχτα.

Για την παρούσα ανάλυση, τα στομαχικά περιεχόμενα ψαριών της ίδιας κλάσης μήκους, σύρσης και δειγματοληπτικής περιόδου συγκεντρώθηκαν όλα μαζί και αραιώθηκαν σε γνωστό όγκο φιλτραρισμένου θαλασσινού νερού (φιλτραρισμένο σε φίλτρο πόρου 0.2  $\mu\text{m}$ ). Η συγκέντρωση (pooling) των στομαχικών περιεχομένων από διαφορετικά άτομα που συλλήφθηκαν στην ίδια σύρση, για την περιγραφή της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων, είναι κοινή πρακτική στα μικρά πελαγικά ψάρια (π.χ. Louw et al. 1998, van der Lingen 2002), καθώς οι διαφορές στη σύνθεση της διαίτας ανάμεσα στα άτομα είναι μικρές. Για τα θηράματα που ανήκαν στο μεσοζωοπλαγκτό (>200  $\mu\text{m}$ ), υποδείγματα των 5 ml που ελήφθησαν με πιπέττα

Stempel, εξετάστηκαν σε στερεοσκόπιο έως ότου αναλυόταν τουλάχιστον το 10% του αρχικού δείγματος. Τα θηράματα αναγνωρίζονταν στο κατώτερο δυνατό ταξινομικό επίπεδο. Για θηράματα του μικρο-φυτοπλαγκτού και του μικρο-ζωοπλαγκτού (20-200  $\mu\text{m}$ ), τρία υποδείγματα του 1-ml (3% συνολικού δείγματος) εξετάστηκαν στο ανάστροφο μικροσκόπιο. Οι αριθμοί όλων των αναγνωρισθέντων taxa ανάχθηκαν σε αριθμούς ανά στομάχι.

Για την μετατροπή του μεγέθους των θηραμάτων σε μονάδες άνθρακα χρησιμοποιήθηκαν εξισώσεις από τη βιβλιογραφία. Τριάντα τυχαία επιλεγμένα άτομα (όποτε ήταν εφικτό) από την κάθε αναγνωρισμένη ταξινομική ομάδα φωτογραφήθηκαν και μετρήθηκαν οι διαστάσεις τους. Συνολικά, 36 δείγματα σαρδέλας (Ιούλιος 2007: 12, Δεκέμβριος 2007: 6, Ιούλιος 2008: 12, Φεβρουάριος 2009: 6) και 30 δείγματα γαύρου (Ιούλιος 2007: 6, Δεκέμβριος 2007: 9, Ιούλιος 2008: 6, Φεβρουάριος 2009: 9) επιλέχθηκαν για την ανάλυση της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων των ψαριών.

Στην πλειονότητα των στομαχιών σαρδέλας που εξετάστηκαν βρέθηκαν ποσότητες μη αναγνωρίσιμου υλικού (κυρίως σπασμένα τμήματα ζωοπλαγκτού και φυτοπλαγκτού), αλλά αυτό δε λήφθηκε υπόψη στην ανάλυση (van der Lingen 2002). Στο γαύρο, δεν παρατηρήθηκε τέτοιο φαινόμενο.

Τα δεδομένα της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων του κάθε είδους υποβλήθηκαν σε ανάλυση πολυμεταβλητών. Χρησιμοποιήθηκε το λογισμικό PRIMER v6 (Clarke & Gorley 2006) με την επέκταση PERMANOVA+ PRIMER (Anderson et al. 2008). Η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων (αριθμοί ατόμων κάθε ταξινομικής ομάδας ανά στομάχι) ανά σύρση, κλάση μεγέθους και περίοδο δειγματοληψίας για κάθε είδος εκφράστηκαν σαν % ποσοστό και στη συνέχεια μετασχηματίστηκαν (τετραγωνική ρίζα) πριν από την ανάλυση (Clarke & Gorley 2006). Ακολούθως, δημιουργήθηκαν τριγωνικές μήτρες ομοιοτήτων, με βάση το δείκτη ομοιότητας Bray-Curtis και πραγματοποιήθηκε: (α) ανάλυση ιεραρχικής ομαδοποίησης (με χρήση της τεχνικής σύνδεσης των μέσων όρων “group average linkage”) και (β) μη μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση (nMDS ordination) (Field et al. 1982, Clarke & Warwick 1994).

Η μηδενική υπόθεση της μη ύπαρξης στατιστικά σημαντικών διαφορών μεταξύ των ομάδων που προέκυψαν από την ανάλυση ιεραρχικής ομαδοποίησης και

την ανάλυση μη μετρικής πολυδιάστατης κλιμάκωσης ελέγχθηκαν με χρήση PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance) (Anderson et al. 2008). Πραγματοποιήθηκαν 9999 ανεμπόδιστες αντιμεταθέσεις (unrestricted permutations) των δεδομένων καθώς και επακόλουθες κατά ζεύγη συγκρίσεις, στις περιπτώσεις που ήταν απαραίτητο. Σε κάθε έλεγχο, η μηδενική υπόθεση των μη στατιστικά σημαντικών διαφορών μεταξύ των ομάδων που συγκρίνονταν απορρίφθηκε όταν η πιθανότητα ήταν  $<0.05$ .

Στις περιπτώσεις που από την PERMANOVA προέκυπταν στατιστικά σημαντικές διαφορές, χρησιμοποιήθηκε η διαδικασία SIMPER (Similarity Percentages) για να αναγνωρισθούν οι ταξινομικές ομάδες που συνεισέφεραν τα μέγιστα στις παρατηρούμενες διαφορές (Clarke & Warwick 1994).

Ο βαθμός επικάλυψης (diet overlap) της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων (S) μεταξύ ιχθυδίων και ενηλίκων, μεταξύ ενηλίκων κάθε είδους και μεταξύ γάουρου και σαρδέλας, ποσοτικοποιήθηκε χρησιμοποιώντας την εξίσωση του Schoener:  $S=1-0.5\sum|P_{x_i}-P_{y_i}|$ , όπου  $P_{x_i}$  και  $P_{y_i}$  είναι το ποσοστό του θηράματος  $i$  που βρίσκεται στα στομαχικά περιεχόμενα των ομάδων  $x$  και  $y$  (Schoener 1970). Ο δείκτης αυτός έχει εύρος τιμών από 0 (μηδενική επικάλυψη στη δίαιτα) έως 1 (όλα τα θηράματα εντοπίζονται σε ίσες αναλογίες μέσα στα στομάχια). Τιμές του δείκτη  $<0.33$  υποδεικνύουν χαμηλή επικάλυψη ενώ τιμές  $>0.67$ , υψηλή επικάλυψη (Moyle & Senanayake 1984). Ο δείκτης  $S$  υπολογίστηκε τόσο επί των αριθμητικών δεδομένων όσο και επί των δεδομένων άνθρακα των θηραμάτων που αναγνωρίστηκαν στα στομάχια.

Η επιλεκτικότητα για συγκεκριμένα θηράματα, σε σχέση με αυτά που βρίσκονταν στο περιβάλλον, εκτιμήθηκε με το δείκτη επιλεκτικότητας του Ivlev:  $E = (r_i - p_i)(r_i + p_i)^{-1}$ , όπου  $r_i$  είναι η σχετική συγκέντρωση του θηράματος  $i$  (%n) στο στομάχι του ψαριού και  $p_i$  η σχετική συγκέντρωση του θηράματος στο πεδίο όπως εκτιμήθηκε από τις δειγματοληψίες πλαγκτού (Ivlev 1961). Ο δείκτης έχει εύρος τιμών από  $-1$  to  $+1$ ; οι αρνητικές τιμές υποδεικνύουν αποφυγή ή μη πρόσβαση προς ένα θήραμα και οι θετικές τιμές, επιλογή του συγκεκριμένου θηράματος. Τιμές κοντά στο μηδέν υποδεικνύουν ουδέτερη επιλεκτικότητα. Μόνο θηράματα της κατηγορίας του μεσοζωοπλαγκτού με ποσοστό αριθμητικής συμμετοχής στο στομαχικό περιεχόμενο  $>1\%$  συμπεριλήφθηκαν στην ανάλυση επιλεκτικότητας.

## **2.4 Κατανομές μεγεθών θηραμάτων στα στομάχια και στο πεδίο**

Ιστογράμματα συχνοτήτων σε σχέση με το μέγεθος των θηραμάτων κατασκευάστηκαν με βάση τόσο την αριθμητική σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων όσο και του περιεχομένου άνθρακα των θηραμάτων. Τα διάτομα που σχηματίζουν αλυσίδες θεωρήθηκε ότι έχουν μέγεθος που αντιστοιχεί στη μέγιστη διάσταση των απλών κυττάρων, καθώς το πραγματικό μήκος της αλυσίδας ήταν άγνωστο.

Ξεχωριστά ιστογράμματα συχνοτήτων μεγέθους υπολογίστηκαν επίσης μόνο για τα κωπήποδα και τα κλαδοκεραιωτά, τόσο μέσα στα στομάχια των ψαριών όσο και στο πεδίο. Οι δύο αυτές μεσοζωοπλαγκτικές ομάδες αποτελούσαν τα κύρια συστατικά του μεσοζωοπλαγκτού στο πεδίο σε όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους (βλ. «Αποτελέσματα»), ήταν πάντοτε παρόντα στα στομάχια των ψαριών και τέλος, είχαν συνεισφορά >1% στο διατροφικό άνθρακα. Το σταθμισμένο μέσο μέγεθος ( $size_{diet}$ ) των καταναλωθέντων κωπήποδων και κλαδοκεραιωτών σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο υπολογίστηκε ως το άθροισμα των γινομένων του αριθμού των κωπήποδων εντός κάθε κλάσης μεγέθους επί το μέσο μέγεθος της κλάσης, διαιρεμένου με το συνολικό αριθμό θηραμάτων (όλων των κλάσεων μεγέθους). Το αντίστοιχο μέγεθος υπολογίστηκε για τα κωπήποδα και τα κλαδοκεραιωτά του πεδίου ( $size_{field}$ ). Τέλος, υπολογίστηκε ο δείκτης ποικιλότητας Shannon-Wiener ( $H'$ ) για τα κωπήποδα και τα κλαδοκεραιωτά μέσα στα στομάχια των ψαριών.

## **2.5 Συσχέτιση τροφικής οικολογίας με περιβαλλοντικές μεταβλητές**

Οι διαφορές στις περιβαλλοντικές μεταβλητές μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων ελέγχθηκαν με Ανάλυση Διακύμανσης (ANOVA) ή, όπου οι προϋποθέσεις της ANOVA δεν πληρούνταν, με τον αντίστοιχο μη παραμετρικό έλεγχο Kruskal-Wallis. Οι έλεγχοι Bonferroni ή Dunn's χρησιμοποιήθηκαν για τους παραμετρικούς και τους μη παραμετρικούς *a posteriori* κατά ζεύγη ελέγχους αντίστοιχα μεταξύ των τεσσάρων δειγματοληπτικών περιόδων (Zar 1999). Με το ίδιο τρόπο ελέγχθηκε ο

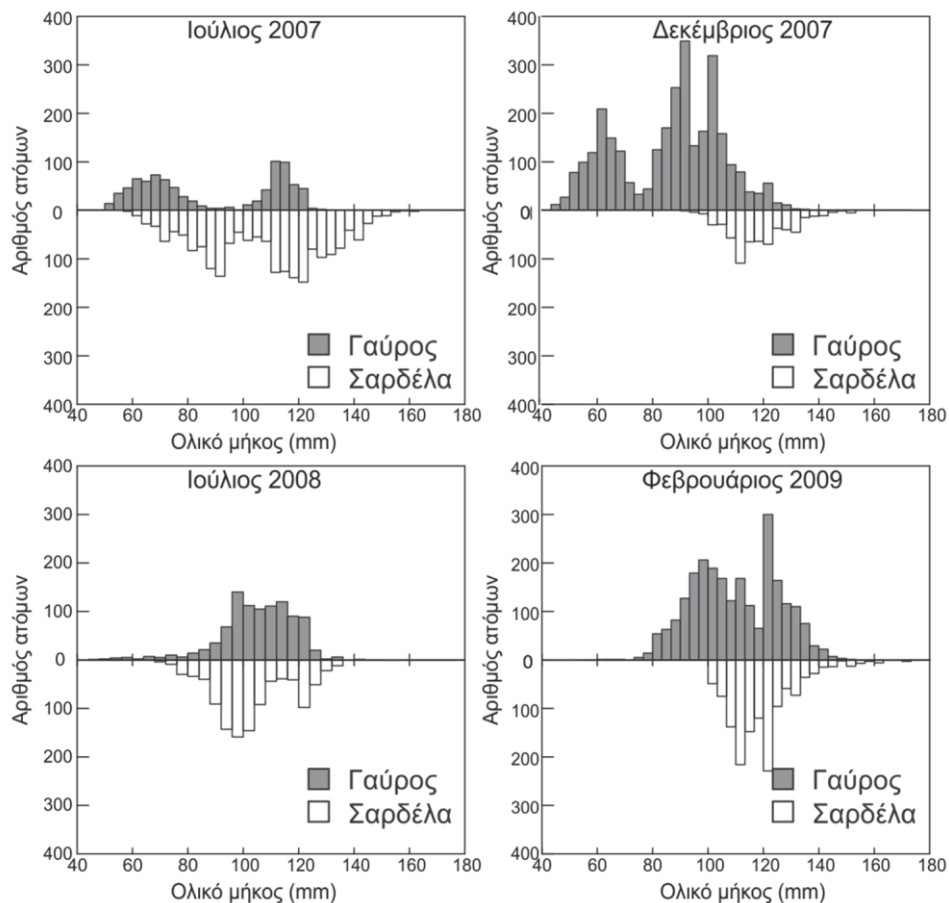
γοναδοσωματικός δείκτης (GSI) και οι συλλήψεις ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας (CPUE) για κάθε είδος μεταξύ δειγματοληπτικών περιόδων.

Οι εκτιμηθείσες τιμές κατανάλωσης και μέσου μεγέθους λείας στις διαφορετικές περιόδους δειγματοληψίας συγκρίθηκαν με τις περιβαλλοντικές παραμέτρους καθώς και με τις σχετιζόμενες με τα ψάρια παραμέτρους, χρησιμοποιώντας κατάλληλα μοντέλα γραμμικής παλινδρόμησης και/ή Ανάλυσης Συνδιακύμανσης (ANCOVA). Η πιθανή πυκνο-εξάρτηση της κατανάλωσης τροφής αξιολογήθηκε συγκρίνοντάς την με το λόγο της βιομάζας του μεσοζωοπλαγκτού προς τη βιομάζα ανά αλιευτική προσπάθεια (CPUE).

### 3. Αποτελέσματα

#### 3.1 Συλλήψεις και παράμετροι ψαριών

Όσον αφορά στο γαύρο, άτομα <100 mm αλιεύτηκαν σε όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους όπως φαίνεται από τις κατά μήκος συνθέσεις των ατόμων (Σχήμα 3.1). Αντίθετα, άτομα σαρδέλας <100 mm αλιεύτηκαν μόνο κατά τις θερινές περιόδους δειγματοληψίας, ενώ το Δεκέμβριο και το Φεβρουάριο οι σαρδέλες ήταν στη συντριπτική τους πλειοψηφία  $\geq 100$  mm. Για αναλυτικές πληροφορίες για τις σύρσεις που πραγματοποιήθηκαν ανά περίοδο δειγματοληψίας, ο αναγνώστης μπορεί να ανατρέξει στον Πίνακα Π1 του Παραρτήματος Ι. Αναλυτικές πληροφορίες σχετικά με το μέγεθος των ψαριών ανά σύρση δίνονται στα Σχήματα Σ1 και Σ2 του Παραρτήματος ΙΙ.



**Σχήμα 3.1.** Κατα μήκος σύνθεση των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση της τροφικής οικολογίας του γαύρου και σαρδέλας ανά δειγματοληπτική περίοδο.



Οι τιμές συλλήψεων ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας (CPUE) του γαύρου ήταν σημαντικά υψηλότερες το Δεκέμβριο του 2007 σε σχέση με τις άλλες περιόδους (Πίνακας 3.1). Αντίθετα, για τη σαρδέλα η χαμηλότερη CPUE καταγράφηκε τον Ιούλιο του 2008. Η ευρωστία των ενήλικων ατόμων γαύρου και σαρδέλας ήταν σημαντικά υψηλότερη τον Ιούλιο του 2008 σε σχέση με τις άλλες περιόδους (Πίνακας 3.1). Η σωματική ευρωστία των ιχθυδίων του γαύρου ήταν σημαντικά χαμηλότερη κατά τις χειμερινές δειγματοληπτικές περιόδους (Πίνακας 3.1). Αντίθετα, η ευρωστία των ιχθυδίων σαρδέλας δεν παρουσίασε διαφορές μεταξύ των δύο θερινών δειγματοληπτικών περιόδων (Πίνακας 3.1). Ο γοναδοσωματικός δείκτης του γαύρου ήταν σημαντικά υψηλότερος τα καλοκαίρια (S07: 3.06%, S08: 2.29%) και της σαρδέλας, τους χειμώνες (W07:3.91%, W09: 4.30%) (Πίνακας 3.1).

**Πίνακας 3.1.** Σύγκριση παραμέτρων των ψαριών μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων. Παρουσιάζονται οι αριθμητικοί μέσοι και η στατιστική συνάρτηση ελέγχου F, πλην των περιπτώσεων που για τις συγκρίσεις δεν πληρούνταν οι προϋποθέσεις της ANOVA για τις οποίες παρουσιάζονται οι διάμεσοι (medians) και η στατιστική συνάρτηση ελέγχου H (έλεγχος Kruscal-Wallis). S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009. CPUE: Συλλήψεις ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας. J: ψάρια <100 mm. A: ψάρια ≥100 mm. GSI: Γοναδοσωματικός δείκτης.

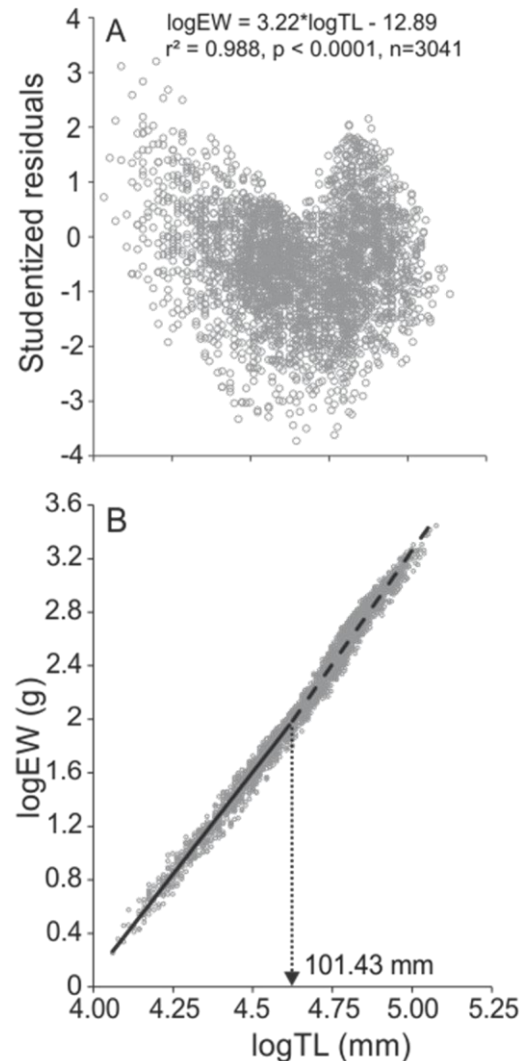
		S07	W07	S08	W09	Στατιστική συνάρτηση ελέγχου
Γαύρος	CPUE (kg h <sup>-1</sup> )	25.46 <sup>b</sup>	216.29 <sup>a</sup>	12.82 <sup>b</sup>	59.26 <sup>b</sup>	F = 19.97*
	Ευρωστία A	0.906 <sup>b</sup>	0.901 <sup>b</sup>	0.934 <sup>a</sup>	0.900 <sup>b</sup>	F = 4331.79***
	Ευρωστία J	0.458 <sup>a</sup>	0.418 <sup>b</sup>	0.454 <sup>a</sup>	0.414 <sup>b</sup>	F = 18052.21***
	GSI (%)	3.06 <sup>a</sup>	0.61 <sup>c</sup>	2.29 <sup>b</sup>	0.45 <sup>c</sup>	F = 24.17***
Σαρδέλα	CPUE (kg h <sup>-1</sup> )	47.45 <sup>a</sup>	26.45 <sup>a</sup>	5.27 <sup>b</sup>	7.68 <sup>a,b</sup>	F=3.40*
	Ευρωστία A	1.07 <sup>b</sup>	1.03 <sup>c</sup>	1.09 <sup>a</sup>	1.02 <sup>d</sup>	F=4517.40***
	Ευρωστία J	0.616		0.613		F=1.49
	GSI (%)	0.21 <sup>c</sup>	3.91 <sup>b</sup>	0.23 <sup>c</sup>	4.30 <sup>a</sup>	H=338.30***

Οι αστερίσκοι υποδηλώνουν πιθανότητα: \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$

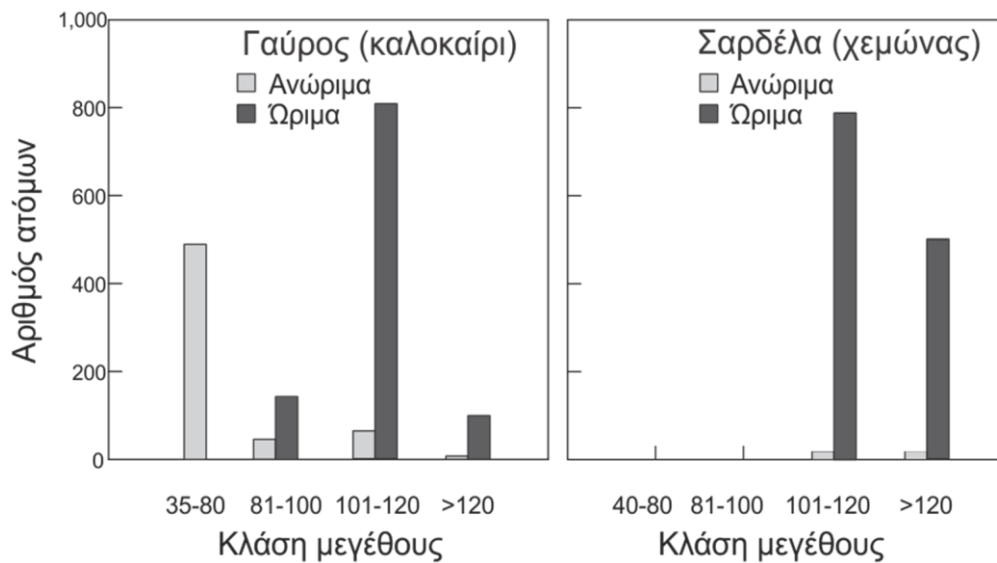
<sup>a>b>c>d</sup> Ομογενείς ομάδες (Homogenous groups)

## Οντογενετικές αλλαγές

Οι υπολειμματικές τιμές (residuals) της σχέσης μήκους-βάρους από όλα τα άτομα σαρδέλας που συλλέχθηκαν τα καλοκαίρια (Σχήμα 3.2A) εμφάνισαν συγκεκριμένη τάση (μη τυχαία κατανομή), γεγονός που υποδεικνύει οντογενετική αλλαγή στο σημείο μεταβολής της κλίσης της διερχόμενης ευθείας (Nikolioudakis et al. 2010). Η κατά τμήματα (piece-wise) γραμμική παλινδρόμηση που προσαρμόστηκε στα δεδομένα ( $\log EW = -12.12 + 3.05 \cdot \log TL + 0.343 \cdot [\log TL - 4.62] \cdot [\log TL \geq 4.62]$ ,  $r^2 = 0.988$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 3041$ ) εμφάνισε ένα στατιστικά σημαντικό ( $p < 0.0001$ ) σημείο μεταβολής της κλίσης σε ολικό μήκος 101.43 mm (95% όρια εμπιστοσύνης: 99.03 - 103.90 mm) (Σχήμα 3.2B) και τυχαία κατανεμημένες υπολειμματικές τιμές (δεν απεικονίζονται). Κατά τις χειμερινές δειγματοληψίες όλες οι σαρδέλες είχαν μήκος  $\geq 100$  mm TL (Σχήμα 3.1) και οι γονάδες τους κατηγοριοποιήθηκαν μακροσκοπικά ως αναπτυσσόμενες ή ανεπτυγμένες (δηλαδή όλα τα άτομα ήταν αναπαραγωγικά ώριμα) (Σχήμα 3.3) [βλ. επίσης τους μέσους γοναδοσωματικούς δείκτες (GSI) στον Πίνακα 3.1]. Η σχέση μήκους-βάρους για τις σαρδέλες που συλλέχθηκαν κατά τις χειμερινές δειγματοληψίες εμφάνισε τυχαία κατανεμημένες υπολειμματικές τιμές (δεν απεικονίζονται).



**Σχήμα 3.2.** (A) Υπολειμματικές τιμές (studentized residuals) της σχέσης μήκους-βάρους από όλες τις σαρδέλες που συλλέχθηκαν κατά τις καλοκαιρινές περιόδους. (B) Κατά τμήματα γραμμική παλινδρόμηση προσαρμοσμένη στα ίδια δεδομένα. Με βέλος υποδεικνύεται το εκτιμημένο μέσο μήκος οντογενετικής αλλαγής (μέσο μήκος μεταβολής της κλίσης).



**Σχήμα 3.3.** (Α) Αριθμός ατόμων ανά κλάση μεγέθους για το κάθε είδος κατά την αναπαραγωγική περίοδο (γαύρος: καλοκαίρι, σαρδέλα: χειμώνας) Ανώριμα άτομα θεωρήθηκαν αυτά με μακροσκοπικό στάδιο γονάδας «1» ενώ ώριμα αυτά με μακροσκοπικό στάδιο γονάδας «2», «3» και «4». Τους χειμώνες δε συλλέχθηκαν άτομα <100 mm.

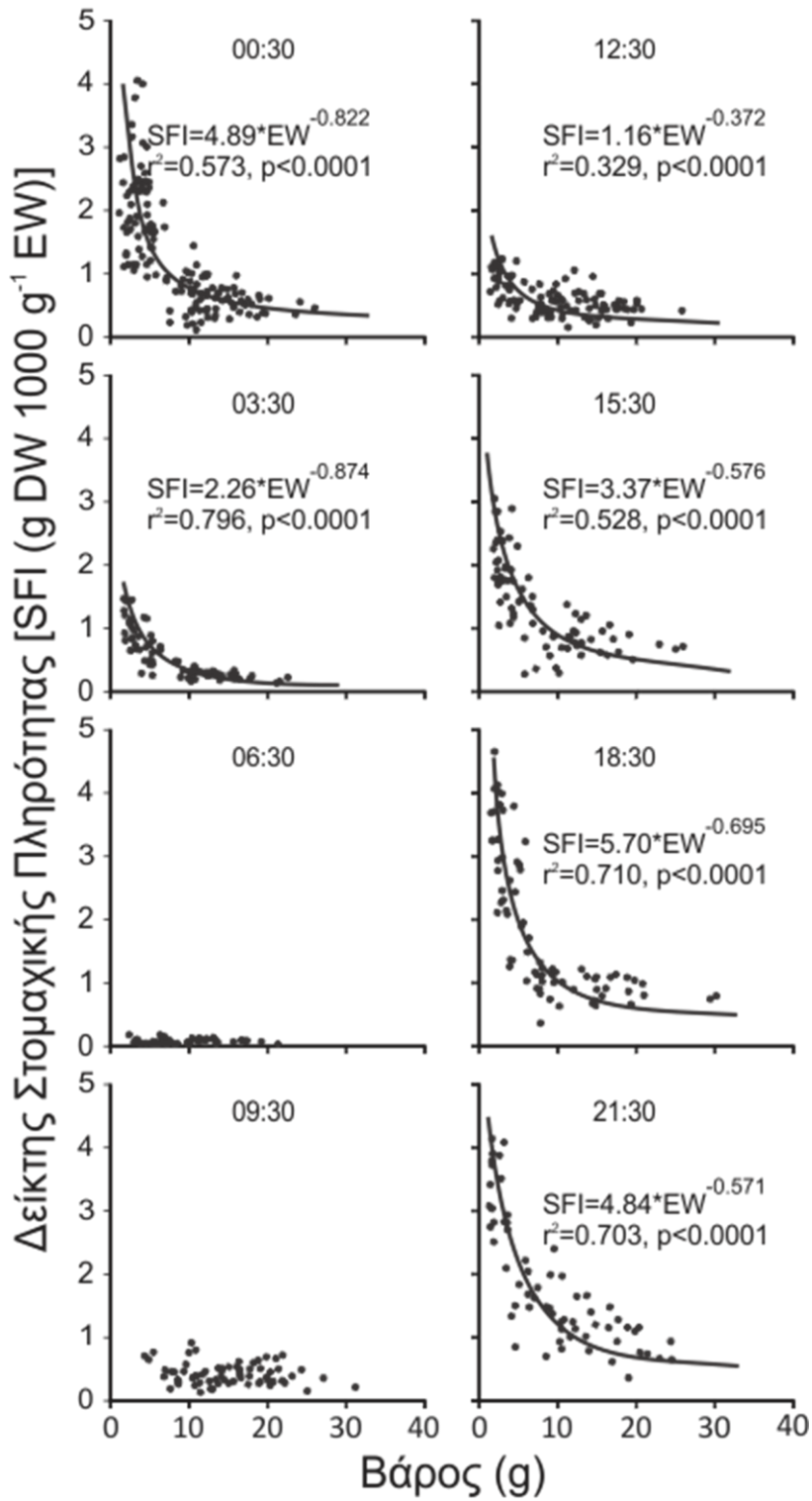
Οι υπολειμματικές τιμές της σχέσης μήκους-βάρους από όλα τα άτομα γαύρου που συλλέχθηκαν είτε τον Ιούλιο του 2007 είτε το Δεκέμβριο του 2007 (περίοδοι που συλλέχθηκαν τόσο ιχθύδια όσο και ενήλικα) δεν παρουσίασαν καμία τάση (όπως στην περίπτωση της σαρδέλας) (δεν απεικονίζονται). Ωστόσο, όπως και στην περίπτωση της σαρδέλας, τα αναπαραγωγικά ώριμα άτομα ήταν ως επί το πλείστον άτομα  $\geq 100$  mm ολικού μήκους (Σχήμα 3.3). Επίσης, το μήκος κατά το οποίο το 50% των ατόμων σαρδέλας ήταν αναπαραγωγικά ώριμα υπολογίστηκε από τη λογιστική σχέση στα 99.92 mm (95% όρια εμπιστοσύνης: 98.19-101.60 mm,  $r^2 = 0.91$ ).

### **3.2 Τροφική οικολογία σαρδέλας**

#### **Περιοδικότητα, ένταση διατροφής και ημερήσια κατανάλωση**

Ο δείκτης στομαχικής πληρότητας εμφάνιζε εξάρτηση από το βάρος των ψαριών, ειδικά την καλοκαιρινή περίοδο, όταν συλλέχθηκαν τόσο ιχθύδια όσο και ενήλικα άτομα σαρδέλας (π.χ. Ιούλιος 2007: Σχήμα 3.4). Συνεπώς η χρήση του SFI αποδείχθηκε ακατάλληλη για συγκρίσεις δειγμάτων που απαρτίζονται από διάφορα μεγέθη ψαριών. Αποτέλεσμα τούτου ήταν η επιλογή της προσαρμογής ενός γενικευμένου γραμμικού μοντέλου (GLM) για τη στάθμιση του βάρους των στομαχικών περιεχομένων με βάση το βάρος του ψαριού.

Τα πιο φειδωλά GLM για τα ιχθύδια (<100 mm TL) και τα ενήλικα άτομα ( $\geq 100$  mm TL) εξηγούσαν 91.12% και 75.05% της απόκλισης (deviance), αντίστοιχα (Πίνακας 3.2). Και στις δύο περιπτώσεις, η μεταβλητή του χρόνου (TIME) ήταν αυτή που εξηγούσε το μεγαλύτερο ποσοστό της απόκλισης (~77% στα ιχθύδια και ~42% στα ενήλικα). Οι αλληλεπιδράσεις (interactions) της περιόδου δειγματοληψίας (SP) και του χρόνου (TIME) με το βάρος του ψαριού (EW) ήταν σημαντικές και μπορούσαν να ερμηνευτούν ως αλλαγές της κλίσης της σχέσης του ξηρού βάρους των στομαχικών περιεχομένων (DW) με το βάρος των ψαριών (EW) μεταξύ δειγματοληπτικών περιόδων (SP) και των χρονικών διαστημάτων δειγματοληψίας εντός του ημερήσιου κύκλου (TIME) (βλ. επίσης Σχήμα 3.4). Όσον αφορά στα ενήλικα, το φύλο (G) δεν ήταν σημαντική μεταβλητή για το μοντέλο.



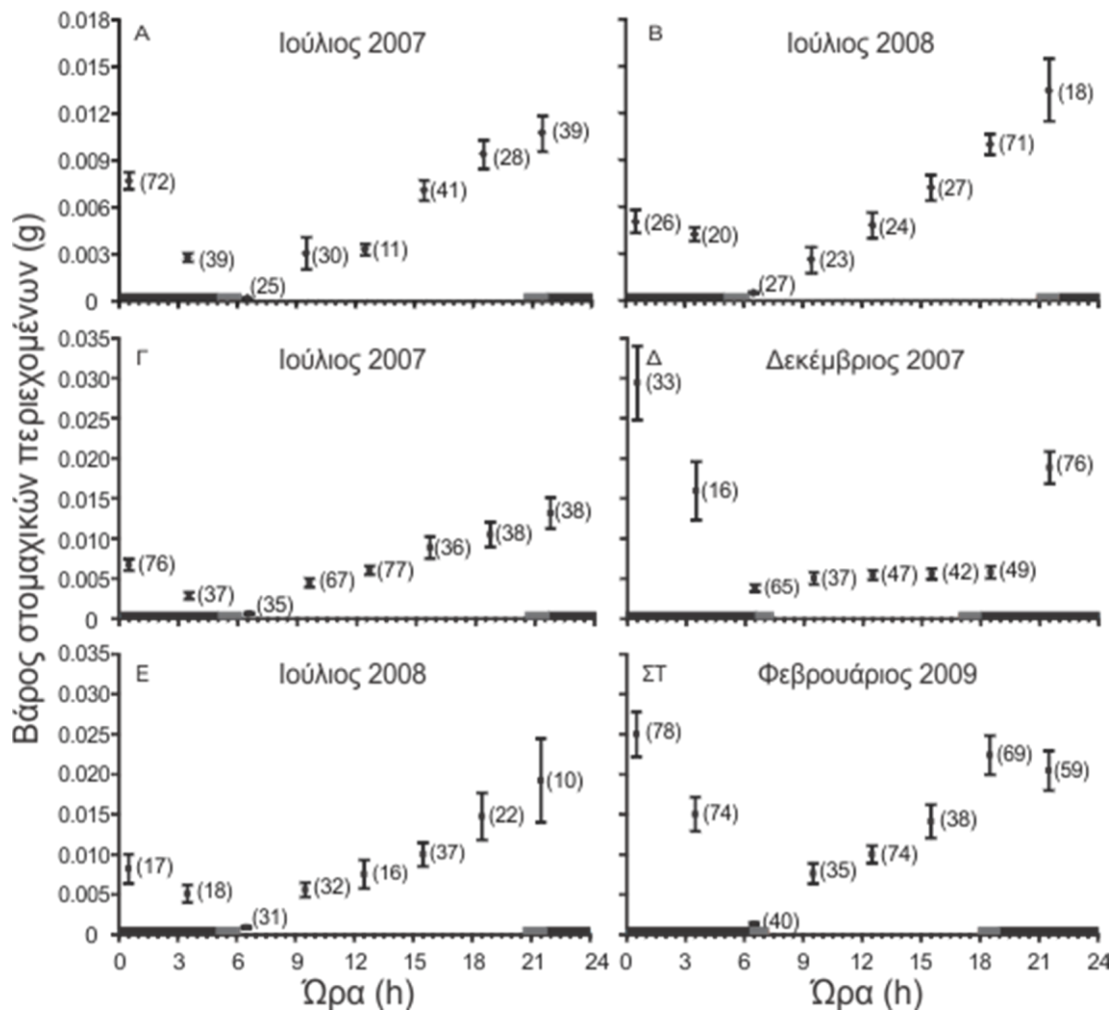
**Σχήμα 3.4.** Σαρδέλα. Σχέση Δείκτη Στομαχικής Πληρότητας (SFI) και βάρους (EW) για κάθε ένα από τα τρίωρα χρονικά διαστήματα τον Ιούλιο του 2007. Παρουσιάζονται επίσης οι στατιστικά σημαντικές σχέσεις.

**Πίνακας 3.2.** Ανάλυση της απόκλισης (deviance) των γενικευμένων γραμμικών μοντέλων (GLM) που προσαρμόστηκαν για το ξηρό βάρος των στομαχικών περιεχομένων της σαρδέλας. df: βαθμοί ελευθερίας. Res. df: Υπολειπόμενοι βαθμοί ελευθερίας. SP: περίοδος δειγματοληψίας, TIME: χρονική περίοδος δειγματοληψίας, EW: Βάρος ψαριού χωρίς εντόσθια.

	Πηγή διακύμανσης	df	Εξηγούμενη απόκλιση	Εξηγούμενη απόκλιση (%)	Res. df	Υπολειπόμενη απόκλιση	p-value
Ιχθύδια	NULL				516	374.16	
	SP	1	13.63	3.65	515	360.52	***
	TIME	7	288.22	77.03	508	72.31	***
	EW	1	16.06	4.29	507	56.24	***
	SP×TIME	7	20.02	5.35	500	36.22	***
	TIME×EW	7	3.00	0.80	493	33.22	***
	Σύνολο			91.12			
Ενήλικα	NULL				1416	1149.76	
	SP	3	105.07	9.14	1413	1044.68	***
	TIME	7	486.16	42.28	1406	558.52	***
	EW	1	59.68	5.19	1405	498.85	***
	SP×TIME	2	206.98	18.00	1384	291.87	***
	SP×EW	3	5.02	0.44	1381	286.85	***
	Σύνολο			75.05			

\*\*\*  $p < 0.0001$

Οι σταθμισμένοι μέσοι όροι με τα 95% όρια εμπιστοσύνης για την αλληλεπίδραση SP × TIME δίνονται στο Σχήμα 3.5. Το βάρος των ψαριών (EW) για το οποίο εξήχθησαν οι σταθμισμένοι μέσοι όροι ήταν τα 4.43 g για τα ιχθύδια και τα 11.58 g για τα ενήλικα άτομα. Τόσο τα ιχθύδια όσο και τα ενήλικα εμφάνισαν ένα σαφές πρότυπο τροφοληψίας στις θερινές δειγματοληπτικές περιόδους. Οι χαμηλότερες τιμές DW καταγράφηκαν κατά την ανατολή του ηλίου, σταδιακά αυξάνονταν στη διάρκεια της ημέρας και κορυφώνονταν κατά τη δύση του ηλίου (Σχήματα 3.5A, B, Γ και E). Όλα τα στομάχια που συλλέχθηκαν κατά τις θερινές δειγματοληψίες ήταν πλήρη στις σύρσεις που έλαβαν χώρα λίγο μετά τη δύση του ηλίου και τα θηράματα ήταν σε εξαιρετική κατάσταση (σχεδόν μηδενικός βαθμός πέψης). Κατά τις χειμερινές δειγματοληψίες, οι σαρδέλες τρέφονταν καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας και συνέχιζαν και ως τις πρώτες μεταμεσονύχτιες ώρες (Σχήμα 3.5) σε αντίθεση με τις θερινές δειγματοληψίες που η τροφοληψία σταματούσε κατά τη διάρκεια της νύχτας. Η ποσότητα των στομαχικών περιεχομένων μειωνόταν δραστικά μετά την κορύφωσή της (δηλαδή μετά τη δύση του ηλίου το καλοκαίρι και μετά τα μεσάνυχτα το χειμώνα (Σχήμα 3.5). Ο βαθμός πέψης των θηραμάτων στα στομάχια αυξανόταν όσο προχωρούσε η νύχτα, γεγονός που στήριζε την άποψη ότι κατά την περίοδο αυτή οι σαρδέλες δεν τρέφονταν.



**Σχήμα 3.5.** Σταθμισμένοι μέσοι όροι (marginal means) του ξηρού βάρους στομαχικών περιεχομένων DW (g) με τα 95% όρια εμπιστοσύνης τους για τα ιχθύδια (Α-Β) και τις ενήλικες (Γ-ΣΤ) σαρδέλες. Στις παρενθέσεις φαίνεται ο αριθμός των ατόμων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση. Το ναυτικό λυκόφως<sup>3</sup> (γκρι γραμμή στον άξονα χ) και η διάρκεια της νύχτας (μαύρη γραμμή στον άξονα χ) φαίνονται επίσης.

<sup>3</sup> Η ποσότητα φωτός που εκπέμπεται κατά το λυκόφως μειώνεται με την αύξηση του αρνητικού ύψους του Ηλίου (δηλαδή του ύψους του κάτω από τον ορίζοντα). Ανάλογα του αρνητικού ύψους του Ηλίου διακρίνουμε τρία είδη λυκόφωτος:

- 1) Πολιτικό λυκόφως (Civil): Όταν αληθές ύψος Ηλίου, Ηλ Ηλίου είναι  $-6^\circ$ . (εμπειρικά μόλις δύσει τελείως ο Ηλιακός δίσκος)
- 2) Ναυτικό λυκόφως (Nautical): Όταν Ηλ Ηλίου είναι  $-12^\circ$  και
- 3) Αστρονομικό λυκόφως (Astronomical): Όταν Ηλ φθάσει  $-18^\circ$  (εμπειρικά όταν έχει τελείως σκοτεινιάσει)

Σε μελέτες σχετιζόμενες με τη θάλασσα χρησιμοποιείται το Ναυτικό λυκόφως

Τις θερινές περιόδους δειγματοληψίας οι εκτιμηθέντες ρυθμοί γαστρικής κένωσης ( $R_{max}$ ) ήταν παρεμφερείς για τα ιχθύδια και τα ενήλικα άτομα, με τιμή  $\sim 0.2$  (Πίνακας 3.3). Τις περιόδους ανάμειξης (mixing), οι  $R_{max}$  ήταν χαμηλότεροι (Δεκέμβριος 2007:  $0.101 \pm 0.038$ , Φεβρουάριος 2009:  $0.139 \pm 0.060$ ) (Πίνακας 3.3).

Οι εκτιμήσεις της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής από το μοντέλο των Elliott-Persson (E-P) και από αυτό του Eggers (Πίνακας 3.3) εμφάνισαν υψηλή συσχέτιση ( $r = 0.999$ ,  $p < 0.001$ ). Η ημερήσια κατανάλωση των ιχθυδίων ως ποσοστό επί του ολικού σωματικού βάρους (TW) ήταν υψηλότερη (4.25 % και 5.36 %, με βάση το μοντέλο E-P) από αυτή των ενήλικων (2.05 % and 3.14 %, με βάση το μοντέλο E-P) τα καλοκαίρια (Ιούλιος 2007 και Ιούλιος 2008, αντίστοιχα) (Πίνακας 3.3). Μεταξύ των ενήλικων, η ημερήσια κατανάλωση τροφής ήταν υψηλότερη το καλοκαίρι του 2008 (3.14%) και το χειμώνα του 2009 (3.67%), ενώ η χαμηλότερη κατανάλωση εκτιμήθηκε τον Ιούλιο του 2007 (Πίνακας 3.3). Τέλος, η κατανάλωση το Δεκέμβριο 2007 ήταν υψηλότερη από τον Ιούλιο 2007.

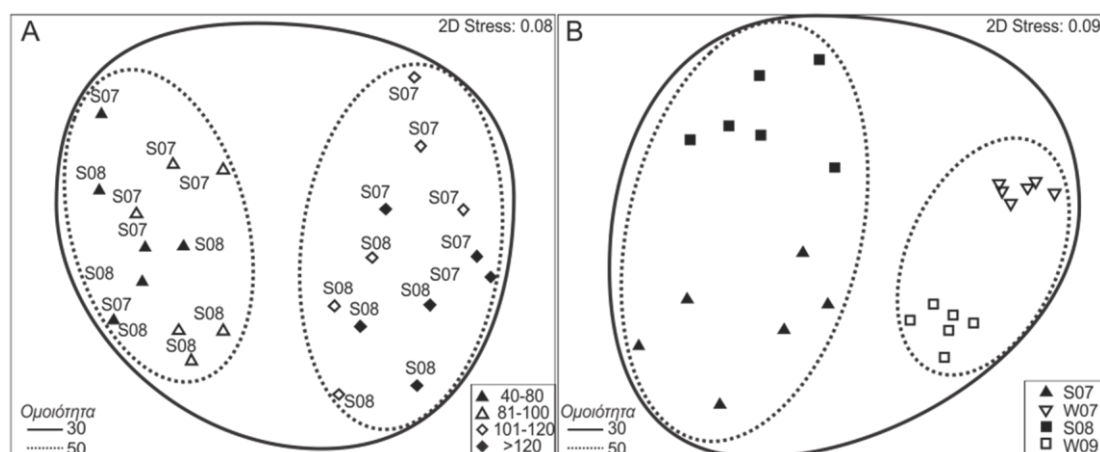
**Πίνακας 3.3.** Τιμές των εκτιμημένων ρυθμών γαστρικής κένωσης ( $R_{max}$ ,  $h^{-1}$ ) και κατανάλωσης (DW ανά ημέρα) για τη σαρδέλα. Οι καταναλώσεις εκφράζονται επίσης και ως % σωματικού βάρους (% TW). A: Ενήλικα ψάρια. J: Ιχθύδια.  $R_{max}$ : ρυθμός γαστρικής κένωσης. DW: Μέση τιμή σταθμισμένου στομαχικού περιεχομένου κατά την περίοδο τροφοληψίας.  $C_{E-P}$ : κατανάλωση με βάση το μοντέλο Elliott-Persson.  $C_E$ : κατανάλωση με βάση το μοντέλο Eggers. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008, W09: Φεβρουάριος 2009.

	Περίοδος δειγματοληψία	$R_{max}$ ( $\pm$ S.E.)	DW	$C_{E-P}$ ( $\pm$ S.E.)	$C_{E-P}$ %TW	$C_E$	$C_E$ %TW
Ιχθύδια	S07	0.197 (0.053)	0.0054	0.0266 (0.0029)	4.25	0.0262	4.18
	S08	0.215 (0.099)	0.0065	0.0335 (0.0053)	5.36	0.0332	5.31
Ενήλικα	S07	0.196 (0.042)	0.0071	0.0342 (0.0031)	2.05	0.0337	2.02
	W07	0.101 (0.038)	0.0181	0.0426 (0.0015)	2.56	0.0443	2.66
	S08	0.225 (0.026)	0.0098	0.0524 (0.0053)	3.14	0.0520	3.12
	W09	0.139 (0.060)	0.0145	0.0611 (0.0532)	3.67	0.0603	3.62



## Σύνθεση στομαχικών περιεχομένων

Αναλύθηκαν συνολικά 603 στομάχια ιχθυδίων και ενήλικων ατόμων σαρδέλας, στα οποία αναγνωρίστηκαν 47 ταξινομικές ομάδες, οι οποίες με τη σειρά τους χωρίστηκαν σε 11 κατηγορίες θηραμάτων (Πίνακας 3.4). Η % σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων βασισμένη στον αριθμό των θηραμάτων (%n) και στη συμμετοχή τους στον διατροφικό άνθρακα (%C) για κάθε δειγματοληπτική περίοδο και οντογενετικό στάδιο (ιχθύδια ή ενήλικα) δίδονται στον Πίνακα 3.4. Ο μέσος αριθμός θηραμάτων στα στομάχια παρουσίασε μεγάλο εύρος διακύμανσης (από 83 έως και 3334 θηράματα ανά στομάχι). Οι προκαταρκτικές αναλύσεις ιεραρχικής ομαδοποίησης (CLUSTER) και μη μετρικής πολυδιάστατης κλιμάκωσης (nMDS), βασισμένες στους αριθμούς των θηραμάτων, έδειξαν ένα σαφή διαχωρισμό στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των δειγμάτων του καλοκαιριού (24 δείγματα) μεταξύ των ψαριών <math><100\text{ mm TL}</math> και



**Σχήμα 3.6.** Μη μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση (nMDS) (A) των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων της σαρδέλας τα καλοκαίρια (Ιούλιος 2007 και Ιούλιος 2008) με τα σύμβολα να υποδηλώνουν τις διαφορετικές κλασεις μεγέθους, και (B) των δειγμάτων των ενήλικων ατόμων ( $\geq 100\text{ mm}$ ) σαρδέλας με τα σύμβολα να υποδηλώνουν τις δειγματοληπτικές περιόδους. Παρουσιάζονται επίσης οι ομάδες (clusters) που προέκυψαν από τις αντίστοιχες αναλύσεις ιεραρχικής ομαδοποίησης (σε επίπεδο ομοιότητας 30% και 50%). S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008, W09: Φεβρουάριος 2009.

38% (Σχήμα 3.6A).

**Πίνακας 3.4.** Ποσοστιαία αριθμητική (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχή των θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων της σαρδέλας. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Κατηγορία	Ταξινομική ομάδα	Ιούλιος 2007				Δεκέμβριος 2007		Ιούλιος 2008				Φεβρουάριος 2009	
		J		A		A	A	J		A		A	A
		% n	% C	% n	% C			% n	% C	% n	% C		
Κωπηλάτες Δίθυρα	Κωπηλάτες	0.92	0.25	0.21	0.24			7.07	2.37	3.77	3.25		
	Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	1.06	0.67	0.73	1.94			1.30	1.03	0.17	0.34		
Βλεφαριδωτά (τάξη Tintinnida)	<i>Eutintinnus tubulosus</i>			9.28	0.14	2.69	0.03			4.37	0.05	7.21	0.11
Θυσανόποδα	Θυσανόποδα (προνύμφες)	1.15	5.16	0.11	2.17			0.34	1.90	0.37	5.36	0.04	0.75
Κλαδοκεραιωτά	<i>Evadne spinifera</i>									0.35	0.57	0.01	0.02
	<i>Penilia avirostris</i>	0.07	0.04	0.02	0.05			2.68	1.86	1.99	3.55		
	<i>Podon intermedius</i>	3.32	3.76	0.32	1.54	0.30	1.08	3.01	4.26	1.09	3.96	0.53	2.08
	<i>Pseudoevadne tergestina</i>	0.33	0.11							1.86	2.00		
Κωπήποδα	Κλαδοκεραιωτό (μη αναγνωρισμένο)	0.07	0.04	0.09	0.90			2.30	1.57				
	<i>Acartia clausi</i>	17.72	12.64	2.19	8.61	0.14	0.36	9.43	11.09	0.97	2.94	0.30	1.21
	<i>Calanus</i> spp.					0.33	9.09	0.33	4.09	0.04	1.27	0.09	3.38
	<i>Calocalanus</i> spp.							0.20	0.21	0.13	0.35		
	<i>Candacia</i> spp.					0.03	1.13					0.01	0.29
	<i>Centropages</i> spp.	4.06	17.71	0.48	9.45	5.92	74.52	1.28	7.76	0.51	7.63	3.69	76.8
	Clauso-Paracalanidae	9.86	9.67	2.70	10.16	0.43	1.15	4.4	5.38	1.78	5.57	2.32	8.76
	<i>Clytemnestra</i> spp.	0.07	0.06					1.17	1.38	0.64	1.96		
	Νάυπλιοι Κωπηπόδων	2.75	0.26	0.72	0.29	0.05	0.01	7.23	0.86	2.34	0.71	0.05	0.02
	Corycaeidae	1.00	1.06	0.67	3.03	0.05	0.15	2.80	3.71	1.08	3.66	0.24	1.08
	<i>Euchaeta</i> spp.					0.02	2.11						
	<i>Euterpina acutifrons</i>	14.22	5.78	1.18	2.37	0.05	0.06	10.95	6.53	3.55	5.44	0.05	0.11
	Αρπακτικοειδή	0.51	0.18	0.36	0.54	0.02	0.02	0.85	0.37	0.04	0.04		
<i>Microsetella rosea</i>	1.12	0.75	0.16	0.45	0.03	0.06	1.73	1.46	1.51	3.25	0.08	0.24	
<i>Oithona</i> spp.	2.77	0.86	0.76	1.00	0.17	0.15	2.30	0.90	0.46	0.46	0.05	0.06	

	<i>Oncaea</i> spp.	12.92	4.19	1.39	1.91	0.22	0.20	23.25	8.99	6.94	7.23	0.86	1.20
	Pontellidae					0.03	0.23						
	<i>Temora stylifera</i>	10.06	25.12	3.39	37.71	0.79	5.90	10.20	31.00	3.94	32.13		
	Κωπήποδο (μη αναγνωρισμένο)	9.39	9.02	1.53	2.51	0.27	3.20	3.02	2.52	1.01	2.31	0.14	2.34
Δεκάποδα	Ζωή καβουριού	0.01	0.24		0.35				0.18		0.26		0.08
	Μύσις γαρίδας	0.01	1.86		3.98				0.78		2.65		0.55
Γαστερόποδα	Γαστερόποδα (προνύμφες)	0.07	0.54	0.23	7.50								
	Πτερόποδα			0.03	2.27					0.04	2.49		
Δινομαστιγώτα (ετερότροφα)	<i>Protoperidinium</i> spp.	3.78	0.02	14.6	0.31	6.00	0.08	1.24	0.01	14.44	0.23	10.6	0.23
Δινομαστιγώτα (αυτότροφα)	<i>Neoceratium</i> spp.	2.76	0.01	5.19	0.04	10.26	0.05	1.19	0.01	9.44	0.06	9.15	0.08
	<i>Dinophysis</i> spp.			2.52	0.02	2.47	0.01			0.47			
	<i>Ornithocercus</i> spp.			2.52	0.02	3.17	0.02			2.43	0.02		
	<i>Prorocentrum</i> spp.			8.26	0.03	5.80	0.01			3.73	0.01	6.45	0.02
Διάτομα	<i>Asteriolenopsis</i> spp.			1.44									
	<i>Bacteriastrium</i> spp.					2.66	0.03			0.94	0.01		
	<i>Chaetocerus</i> spp.					16.09	0.01			1.12		14.95	0.02
	<i>Coscinodiscus</i> spp.			5.32	0.08	6.00	0.06	1.73	0.01	8.51	0.09	4.54	0.07
	<i>Guinardia</i> spp.			13.45	0.27	2.35	0.03			8.09	0.12	11.92	0.24
	<i>Hemiaulus</i> spp.			1.44	0.01	3.57	0.01			4.49	0.01		
	<i>Navicula</i> spp.			1.44									
	<i>Plagiotropis</i> spp.			1.36						0.94			
	<i>Pleurosigma</i> spp.					1.67	0.01			1.25	0.01		
	<i>Pleurosira</i> spp.			5.26						0.47			
	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.			3.96		17.52	0.02			2.72		11.34	0.01
	<i>Rhizosolenia</i> spp.			6.69	0.11	4.10	0.04			1.12	0.01	15.38	0.25
	<i>Thalassiosira</i> spp.					6.80	0.01			0.89			

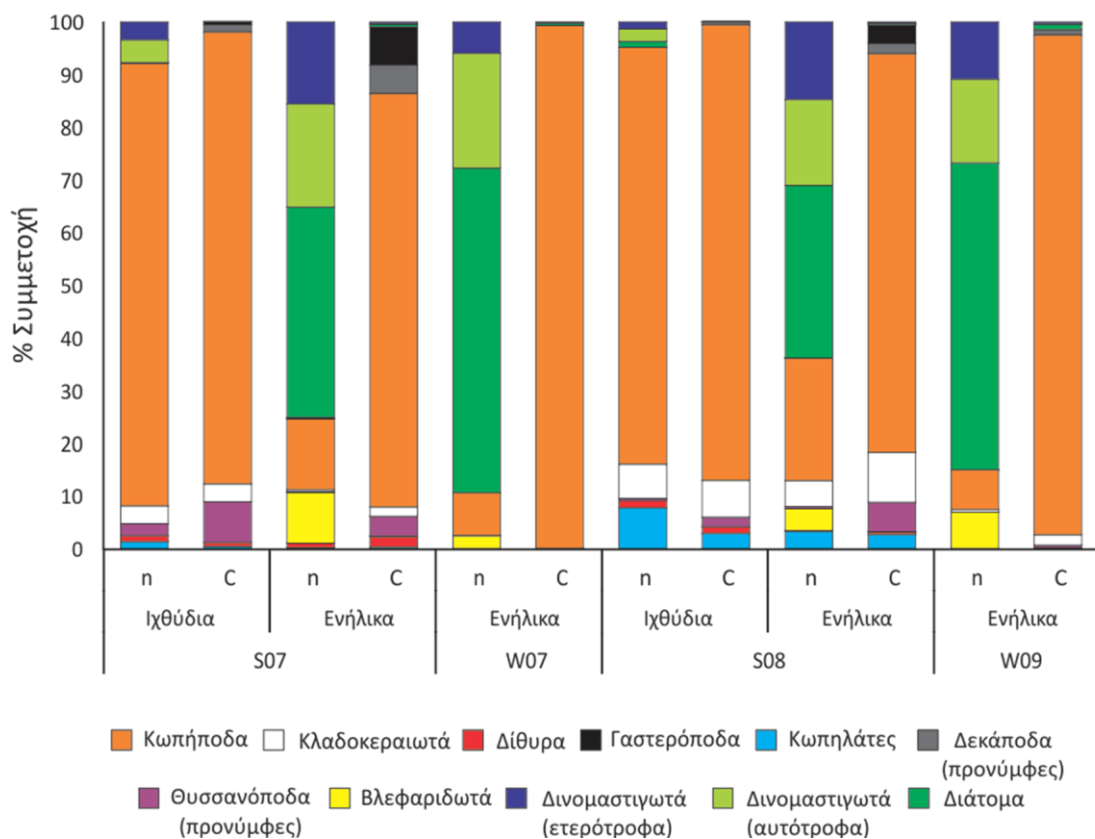
\*Άτομα των γενών *Clausocalanus* και *Paracalanus* και το είδος *Ctenocalanus vanus* κατηγοριοποιήθηκαν ως 'Clauo-Paracalanidae'.

Ο έλεγχος PERMANOVA ( $F=22.28$ ,  $p=0.0001$ ) καθώς και οι επακόλουθες κατά ζεύγη συγκρίσεις (*a posteriori* pairwise comparisons) (Πίνακας 3.5) κατέδειξαν στατιστικά σημαντικές διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων (<100mm TL) και ενήλικων ( $\geq 100$  mm TL) ατόμων το καλοκαίρι. Οι συγκρίσεις μεταξύ των κλάσεων μήκους για τα δείγματα των περιόδων ανάμειξης (Δεκέμβριος 2007 και Φεβρουάριος 2009) (12 δείγματα) δεν κατέδειξαν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των κλάσεων μεγέθους 101-120 mm και >120 mm (PERMANOVA:  $F=0.066$ ,  $p=0.969$ ).

**Πίνακας 3.5.** Κατά ζεύγη συγκρίσεις μετά τον έλεγχο PERMANOVA της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ των κλάσεων μεγέθους το καλοκαίρι, και μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων για τα ενήλικα άτομα σαρδέλας.

	Ζεύγη <i>a posteriori</i> συγκρίσεων	t	$\rho$	Αριθμός μοναδικών μεταθέσεων (permutations)
Κλάση μεγέθους	40-80 vs 81-100	1.30	0.116	462
	40-80 vs 101-120	3.32	0.002	462
	40-80 vs >120	4.44	0.002	462
	81-100 vs 101-120	2.87	0.002	462
	81-100 vs >120	3.57	0.002	462
	101-120 vs >120	1.12	0.257	462
Περίοδος δειγματοληψίας	Ιούλιος 2007 vs Δεκέμβριος 2007	4.22	0.002	461
	Ιούλιος 2007 vs Ιούλιος 2008	2.33	0.003	462
	Ιούλιος 2007 vs Φεβρουάριος 2009	3.05	0.002	462
	Δεκέμβριος 2007 vs Ιούλιος 2008	5.35	0.002	462
	Δεκέμβριος 2007 vs Φεβρουάριος 2009	5.42	0.001	461
	Ιούλιος 2008 vs Φεβρουάριος 2009	5.26	0.002	462

Τα ιχθυδία σαρδέλας τρέφονταν σχεδόν αποκλειστικά με κωπήποδα και τις δύο θερινές περιόδους (μέσος όρος: 83%), καταναλώνοντας μόνο ελάχιστες ποσότητες φυτοπλαγκτού (μέσος όρος: ~5%) (Σχήμα 3.7). Αντίθετα, στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ενήλικων ατόμων κυριαρχούσαν αριθμητικά τα διάτομα και τα αυτότροφα δινομαστιγιωτά (ADs). Η ανάλυση SIMPER φανέρωσε ότι ο διαχωρισμός της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ενήλικων ατόμων και ιχθυδίων οφειλόταν στα διάτομα των γενών *Guinardia* και *Coscinodiscus*, στα δινομαστιγιωτά των γενών *Protoperidinium* και *Neoceratium* και στο βλεφαριδωτό *Eutintinnus tubulosus* (τάξη Tintinnida), δηλαδή τα κυρίαρχα θηράματα στα στομάχια των ενήλικων ατόμων (Παράρτημα I, Πίνακας Π2).



**Σχήμα 3.7.** Ποσοστά των κατηγοριών θηραμάτων ανά στομάχι σαρδέλας με βάση τους αριθμούς (n) και τον άνθρακα (C) των θηραμάτων. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008, W09: Φεβρουάριος 2009.

Τα ιχθύδια τρέφονταν κυρίως με σχετικά μεγάλα καλανοειδή κωπήποδα όπως τα *Temora styifera* και *Acartia clausi*, το αρπακτικοειδές κωπήποδο *Euterpina acutifrons* και το κυκλωποειδές γένος κωπηπόδων *Oncaea* (Πίνακας 3.4), επιδεικνύοντας επίσης υψηλή επιλεκτικότητα (E) για συγκεκριμένα taxa με ιδιαίτερα χαμηλές αφθονίες στο πεδίο (π.χ. *Microsetella rosea*, προνύμφες θυσσανόποδων, κ.α., Πίνακας 3.6). Η επικάλυψη της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων και ενήλικων με βάση την αριθμητική συμμετοχή των θηραμάτων ήταν ιδιαίτερα χαμηλή ( $S_{(n)}$  Ιούλιος 2007 = 0.23,  $S_{(n)}$  Ιούλιος 2008 = 0.35). Ωστόσο, όταν ο δείκτης επικάλυψης υπολογίστηκε με βάση τη συνεισφορά των θηραμάτων σε άνθρακα (Σχήμα 3.7, Πίνακας 3.4), η επικάλυψη ήταν ιδιαίτερα υψηλή [ $S_{(C)}$  Ιούλιος 2007 = 0.73,  $S_{(C)}$  Ιούλιος 2008 = 0.86]. Σε όρους άνθρακα, τα καλανοειδή κωπήποδα *A. clausi*, *T. styifera*, *Centropages* spp. και η ομάδα Clauso-Paracalanidae ήταν τα πιο σημαντικά θηράματα τόσο για τα ιχθύδια όσο και για τα ενήλικα άτομα τα καλοκαίρια (Πίνακας 3.4).

**Πίνακας 3.6.** Δείκτης επιλεκτικότητας του Ivlev για τα taxa του μεσοζωοπλαγκτού με >1% αριθμητική συμμετοχή στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων της σαρδέλας. Τιμές του δείκτη  $\leq -0.5$  ή  $\geq 0.5$  φαίνονται με έντονη γραμματοσειρά. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008, W09: Φεβρουάριος 2009. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Ταξινόμική ομάδα	S07		W07	S08		W09
	J	A	A	J	A	A
<i>Acartia clausi</i>	<b>0.734</b>	<b>0.623</b>	0.045	0.120	-0.477	-0.288
Κωπηλάτες	<b>-0.756</b>	<b>-0.711</b>		0.185	0.353	
<i>Calanus</i> spp.						0.097
<i>Centropages</i> spp.	0.141	-0.082	<b>0.834</b>	0.034	0.067	0.196
Θυσανόποδα (προνύμφες)	<b>0.952</b>				<b>0.829</b>	
<i>Clytemnestera</i> spp.		<b>0.986</b>		<b>0.956</b>	<b>0.970</b>	
Ναύπλιοι κωπηπόδων	<b>0.894</b>			<b>0.699</b>	<b>0.663</b>	
Corycaeidae	0.264	<b>0.722</b>		<b>0.870</b>	<b>0.874</b>	<b>0.587</b>
<i>Euterpina acutifrons</i>	<b>0.971</b>	<b>0.935</b>		<b>0.967</b>	<b>0.963</b>	
<i>Evadne spinifera</i>					<b>-0.773</b>	
Γαστερόποδα (προνύμφες)		<b>0.539</b>				
Αρπακτικοειδή κωπήποδα		<b>0.877</b>				
Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	<b>0.881</b>	<b>0.966</b>		<b>0.741</b>		
<i>Microsetella rosea</i>	<b>0.982</b>	<b>0.976</b>		<b>0.950</b>	<b>0.978</b>	
<i>Oithona</i> spp.	0.151	0.330	-0.437	0.073	-0.230	
<i>Oncaea</i> spp.	<b>0.881</b>	<b>0.802</b>	0.201	<b>0.953</b>	<b>0.942</b>	<b>0.761</b>
Clauso-Paracalanidae*	<b>-0.601</b>	-0.467	<b>-0.797</b>	<b>-0.699</b>	<b>-0.677</b>	-0.043
<i>Penilia avirostris</i>				<b>-0.793</b>	<b>-0.625</b>	
<i>Podon</i> spp.	<b>0.559</b>	0.293		<b>0.714</b>	<b>0.709</b>	<b>0.755</b>
<i>Pseudoevadne tergestina</i>					-0.066	
<i>Temora stylifera</i>	<b>0.612</b>	<b>0.764</b>	0.375	0.45	0.466	

\*Άτομα των γενών *Clausocalanus* και *Paracalanus* και το είδος *Ctenocalanus vanus* κατηγοριοποιήθηκαν ως 'Clauso-Paracalanidae'.

Όσον αφορά στις ενήλικες σαρδέλες (Σχήμα 3.6), η κύρια διαφοροποίηση στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων εντοπίστηκε μεταξύ των περιόδων θερμοστρωμάτωσης (Ιούλιος 2007 και 2008) και ανάμειξης (Δεκέμβριος 2007 και Φεβρουάριος 2009). Ο έλεγχος PERMANOVA ( $F=16.02$ ,  $p=0.0001$ ) καθώς και οι επακόλουθες κατά ζεύγη συγκρίσεις (*a posteriori* pairwise comparisons) κατέδειξαν σημαντικές διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ όλων των δειγματοληπτικών περιόδων (Πίνακας 3.5). Η ανάλυση SIMPER έδειξε ότι οι διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων οφείλονταν τόσο σε είδη κωπηπόδων (κυρίως *A. clausi*, *Oncaea* spp., *E. acutifrons*, *T. stylifera* και *Centropages* spp.) όσο και σε γένη φυτοπλαγκτού (*Chaetoceros*, *Pseudo-nitzschia* και *Neoceratium*) (Παράρτημα I, Πίνακας Π3). Κατά τις περιόδους ανάμειξης, η αριθμητική συμμετοχή του φυτοπλαγκτού ήταν υψηλότερη (μέσος όρος: 78%) από ότι κατά τις περιόδους ανάμειξης (μέσος όρος: 54%) (Σχήμα 3.7, Πίνακας 3.4). Τα

κωπήποδα συμμετείχαν λιγότερο στο διατροφικό άνθρακα τις περιόδους της θερμοστρωμάτωσης (76.5%) από ότι στις περιόδους ανάμειξης (97.4%) (Σχήμα 3.7, Πίνακας 3.4). Τα καλοκαίρια, ζωοπλαγκτικές ομάδες πέραν των κωπηπόδων είχαν επίσης σημαντική συνεισφορά στο διατροφικό άνθρακα (π.χ. τα κλαδοκεραιωτά και οι προνύμφες γαστεροπόδων, Σχήμα 3.7, Πίνακας 3.4). Τα σημαντικότερα κωπήποδα όσον αφορά στη συνεισφορά σε άνθρακα ήταν τα σχετικά μεγάλα καλανοειδή κωπήποδα (*A. clausi*, *T. stylifera* και *C. typicus*) (Πίνακας 3.4).

Μεταξύ των περιόδων Ιουλίου 2007 και Ιουλίου 2008 καθώς και μεταξύ Δεκεμβρίου 2007 και Φεβρουαρίου 2009 η επικάλυψη της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων των ενήλικων ήταν υψηλή (πάντα ο  $S_{(C)}$  είχε τιμές  $>0.67$ ), σε αντίθεση με την χαμηλή επικάλυψη ( $<0.33$ ) που παρατηρήθηκε μεταξύ οποιασδήποτε δειγματοληπτικής περιόδου θερμο-στρωμάτωσης και ανάμειξης (π.χ.,  $S_{(C)} \text{ July 2007-December 2007} = 0.19$ ). Επιπλέον, ο δείκτης επιλεκτικότητας του Ivlev ( $E$ ) είχε πολύ υψηλές θετικές τιμές για περισσότερα είδη στις θερινές δειγματοληψίες από ότι στις περιόδους ανάμειξης (Πίνακας 3.6). Για την αφθονότερη ομάδα κωπηπόδων στο πεδίο (*Clauso-Paracalanidae*) οι τιμές  $E$  ήταν πάντοτε ιδιαίτερα αρνητικές, πλην του Φεβρουαρίου 2009 (τιμές κοντά στο 0, ουδέτερη επιλεκτικότητα), υπονοώντας αποφυγή και/ή μειωμένη ικανότητα σύλληψης του συγκεκριμένου θηράματος (Πίνακας 3.6).

### **Κατανομή μεγεθών θηραμάτων στα στομάχια της σαρδέλας**

Οι ενήλικες σαρδέλες συγκρατούσαν μικρότερους οργανισμούς από ότι τα ιχθύδια και στις δυο θερινές περιόδους δειγματοληψίας (Πίνακας 3.7). Με βάση την αριθμητική συμμετοχή των θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων, τα ενήλικα ψάρια παρουσίασαν δύο κύριες κορυφές (1-200  $\mu\text{m}$  και 401-1000  $\mu\text{m}$ ) με την κλάση 1-200  $\mu\text{m}$  να είναι ιδιαίτερα σημαντική σε όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους (Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8). Η κλάση 1-200  $\mu\text{m}$  περιλαμβάνει διάτομα, δινόμαστιγωτά, βλεφαριδιωτά καθώς και ναυπλίους κωπηπόδων. Αντίθετα, το εύρος μεγεθών από 401 έως 1000  $\mu\text{m}$  περιλαμβάνει κωπήποδα μικρού και μέσου μεγέθους, κλαδοκεραιωτά, προνύμφες θυσανόποδων, προνύμφες γαστεροπόδων και πτερόποδα (Παράρτημα I, Πίνακας Π4). Η κατανομή συχνοτήτων στα ιχθύδια (% n) εμφάνισε επίσης δύο κύριες κορυφές (400-600  $\mu\text{m}$  και 800-1000  $\mu\text{m}$ ).

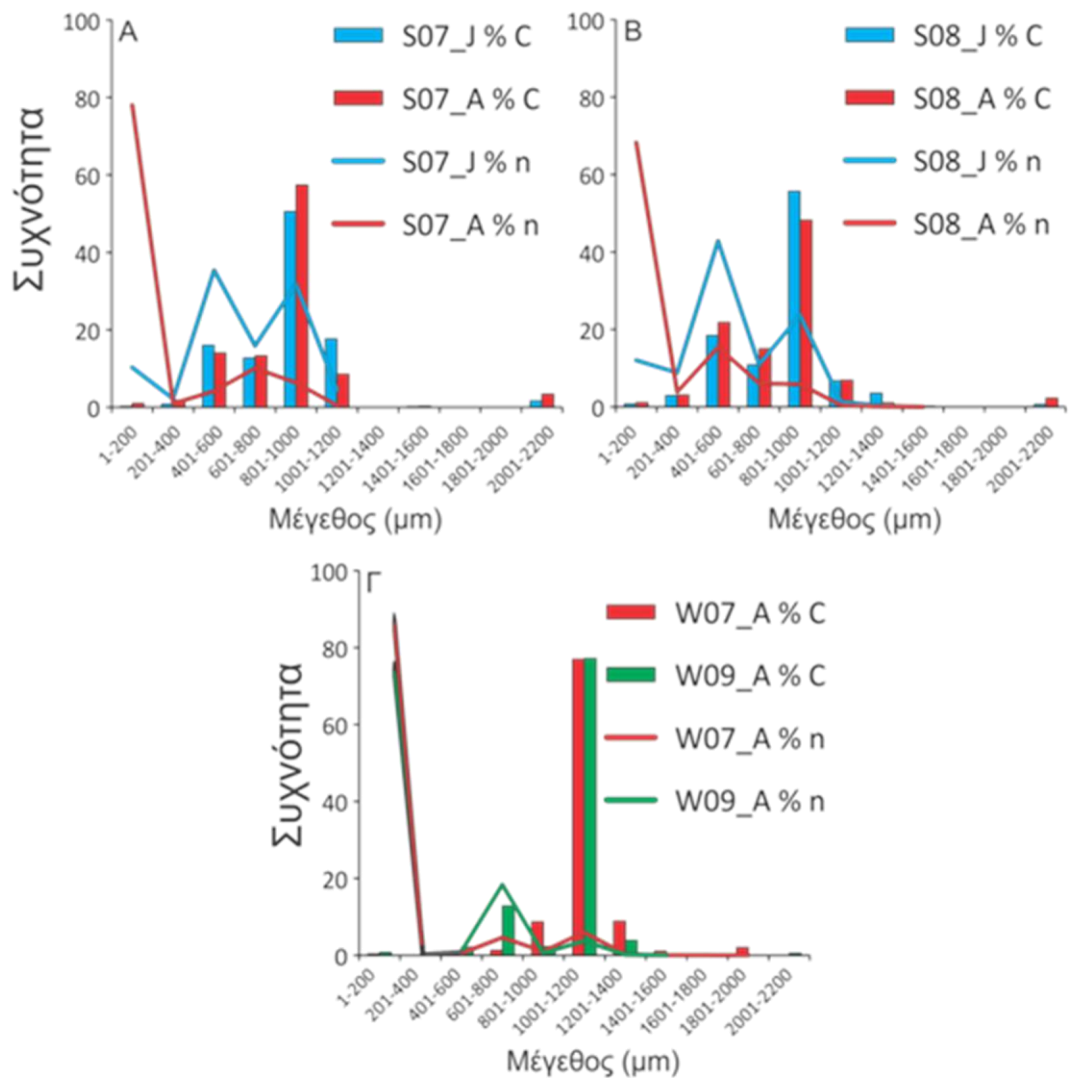
**Πίνακας 3.7.** Ποσοστιαία αριθμητική (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχή των συνολικών θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων τη σαρδέλας ανά κλάση μεγέθους θηραμάτων. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Κλάση μεγέθους ( $\mu\text{m}$ )	Ιούλιος 2007		Δεκέμβριος 2007		Ιούλιος 2008		Φεβρουάριος 2009					
	J		A		A		J		A			
	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C		
001-200	10.25	0.26	77.99	1.04	87.59	0.38	12.02	0.76	68.24	1.17	76.32	0.79
201-400	2.19	0.82	0.95	1.87	0	0	8.84	2.97	3.87	3.14	0	0
401-600	35.37	16.01	4.17	14.05	0.46	0.42	42.85	18.49	15.4	21.83	1.01	2.15
601-800	15.9	12.78	10.05	13.35	4.6	1.3	10.89	10.89	6.06	15.07	18.33	12.83
801-1000	31.78	50.58	6.34	57.43	0.99	8.7	23.69	55.71	5.88	48.23	0.53	2.28
1001-1200	4.49	17.67	0.49	8.55	5.93	76.96	1.35	6.77	0.5	6.91	3.7	77.18
1201-1400	0	0	0	0	0.34	8.86	0.35	3.57	0.04	1.11	0.09	3.86
1401-1600	0.01	0.21	0	0.3	0.04	1.1	0	0.16	0	0.23	0.01	0.37
1601-1800	0	0	0	0	0.03	0.23	0	0	0	0	0	0
1801-2000	0	0	0	0	0.02	2.05	0	0	0	0	0	0
2001-2200	0.01	1.67	0.01	3.41	0	0	0.01	0.68	0.01	2.31	0.01	0.54
Σταθμισμένο μέσο μέγεθος	683	856	471	857	801	1121	583	805	507	791	512	1045



Σε όρους άνθρακα (%C), ωστόσο, η κλάση 801-1000  $\mu\text{m}$  συμμετείχε τα μέγιστα τόσο στα ιχθύδια όσο και στα ενήλικα άτομα τους θερινούς μήνες δειγματοληψίας (~48-57 % C). Στην κλάση αυτή κυριαρχούσαν τα καλανοειδή κωπήποδα *Temora stylifera* και *Acartia clausi*. Μικρότερες κλάσεις μεγέθους (401-600 και 601-800  $\mu\text{m}$ ) είχαν επίσης κάποια συμμετοχή στο διατροφικό άνθρακα, οφειλόμενη κυρίως στα μικρού μεγέθους κωπήποδα (*Euterpina acutifrons*, *Oncaea* spp., Clauso-Paracalanidae) καθώς και στις προνύμφες γαστεροπόδων και θυσανόποδων (βλ. Παράρτημα I, Πίνακα Π4 για τα μέσα μεγέθη των θηραμάτων)

Οι διαφορές μεταξύ της % n και της % C συμμετοχής των θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων ήταν εντονότερες στις περιόδους ανάμειξης. (Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8). Η % n της μικρότερης κλάσης μεγέθους (1-200  $\mu\text{m}$ ) που αποτελούταν κυρίως από φυτοπλαγκτό, ήταν κατά μέσο όρο 78% (Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8) ενώ αυτή των κωπήπόδων, περίπου 8%. Στις περιόδους ανάμειξης η συντριπτική ποσότητα του διατροφικού άνθρακα προερχόταν από την κλάση 1001-1200  $\mu\text{m}$  (~77%, Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8), δηλαδή, κυρίως το καλανοειδές κωπήποδο *C. typicus*. Τέλος, η συμμετοχή της μεγαλύτερης κλάσης μεγέθους (>2000  $\mu\text{m}$ ), δηλαδή των προνυμφών των δεκαπόδων ήταν πάντα πολύ χαμηλή (<3.5 % C, Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8).



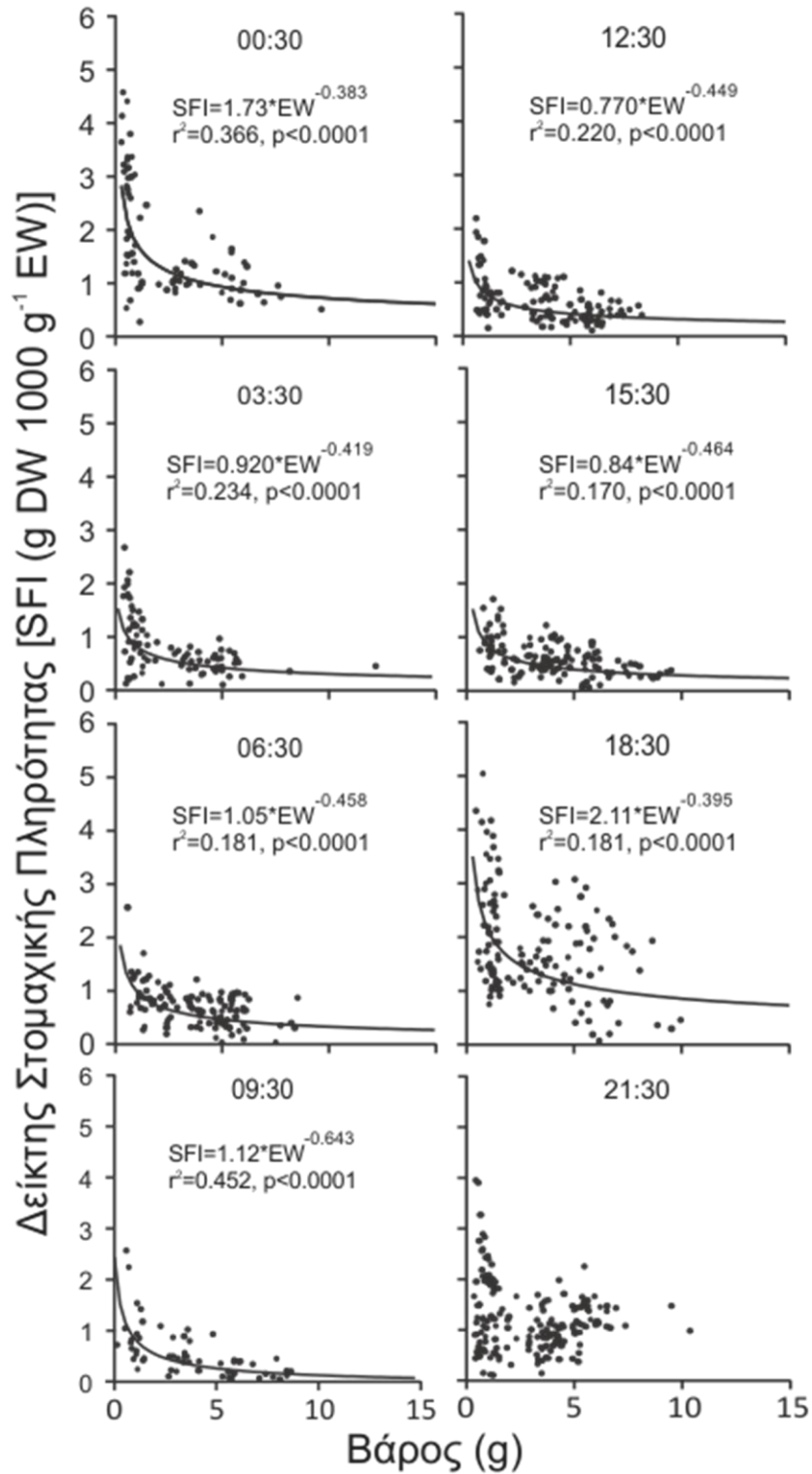
**Σχήμα 3.8.** Κατανομές συχνοτήτων της % αριθμητικής (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχής όλων των θηραμάτων στα στομάχια της σαρδέλας. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

### 3.3 Τροφική οικολογία γαύρου

#### Περιοδικότητα, ένταση διατροφής και ημερήσια κατανάλωση

Ο δείκτης στομαχικής πληρότητας (SFI), όπως και στην περίπτωση της σαρδέλας, εμφάνισε εξάρτηση από το βάρος των ψαριών, ιδιαίτερα κατά τις περιόδους που συλλέχθηκαν τόσο ιχθύδια όσο και ενήλικα άτομα (π.χ. Δεκέμβριος 2007, Σχήμα 3.9). Συνεπώς, και στην περίπτωση του γαύρου η χρήση του SFI αποδείχθηκε ακατάλληλη. Για τον παραπάνω λόγο προσαρμόστηκαν και στην περίπτωση του γαύρου γενικευμένα γραμμικά μοντέλα (GLM) για τη στάθμιση του βάρους των στομαχικών περιεχομένων με βάση το βάρος του ψαριού.

Τα πιο φειδωλά GLM για τα ιχθύδια (<100 mm TL) και τα ενήλικα άτομα ( $\geq 100$  mm TL) εξηγούσαν 66.43% και 60.95% της απόκλισης (deviance), αντίστοιχα (Πίνακας 3.8). Και στις 2 περιπτώσεις, η μεταβλητή του χρόνου (TIME) ήταν αυτή που εξηγούσε το μεγαλύτερο ποσοστό της απόκλισης (~25% στα ιχθύδια και ~36% στα ενήλικα). Οι σημαντικές αλληλεπιδράσεις (interactions) της περιόδου δειγματοληψίας (SP) και του χρόνου (TIME) με το βάρος του ψαριού (EW) μπορούν να ερμηνευτούν ως αλλαγές της κλίσης της σχέσης του ξηρού βάρους των στομαχικών περιεχομένων (DW) με το βάρος των ψαριών (EW) μεταξύ δειγματοληπτικών περιόδων (SP) και χρονικών διαστημάτων δειγματοληψίας εντός του ημερήσιου κύκλου (TIME) (βλ. επίσης Σχήμα 3.9). Όσον αφορά στα ενήλικα, το φύλο (G) δεν ήταν σημαντική επεξηγηματική μεταβλητή για το μοντέλο.



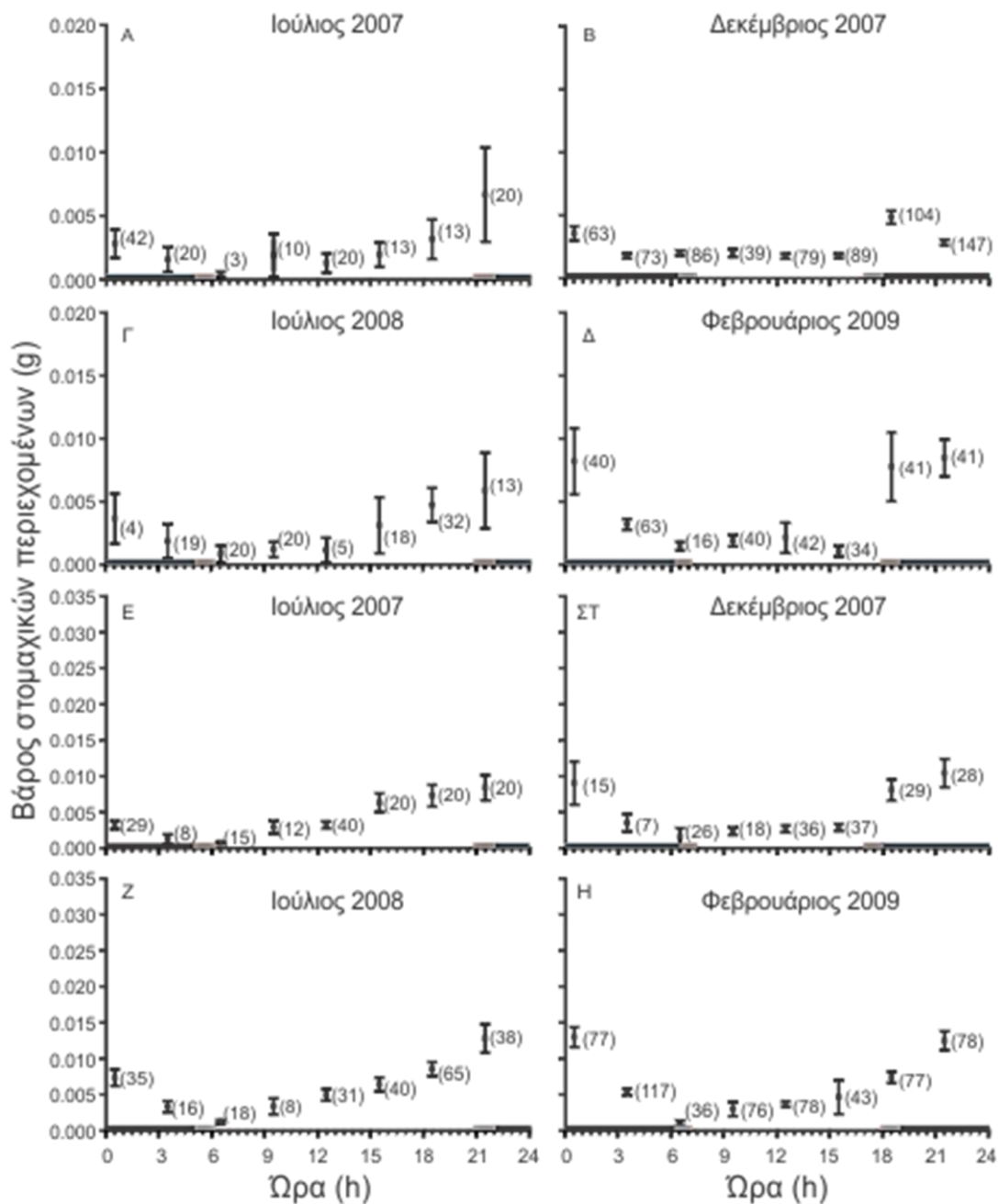
**Σχήμα 3.9.** Γαύρος. Σχέση Δείκτη Στομαχικής Πληρότητας (SFI) και βάρους (EW) για κάθε ένα από τα τρίαωρα χρονικά διαστήματα το Δεκέμβριο του 2007. Παρουσιάζονται επίσης οι στατιστικά σημαντικές σχέσεις.

**Πίνακας 3.8.** Ανάλυση της απόκλισης (deviance) των γενικευμένων γραμμικών μοντέλων (GLM) που προσαρμόστηκαν για το ξηρό βάρος των στομαχικών περιεχομένων του γαύρου. df: βαθμοί ελευθερίας. Res. df: Υπολειπόμενοι βαθμοί ελευθερίας. SP: περίοδος δειγματοληψίας, TIME: χρονική περίοδος δειγματοληψίας, EW: Βάρος ψαριού χωρίς εντόσθια.

	Πηγή διακύμανσης	df	Εξηγούμενη απόκλιση	Εξηγούμενη απόκλιση %	Res. df	Υπολειπόμενη απόκλιση	p-value
Ιχθύδια	NULL				1268	902.34	
	SP	3	175.756	19.48	1265	726.58	***
	TIME	7	224.054	24.83	1258	502.53	***
	EW	1	74.33	8.24	1257	428.2	***
	SP×TIME	21	105.016	11.64	1236	323.19	***
	TIME×EW	7	4.051	0.45	1229	319.14	**
	SP×EW	3	2.876	0.32	1226	316.26	**
	SP×EW×TIME	20	13.333	1.48	1206	302.93	***
	Σύνολο			66.43			
Ενήλικα	NULL				1191	702.58	
	CRUISE	3	55.44	7.89	1188	647.14	***
	TIME	7	252.96	36.01	1181	394.17	***
	EW	1	12.08	1.72	1180	382.10	***
	SP×TIME	21	103.57	14.74	1159	278.53	***
	SP×EW	3	4.19	0.60	1152	274.34	**
	Σύνολο			60.95			

\*\*\*  $p < 0.0001$

Οι σταθμισμένοι μέσοι όροι με τα 95% όρια εμπιστοσύνης τους για την αλληλεπίδραση SP × TIME φαίνονται στο Σχήμα 3.10. Το βάρος των ψαριών (EW) για το οποίο εκτιμήθηκαν οι σταθμισμένοι μέσοι όροι ήταν τα 3.18 g για τα ιχθύδια και τα 8.36 g για τα ενήλικα άτομα. Τόσο τα ιχθύδια όσο και τα ενήλικα εμφάνισαν ένα ξεκάθαρο πρότυπο τροφοληψίας στις θερινές δειγματοληπτικές περιόδους. Οι χαμηλότερες τιμές DW καταγράφηκαν κατά την ανατολή του ηλίου, σταδιακά αυξάνονταν στη διάρκεια της ημέρας και κορυφώνονταν κατά τη δύση του ηλίου (Σχήματα 3.10A, Γ, Ε και Ζ). Όλα τα στομάχια που συλλέχθηκαν στις θερινές δειγματοληψίες ήταν πλήρη στις σύρσεις που έλαβαν χώρα λίγο μετά τη δύση του ηλίου και τα θηράματα ήταν σε εξαιρετική κατάσταση (σχεδόν μηδενικός βαθμός πέψης).



**Σχήμα 3.10.** Σταθμισμένοι μέσοι όροι (marginal means) του ξηρού βάρους στομαχικών περιεχομένων DW (g) με 95% όρια εμπιστοσύνης για τα ιχθύδια (A-Δ) και τους ενήλικους (E-H) γαύρους. Στις παρενθέσεις φαίνεται ο αριθμός των ατόμων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση. Το ναυτικό λυκόφως (γκρί γραμμή στον άξονα χ) και η διάρκεια της νύχτας (μαύρη γραμμή στον άξονα χ) φαίνονται επίσης.

Κατά τις χειμερινές δειγματοληψίες, οι γαύροι τρέφονταν καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας και συνέχιζαν και ως τις πρώτες μεταμεσονύχτιες ώρες (Σχήμα 3.10) σε αντίθεση με τις θερινές δειγματοληψίες που η τροφοληψία σταματούσε κατά τη διάρκεια της νύχτας. Η ποσότητα των στομαχικών περιεχομένων μειωνόταν δραστικά μετά την κορύφωσή της (δηλαδή μετά τη δύση του ηλίου το καλοκαίρι και μετά τα μεσάνυχτα το χειμώνα) (Σχήμα 3.10). Ο βαθμός πέψης των θηραμάτων στα στομάχια αυξανόταν όσο προχωρούσε η νύχτα.

Κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης, οι εκτιμηθέντες στιγμιαίοι ρυθμοί γαστρικής κένωσης ( $R_{max}$ ) ήταν παρόμοιοι για τα ιχθύδια και τα ενήλικα άτομα (Πίνακας 3.9). Επίσης, οι  $R_{max}$  ήταν υψηλότεροι τόσο στα ιχθύδια όσο και στα ενήλικα ψάρια κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης σε σύγκριση με τις περιόδους ανάμειξης (Πίνακας 3.9).

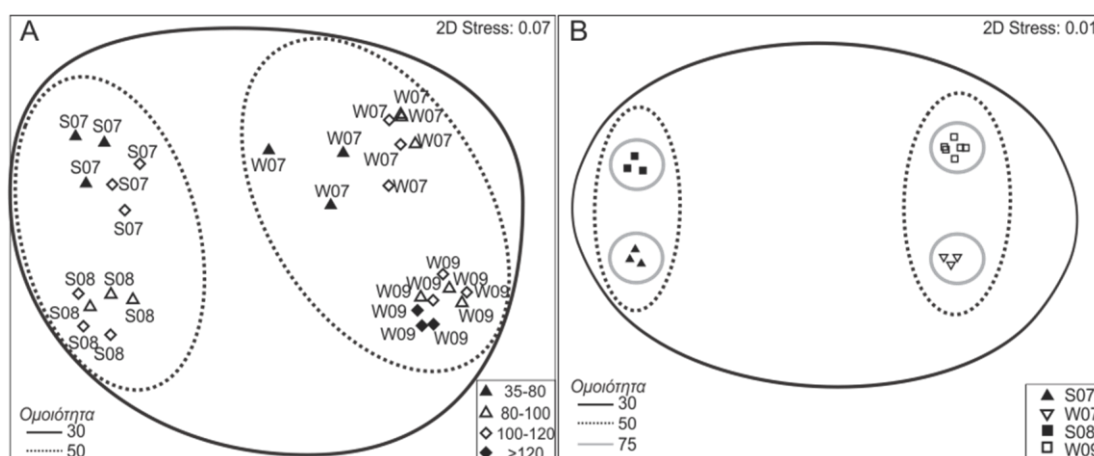
Οι ημερήσιες καταναλώσεις τροφής από το μοντέλο των Elliot-Persson και από αυτό του Eggers (Πίνακας 3.9) είχαν υψηλή συσχέτιση ( $r = 0.986$ ,  $p < 0.001$ ). Η ημερήσια κατανάλωση τροφής των ιχθυδίων ως % επί του ολικού τους βάρους (TW) ήταν υψηλότερη από αυτή των ενήλικων (Πίνακας 3.9). Στα ενήλικα, η ημερήσια κατανάλωση τροφής ήταν υψηλότερη τα καλοκαίρια (Ιούλιος 2007: 2.92%, Ιούλιος 2008: 4.30%) σε σχέση με τις περιόδους ανάμειξης (Πίνακας 3.9).

**Πίνακας 3.9.** Τιμές των εκτιμημένων ρυθμών γαστρικής κένωσης ( $R_{max}$ ,  $h^{-1}$ ) και κατανάλωσης (DW ανά ημέρα) για το γαύρο. Οι καταναλώσεις εκφράζονται επίσης και ως % ολικού σωματικού βάρους (% TW). A: Ενήλικα ψάρια. J: Ιχθύδια.  $R_{max}$ : ρυθμός γαστρικής κένωσης. DW: Μέση τιμή σταθμισμένου στομαχικού περιεχομένου κατά την περίοδο τροφοληψίας.  $C_{E-P}$ : κατανάλωση με βάση το μοντέλο Elliott-Persson.  $C_E$ : κατανάλωση με βάση το μοντέλο Eggers.

	Περίοδος δειγματοληψίας	$R_{max}$ ( $\pm$ S.E.)	DW	$C_{E-P}$ ( $\pm$ S.E.)	$C_{E-P}$ %TW	$C_E$	$C_E$ %TW
Ιχθύδια	S07	0.389 (0.054)	0.0024	0.0200 (0.0041)	4.38	0.0205	4.50
	W07	0.189 (0.038)	0.0027	0.0106 (0.0010)	2.33	0.0084	1.84
	S08	0.402 (0.085)	0.0028	0.0215 (0.0102)	4.71	0.0216	4.74
	W09	0.138 (0.070)	0.0044	0.0177 (0.0041)	3.87	0.0114	3.54
Ενήλικα	S07	0.364 (0.080)	0.0048	0.0350 (0.0039)	2.92	0.0340	2.83
	W07	0.180 (0.052)	0.0071	0.0157 (0.0025)	1.50	0.0152	1.56
	S08	0.423 (0.068)	0.0062	0.0515 (0.0042)	4.30	0.0510	4.25
	W09	0.135 (0.060)	0.0067	0.0260 (0.0016)	2.30	0.0264	2.28

## Σύνθεση στομαχικών περιεχομένων

Αναλύθηκαν συνολικά 589 στομάχια ιχθυδίων και ενήλικων ατόμων γαύρου στα οποία αναγνωρίστηκαν 29 taxa και χωρίστηκαν σε 7 κατηγορίες θηραμάτων (Πίνακας 3.10). Ο μέσος αριθμός θηραμάτων στα στομάχια είχε μεγάλο εύρος διακύμανσης (από 101 έως και 1516 θηράματα ανά στομάχι). Προκαταρκτικές αναλύσεις ιεραρχικής ομαδοποίησης (CLUSTER) και μη μετρικής πολυδιάστατης κλιμάκωσης (nMDS), βασισμένη στους αριθμούς των θηραμάτων, δεν έδειξαν κάποιο διαχωρισμό της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ των δειγμάτων <100 mm TL και  $\geq 100$  mm TL (Σχήμα 3.11A). Αντίθετα, σημαντικές διαφορές ( $F=35.89$ ,  $p=0.0001$ ) παρατηρήθηκαν μεταξύ των περιόδων θερμοστρωμάτωσης και ανάμειξης (Σχήμα 3.11A). Η % σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων βασισμένη στον αριθμό των θηραμάτων (% n) και στη συμμετοχή τους στον διατροφικό άνθρακα (% C) για κάθε δειγματοληπτική περίοδο και οντογενετικό στάδιο (ιχθύδια ή ενήλικα) δίδονται στον Πίνακα 3.10.



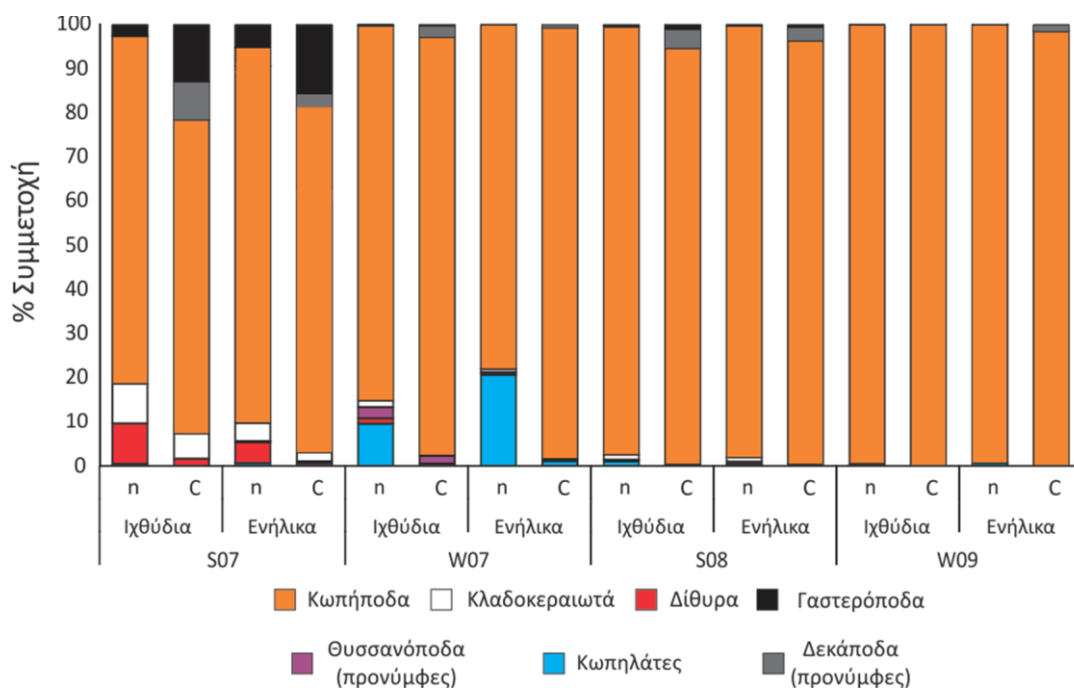
**Σχήμα 3.11.** Μη μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση (nMDS) (A) των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων του γαύρου με τα σύμβολα να υποδηλώνουν τις διαφορετικές κλασεις μεγέθους, και (B) των δειγμάτων των ενηλίκων ατόμων ( $\geq 100$  mm) γαύρου με τα σύμβολα να υποδηλώνουν τις δειγματοληπτικές περιόδους. Παρουσιάζονται επίσης οι ομάδες (clusters) που προέκυψαν από τις αντίστοιχες αναλύσεις ιεραρχικής ομαδοποίησης (σε επίπεδο ομοιότητας 30%, 50% και 75%). S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009.



**Πίνακας 3.10.** Ποσοστιαία αριθμητική (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχή των θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων του γαύρου. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Κατηγορία	Ταξινομική ομάδα	Ιούλιος 2007				Δεκέμβριος 2007				Ιούλιος 2008				Φεβρουάριος 2009			
		J		A		J		A		J		A		J		A	
		% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C
Κωπηλάτες	Κωπηλάτες	0.48	0.06	0.66	0.08	9.59	0.48	20.59	1.15	1.06	0.09	0.46	0.04	0.51	0.02	0.64	0.03
Δίθουρα	Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	9.15	1.61	4.68	0.55	1.21	0.06	0.45	0.03	0.36	0.04	0.50	0.05				
Θυσσανόποδα	Θυσσανόποδα (προνύμφες)			0.25	0.41	2.55	1.72	0.24	0.26								
Κλαδοκεραιωτά	<i>Evadne spinifera</i>	0.48	0.11			0.74	0.07										
	<i>Penilia avirostris</i>	2.18	0.63	1.67	0.51	0.56	0.08			1.10	0.27	0.98	0.25				
	<i>Podon intermedius</i>	6.33	4.33	2.00	1.86	0.14	0.04	0.66	0.22								
Κωπήποδα	Κλαδοκεραιωτό (μη αναγνωρισμένο)	1.00	0.58	0.43	0.65												
	<i>Acartia clausi</i>	20.36	22.98	37.70	45.21	4.18	1.36	2.06	0.82	11.34	8.29	12.21	9.74				
	<i>Calanus</i> spp.					5.97	15.47	2.58	9.20								
	<i>Calocalanus</i> spp.					0.14	0.02	0.49	0.09								
	<i>Candacia</i> spp.					3.96	11.3	1.78	7.63								
	<i>Centropages</i> spp.	0.97	2.99	2.61	7.29	38.16	53.75	37.75	69.29					65.00	94.40	67.00	91.53
	Clauso-Paracalanidae	3.7	4.69	2.01	1.49	9.12	3.00	10.62	4.32	4.68	3.10	4.52	3.06	10.38	3.57	5.46	1.82
	<i>Clytemnestra</i> spp.	0.30	0.20														
	Νάυπλιοι Κωπήπόδων	1.44	0.37	0.50	0.13	1.38	0.16	0.98	0.13	0.36	0.08	0.50	0.11				
	Corycaeidae	2.63	2.76	3.42	2.68	4.94	1.66	2.65	1.06	2.04	1.33	0.91	0.61	3.09	1.05	5.65	1.84
	<i>Eucalanus</i> spp.					0.09	2.04										
	<i>Euterpina acutifrons</i>	6.74	1.83	13.45	2.76	1.40	0.11	0.28	0.03	15.40	2.64	13.01	2.29	0.71	0.06	0.26	0.02





**Σχήμα 3.12.** Ποσοστά των κατηγοριών θηραμάτων ανά στομάχι γαύρου με βάση τους αριθμούς (n) και τον άνθρακα (C). S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009.

Τα ιχθύδια γαύρου τρέφονταν σχεδόν αποκλειστικά με κωπήποδα όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους (κατά μέσο όρο 90%), όσον αφορά στις κύριες κατηγορίες οργανισμών, χωρίς να καταναλώνουν φυτοπλαγκτό (Σχήμα 3.12). Ίδια τάση καταγράφηκε και στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ενήλικων ατόμων (συμμετοχή κωπηπόδων κατά μέσο όρο 87%) (Παράρτημα II, Σχήμα Σ3).

Ο έλεγχος PERMANOVA ( $F=0.71$ ,  $p>0.10$ ) δεν έδειξε στατιστικά σημαντικές διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων (<100mm TL) και ενήλικων ( $\geq 100$  mm TL) ατόμων. Η σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ενήλικων ψαριών βρέθηκε να διαφοροποιείται μεταξύ των περιόδων δειγματοληψίας όπως διαφάνηκε από την ανάλυση CLUSTER και nMDS (Σχήμα 3.11B). Ο έλεγχος PERMANOVA ( $F=38.82$ ,  $p=0.0001$ ) καθώς και οι ακόλουθες κατά ζεύγη συγκρίσεις (*a posteriori* pairwise comparisons) κατέδειξαν στατιστικά σημαντικές διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ δειγματοληπτικών περιόδων (Πίνακας 3.11).

**Πίνακας 3.11.** Κατά ζεύγη συγκρίσεις μετά τον έλεγχο PERMANOVA της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων για τα ενήλικα άτομα γαύρου.

Ζεύγη <i>a posteriori</i> συγκρίσεων	t	$\rho$ (PERMANOVA)	Αριθμός μοναδικών μεταθέσεων (permutations)	$\rho$ (Monte Carlo)
Ιούλιος 2007 vs Δεκέμβριος 2007	4.54	0.1053	10	0.0018
Ιούλιος 2007 vs Ιούλιος 2008	3.35	0.1019	10	0.0051
Ιούλιος 2007 vs Φεβρουάριος 2009	8.17	0.0133	84	0.0001
Δεκέμβριος 2007 vs Ιούλιος 2008	5.67	0.0971	10	0.0012
Δεκέμβριος 2007 vs Φεβρουάριος 2009	4.76	0.0121	84	0.0006
Ιούλιος 2008 vs Φεβρουάριος 2009	9.43	0.0118	84	0.0001

Η ανάλυση SIMPER έδειξε ότι ο διαχωρισμός της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ θερινών και χειμερινών δειγματοληπτικών περιόδων οφειλόταν ως επί το πλείστον στα κυριαρχούντα κωπήποδα στα στομάχια των ψαριών κατά τις 2 εποχές (Παράρτημα I, Πίνακας Π5). Κατά κύριο λόγο, αυτά ήταν τα καλανοειδή *Centropages* spp. και *Acartia clausi*, το αρπακτικοειδές κωπήποδο *Euterpina acutifrons* και το κυκλωποειδές γένος κωπήποδων *Oncaea* (Παράρτημα I, Πίνακας Π5). Σε ορισμένες περιπτώσεις, ο γαύρος έδειχνε υψηλή επιλεκτικότητα (E) για συγκεκριμένα taxa με ιδιαίτερα χαμηλές αφθονίες στο πεδίο (π.χ. *Candacia* spp., *Microsetella rosea*, κ.α., Πίνακας 3.12).

Η επικάλυψη της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων και ενήλικων με βάση την αριθμητική συμμετοχή των θηραμάτων ήταν μέτρια ως υψηλή σε όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους (Πίνακας 3.13). Όταν ο δείκτης επικάλυψης της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων υπολογίστηκε με βάση τη συνεισφορά των θηραμάτων σε άνθρακα (Πίνακας 3.13), η επικάλυψη ήταν ιδιαίτερα υψηλή σε όλες της περιόδους, πλην του Ιουλίου 2007 που η επικάλυψη ήταν μέτρια (Πίνακας 3.13). Σε όρους άνθρακα, τα καλανοειδή κωπήποδα *A. clausi*, *T. stylifera*, *Centropages* spp., *Calanus* spp., και *Candacia armata* ήταν τα θηράματα με αυξημένη συμβολή στη διατροφή τόσο για τα ιχθύδια όσο και για τα ενήλικα άτομα τα καλοκαίρια (Πίνακας 3.10).

**Πίνακας 3.12.** Δείκτης επιλεκτικότητας του Iνλεν για τα taxa του μεσοζωοπλαγκτού με >1% αριθμητική συμμετοχή στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων του γαύρου. Τιμές του δείκτη  $\leq -0.5$  ή  $\geq 0.5$  φαίνονται με έντονη γραμματοσειρά. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Ταξινομική ομάδα	S07		W07		S08		W09	
	J	A	J	A	J	A	J	A
<i>Acartia clausi</i>	<b>0.997</b>	<b>0.848</b>	0.499	0.09	0.208	0.247	0	0
Κωπηλάτες	0	0	<b>0.586</b>	<b>0.721</b>	0	0	0	0
<i>Calanus</i> spp.	0	0	0.089	-0.296	0	0	0	0
<i>Candacia</i> spp.	0	0	<b>0.832</b>	<b>0.739</b>	0	0	0	0
<i>Centropages</i> spp.	-0.445	-0.086	<b>0.725</b>	<b>0.743</b>	0	0	0.396	0.397
Θυσανόποδα (προνύμφες)	0	0	0.258	0	0	0	0	0
Ναύπλιοι κωπηπόδων	<b>0.829</b>	0	-0.105	0	0	0	0	0
Corycaeidae	<b>0.597</b>	<b>0.651</b>	0.377	-0.104	<b>0.802</b>	<b>0.659</b>	<b>0.579</b>	<b>0.751</b>
<i>Euterpina acutifrons</i>	<b>0.925</b>	<b>0.961</b>	<b>0.554</b>	0	<b>0.974</b>	<b>0.97</b>	0	0
<i>Evadne spinifera</i>	0	0	-0.172	0	0	0	0	0
Γαστερόποδα (προνύμφες)	<b>0.644</b>	<b>0.894</b>	0	0	0	0	0	0
Αρπακτικοειδή κωπήποδα	<b>0.762</b>	0	0	0	0	0	0	0
Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	<b>0.980</b>	<b>0.964</b>	<b>0.885</b>	0	0	0	0	0
<i>Microsetella rosea</i>	0	0	0	0	<b>0.95</b>	<b>0.958</b>	0	0
<i>Oithona</i> spp.	<b>0.814</b>	0.134	0	0	0.456	0.43	0	0
<i>Oncaea</i> spp.	<b>0.815</b>	<b>0.862</b>	<b>0.55</b>	<b>0.771</b>	<b>0.966</b>	<b>0.968</b>	<b>0.837</b>	<b>0.851</b>
Clauso- Paracalanidae	<b>-0.883</b>	<b>-0.912</b>	<b>-0.637</b>	<b>-0.695</b>	<b>-0.715</b>	<b>-0.715</b>	-0.459	<b>-0.663</b>
<i>Penilia avirostris</i>	<b>-0.563</b>	<b>-0.767</b>	0	0	<b>-0.924</b>	<b>-0.92</b>	0	0
<i>Podon</i> spp.	<b>0.723</b>	0.329	0	0	0	0	0	0
Πτερόποδα	0	<b>0.778</b>	0	0	0	0	0	0
<i>Temora stylifera</i>	0.414	0.006	-0.436	-0.493	<b>0.626</b>	<b>0.623</b>	0	0

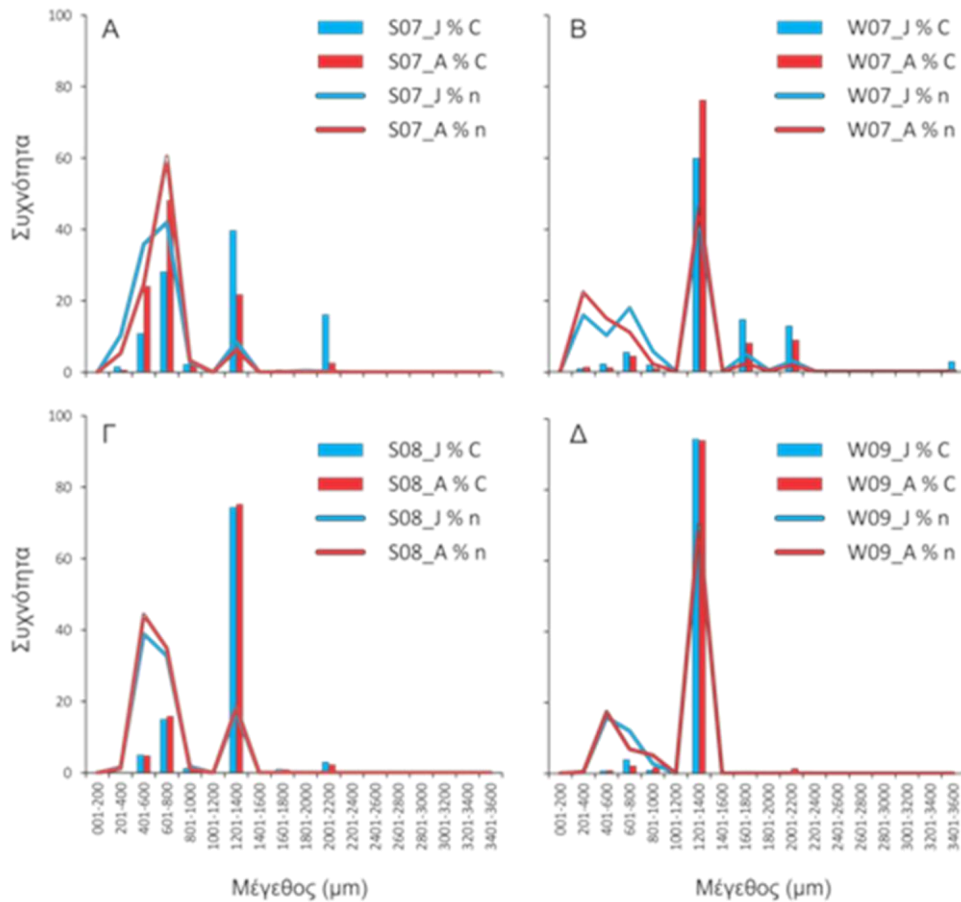
**Πίνακας 3.13.** Επικάλυψη τη σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων και ενήλικων γαύρου ανά δειγματοληπτική περίοδο, καθώς και κάθε οντογενετικού σταδίου μεταξύ δειγματοληπτικών περιόδων με βάση το δείκτη του Schoener. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.  $S_{(n)}$ : Δείκτης επικάλυψης βασισμένος στην % n συμμετοχή των θηραμάτων στη διατροφή.  $S_{(C)}$ : Δείκτης επικάλυψης βασισμένος στην % C συμμετοχή των θηραμάτων στη διατροφή.

Περίοδος δειγματοληψίας	Οντογενετικό στάδιο	$S_{(n)}$	$S_{(C)}$
Ιούλιος 2007	J vs A	0.607	0.543
Δεκέμβριος 2007	J vs A	0.801	0.825
Ιούλιος 2008	J vs A	0.957	0.976
Φεβρουάριος 2009	J vs A	0.947	0.958
Ιούλιος 2007- Ιούλιος 2008	A	0.517	0.317
Ιούλιος 2007- Ιούλιος 2008	J	0.495	0.553
Δεκέμβριος 2007 vs Φεβρουάριος	J	0.605	0.603
Δεκέμβριος 2007 vs Φεβρουάριος	A	0.676	0.782
Ιούλιος 2007 vs Δεκέμβριος 2007	A	0.272	0.188
Ιούλιος 2007 vs Φεβρουάριος 2009	A	0.237	0.163
Δεκέμβριος 2007 vs Ιούλιος 2008	A	0.246	0.105
Ιούλιος 2008 vs Φεβρουάριος 2009	A	0.249	0.070

### Κατανομή μεγεθών θηραμάτων στα στομάχια του γαύρου

Τόσο τα ιχθύδια όσο και τα ενήλικα άτομα γαύρου συγκρατούσαν οργανισμούς ιδίου μεγέθους σε κάθε περίοδο δειγματοληψίας (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13). Με βάση την αριθμητική συμμετοχή των θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων, τα ψάρια παρουσίαζαν δύο κύριες κορυφές (401-800  $\mu\text{m}$  και 1201-1400  $\mu\text{m}$ ) σε όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13). Ωστόσο, το πρότυπο ήταν αντίστροφο μεταξύ περιόδων θερμο-στρωμάτωσης και ανάμειξης, με τους οργανισμούς μεγέθους από 401-800  $\mu\text{m}$  να κυριαρχούν αριθμητικά τα καλοκαίρια, ενώ τα θηράματα με μέγεθος 1201-1400  $\mu\text{m}$  κυριαρχούσαν αριθμητικά στις περιόδους ανάμειξης (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13). Τα μεγέθη από 401 έως 800  $\mu\text{m}$  περιλαμβάνουν κωπήποδα μικρού και μέσου μεγέθους, κλαδοκεραιωτά, προνύμφες θυσανόποδων, προνύμφες γαστεροπόδων και πτερόποδα (Παράρτημα I, Πίνακας Π6).

Σε όρους άνθρακα (% C), η κλάση 1201-1400  $\mu\text{m}$  συμμετείχε τα μέγιστα τόσο στα ιχθύδια όσο και στα ενήλικα άτομα σε όλες τις περιόδους, πλην του Ιουλίου 2007 όπου η κλάση 401-800  $\mu\text{m}$  συμμετείχε επίσης αρκετά στο διατροφικό άνθρακα (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13).



**Σχήμα 3.13.** Κατανομές συχνοτήτων της % αριθμητικής (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχής των συνολικών θηραμάτων στα στομάχια του γαύρου. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Οι διαφορές μεταξύ της αριθμητικής και της σε άνθρακα συμμετοχής των θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων ήταν εντονότερες στις περιόδους ανάμειξης (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13). Η κλάση 1201-1400  $\mu\text{m}$  ήταν αυτή από την οποία προερχόταν η κύρια ποσότητα του διατροφικού άνθρακα (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13), δηλαδή, κυρίως τα καλανοειδή κωπήποδα *C. typicus* (περίοδοι ανάμειξης) και *T. stylifera* (περίοδοι θερμο-στρωμάτωσης). Αντίθετα, η αυξημένη συνεισφορά των κλάσεων 401-600 και 601-800  $\mu\text{m}$  κατά κύριο λόγο στις θερινές περιόδους (και ιδιαίτερος τον Ιούλιο του 2007) οφειλόταν σε μικρά κωπήποδα (π.χ. *Oithona* spp. και *Oncaea* spp.), κλαδοκεραιωτά και προνύμφες γαστεροπόδων. Τέλος, η συμμετοχή μεγαλύτερων οργανισμών μεγέθους  $>2000 \mu\text{m}$ , δηλαδή των προνυμφών των δεκαπόδων ή μεγάλου μεγέθους κωπηπόδων (π.χ. *Calanus* spp., *Candacia* spp., *Eucalanus* spp., Παράρτημα II, Σχήμα Σ4) ήταν σε ορισμένες περιπτώσεις (π.χ. Δεκέμβριος 2007) ιδιαίτερα σημαντική (Πίνακας 3.14, Σχήμα 3.13).

**Πίνακας 3.14.** Ποσοστιαία αριθμητική (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχή των συνολικών θηραμάτων στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων του γαύρου ανά κλάση μεγέθους θηραμάτων. J: Ιχθύδια. A: Ενήλικα.

Κλάση μεγέθους ( $\mu\text{m}$ )	Ιούλιος 2007				Δεκέμβριος 2007				Ιούλιος 2008				Φεβρουάριος 2009			
	J		A		J		A		J		A		J		A	
	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C
001-200																
201-400	10.32	1.55	5.32	0.62	15.71	0.83	22.09	1.27	1.75	0.21	1.27	0.17	0.36	0.02	0.47	0.02
401-600	35.91	10.90	24.73	24.11	10.06	2.16	14.8	1.10	42.16	5.04	44.3	4.85	15.81	0.76	17.38	0.82
601-800	41.95	28.15	60.35	48.19	17.74	5.39	10.95	4.32	35.48	15.06	34.89	15.87	11.99	3.91	6.82	2.11
801-1000	2.75	2.25	3.29	2.30	5.63	1.89	2.07	0.83	1.96	1.29	1.05	0.70	2.77	0.93	5.18	1.69
1001-1200																
1201-1400	8.51	39.71	6.27	21.81	42.64	59.46	45.91	75.59	18.54	74.35	18.41	75.24	69.07	94.35	70.11	93.9
1401-1600																
1601-1800	0.04	0.68	0.02	0.36	4.79	14.53	2.19	7.94	0.07	1.03	0.06	0.87	0.01	0.04	0.01	0.06
1801-2000	0.39	0.58			0.38	0.23	0.21	0.15								
2001-2200	0.12	16.17	0.02	2.60	2.92	12.73	1.78	8.79	0.03	3.02	0.02	2.29			0.03	1.41
2201-2400																
2401-2600																
2601-2800																
2801-3000																
3001-3200																
3201-3400																
3401-3600					0.14	2.78										
Σταθμισμένο μέσο μέγεθος	650	1155	674	825	981	1457	911	1352	725	1190	720	1183	1087	1267	1095	1285



### **3.4 Αβιοτικό περιβάλλον και πελαγικό τροφικό πλέγμα**

Οι μέσες τιμές των βιοτικών και αβιοτικών μεταβλητών που συλλέχθηκαν και οι στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ των τεσσάρων περιόδων δειγματοληψίας παρουσιάζονται στον Πίνακα 3.15. Η διακύμανση της θερμοκρασίας και της αλατότητας, η διακύμανση επιλεγμένων μεταβλητών καθώς και τα κύρια τροφικά μονοπάτια στο πελαγικό τροφικό πλέγμα (Sioκου-Frangου et al. 2010), συνοψίζονται στο Σχήμα 3.14. Η θερμοστρωμάτωση ήταν έντονη τον Ιούλιο του 2007 και τον Ιούλιο του 2008, σε αντίθεση με το Δεκέμβριο του 2007 όπου η στήλη του νερού είχε αναμειχθεί αλλά η θερμοκρασία ήταν υψηλότερη από ότι το Φεβρουάριο του 2009 (Σχήμα 3.14, Πίνακας 3.15).

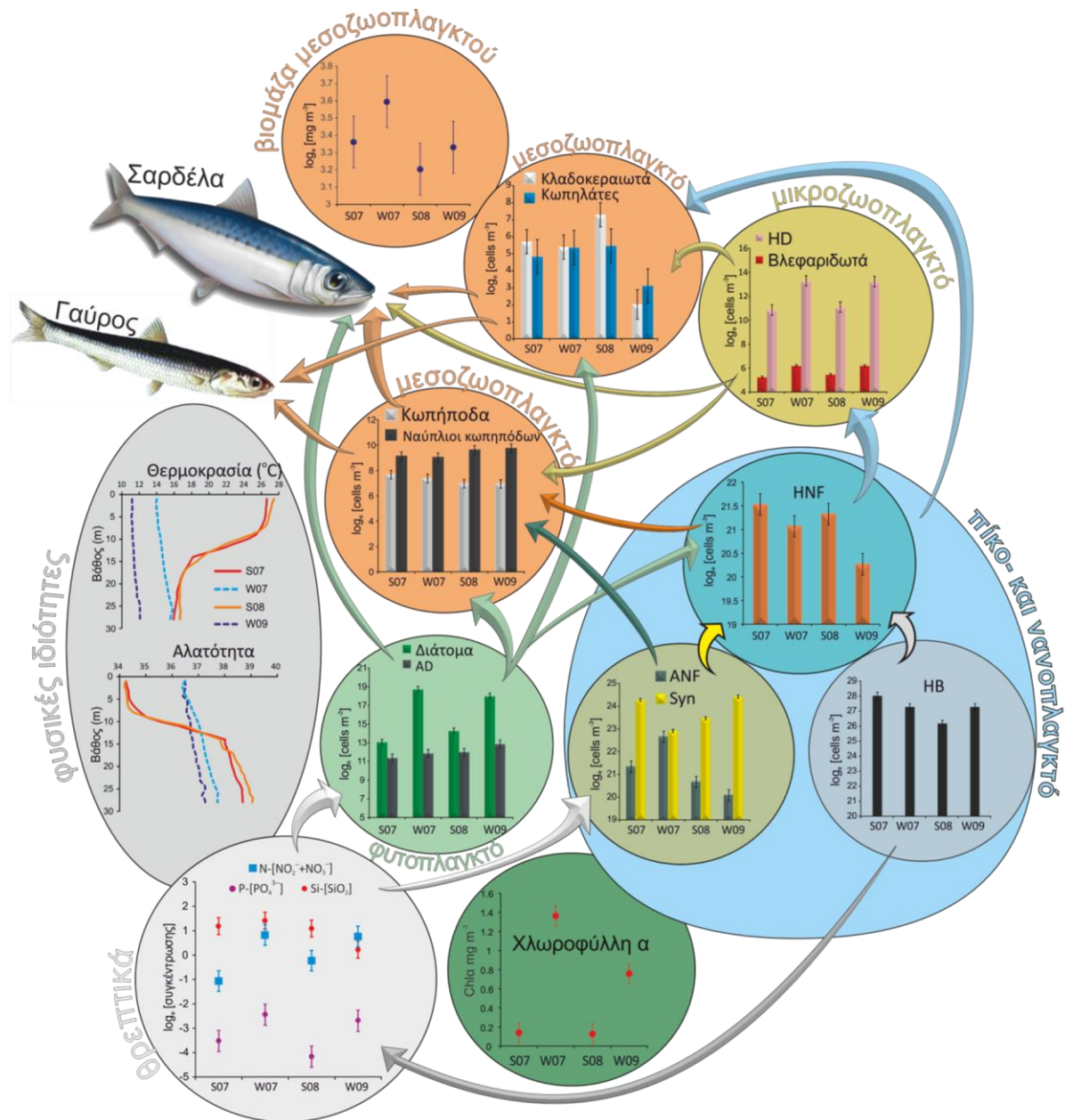
Ο διαλυμένος ανόργανος φώσφορος και το διαλυμένο ανόργανο άζωτο είχαν χαμηλότερες τιμές και στις δύο περιόδους θερμο-στρωμάτωσης σε σχέση με τις περιόδους ανάμειξης (Σχήμα 3.14, Πίνακας 3.15). Τα διαλυμένα πυριτικά άλατα ήταν σημαντικά λιγότερα μόνο κατά το Φεβρουάριο του 2009 (Σχήμα 3.14, Πίνακας 3.15). Η χλωροφύλλη α είχε σημαντικά υψηλότερη συγκέντρωση κατά τις περιόδους ανάμειξης κυρίως λόγω της υψηλής αφθονίας των διατόμων (συντελεστής συσχέτισης Pearson μεταξύ χλωροφύλλης α και αφθονίας διατόμων:  $r=0.999$ ,  $p<0.0001$ ).

Η αφθονία των αυτότροφων δινομαστιγιωτών ήταν σημαντικά υψηλότερη τον Φεβρουάριο του 2009. Οι αφθονίες του πικο- και νανοπλαγκτού δεν έδειξαν κάποιο κοινό πρότυπο διακύμανσης ή συγκεκριμένη τάση μεταξύ των περιόδων θερμο-στρωμάτωσης και ανάμειξης (Σχήμα 3.14, Πίνακας 3.15). Οι αφθονίες των βλεφαριδωτών και των ετερότροφων δινομαστιγιωτών, δηλαδή των κύριων ομάδων του μικροζωοπλαγκτού, ήταν σημαντικά υψηλότερες κατά της περιόδους ανάμειξης (Σχήμα 3.14, Πίνακας 3.15).

Κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (Ιούλιος 2007 και Ιούλιος 2008), ο άνθρακας των αυτότροφων κυττάρων  $<20 \mu\text{m}$  ήταν 13-15 φορές υψηλότερος από αυτόν των αυτότροφων κυττάρων  $>20 \mu\text{m}$  (κυρίως αποτελούμενα από διάτομα και αυτότροφα δινομαστιγιωτά) (Σχήμα 3.15). Τον Φεβρουάριο του 2009, όταν η στήλη του νερού ήταν αναμειγμένη και η θερμοκρασία χαμηλότερη σε σχέση με τις άλλες περιόδους δειγματοληψίας, τα μεγάλα φυτοπλαγκτονικά κύτταρα ( $>20 \mu\text{m}$ ) κυριαρχούσαν στην περιοχή μελέτης, με το περιεχόμενο

τους σε άνθρακα να είναι ~60 φορές υψηλότερο από αυτό του αυτότροφου πικο- και νανοπλαγκτού (Σχήμα 3.15). Το Δεκέμβριο του 2007, όταν η στήλη είχε αναμειχθεί αλλά η θερμοκρασία του νερού ήταν υψηλότερη (αρχική φάση της περιόδου ανάμειξης) από ότι τον Φεβρουάριο του 2009, η αναλογία άνθρακα μεταξύ των αυτότροφων κυττάρων >20 και <20 μm ήταν 1.2 (Σχήμα 3.15). Επιπλέον, η αναλογία άνθρακα του ετερότροφου (HB και HNF) προς το αυτότροφο (Syn και ANF) κλάσμα του πικο- και νανοπλαγκτού ήταν >1 και στις δύο περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (0.439 και 0.472 τον Ιούλιο 2007 και τον Ιούλιο 2008, αντίστοιχα), σε αντίθεση με το Δεκέμβριο 2007 και το Φεβρουάριο 2009 που η αναλογία αυτή ήταν 2.07 και 0.828, αντίστοιχα (Παράρτημα II, Σχήμα Σ5).

Τα κωπήποδα ήταν η κυρίαρχη ομάδα μεσοζωοπλαγκτού σε όλες τις δειγματοληπτικές περιόδους (Πίνακας 3.16), με αφθονίες που κυμαίνονταν από 1040 (Φεβρουάριος 2009) έως 2170 (Ιούλιος 2007) άτομα ανά κυβικό μέτρο (Σχήμα 3.14, Πίνακας 3.15). Το αντίστροφο πρότυπο παρατηρήθηκε για τους ναυπλίους των κωπηπόδων. Οι αφθονίες των κλαδοκεραιωτών και κωπηλατών ήταν υψηλότερες κατά τις θερινές περιόδους και, επίσης, σημαντικά υψηλότερες το Δεκέμβριο (υψηλότερη θερμοκρασία νερού) σε σχέση με το Φεβρουάριο (Σχήμα 3.14, Πίνακες 3.15 και 3.16). Τέλος, η βιομάζα του μεσοζωοπλαγκτού ήταν σημαντικά υψηλότερη το Δεκέμβριο του 2007 σε σύγκριση με τις άλλες δειγματοληπτικές περιόδους, σε αντίθεση με τη βιομάζα του μικροζωοπλαγκτού, η οποία ήταν σημαντικά υψηλότερη στις περιόδους ανάμειξης σε σχέση με τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (Πίνακας 3.15).



**Σχήμα 3.14.** Μέσες τιμές και 95% όρια εμπιστοσύνης (με διόρθωση Bonferroni) επιλεγμένων βιοτικών και αβιοτικών μεταβλητών κατά τη διάρκεια των τεσσάρων δειγματοληπτικών περιόδων. Παρουσιάζονται επίσης τα κάθετα προφίλ της θερμοκρασίας και της αλατότητας. Τα βέλη υποδεικνύουν τις κύριες ροές ενέργειας μεταξύ των ομάδων του πελαγικού τροφικού πλέγματος. Το μέγεθος των βελών δεν ποσοτικοποιεί τη ροή ενέργειας. Syn: *Synechococcus* (αυτότροφα βακτήρια). ANF: αυτότροφα νανομαστιγωτά. HNF: ετερότροφα νανομαστιγωτά. AD: αυτότροφα δινομαστιγωτά. HD: ετερότροφα δινομαστιγωτά. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009.

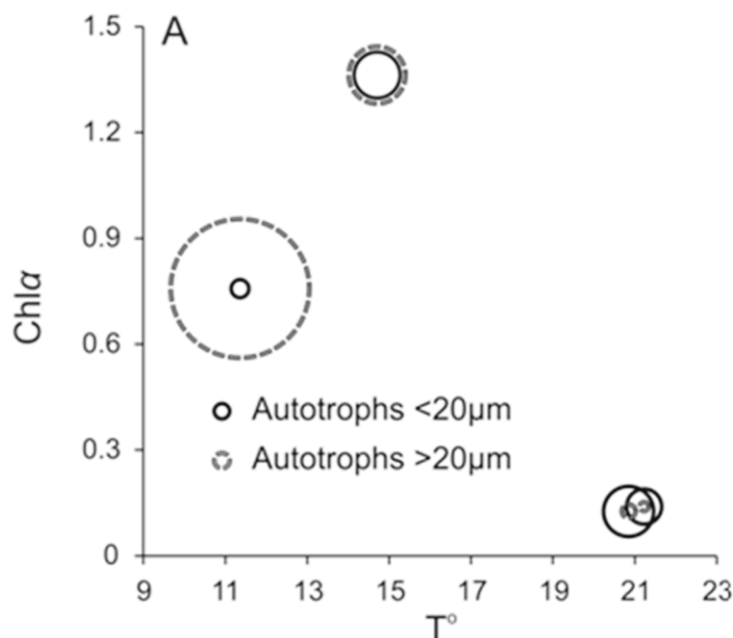
**Πίνακας 3.15.** Σύγκριση αβιοτικών και βιοτικών μεταβλητών μεταξύ των δειγματοληπτικών περιόδων. Παρουσιάζονται οι αριθμητικοί μέσοι και η στατιστική συνάρτηση ελέγχου F, πλην των περιπτώσεων που για τις συγκρίσεις δεν πληρούνταν οι προϋποθέσεις της ANOVA, για τις οποίες παρουσιάζονται οι διάμεσοι και η στατιστική συνάρτηση ελέγχου H (έλεγχος Kruscal-Wallis). S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009.

	S07	W07	S08	W09	Στατιστική συνάρτηση ελέγχου
Βακτήρια (ετερότροφα, HB) ( $\times 10^{11}$ κύτταρα $m^{-3}$ )	14.82 <sup>a</sup>	6.96 <sup>b</sup>	2.31 <sup>c</sup>	6.96 <sup>b</sup>	F = 1694.18 <sup>***</sup>
Βακτήρια (αυτότροφα, Syn) ( $\times 10^{10}$ κύτταρα $m^{-3}$ )	3.48 <sup>b</sup>	0.894 <sup>d</sup>	1.56 <sup>c</sup>	4.02 <sup>a</sup>	F = 590.36 <sup>***</sup>
Νανομαστιγωτά (αυτότροφα, ANF) ( $\times 10^8$ κύτταρα $m^{-3}$ )	19.01 <sup>b</sup>	69.45 <sup>a</sup>	9.44 <sup>c</sup>	5.25 <sup>d</sup>	F = 121.56 <sup>***</sup>
Νανομαστιγωτά (ετερότροφα, HNF) ( $\times 10^8$ κύτταρα $m^{-3}$ )	22.43 <sup>a</sup>	14.50 <sup>b</sup>	18.50 <sup>a,b</sup>	6.33 <sup>c</sup>	F = 36.13 <sup>***</sup>
Βλεφαριδωτά ( $\times 10^6$ κύτταρα $m^{-3}$ )	0.170 <sup>c</sup>	1.57 <sup>a</sup>	0.276 <sup>b</sup>	1.51 <sup>a</sup>	F = 131.38 <sup>***</sup>
Διάτομα ( $\times 10^6$ κύτταρα $m^{-3}$ )	0.484 <sup>d</sup>	134.18 <sup>a</sup>	1.58 <sup>c</sup>	65.77 <sup>b</sup>	F = 448.76 <sup>***</sup>
Δινομαστιγωτά (ετερότροφα, HD) ( $\times 10^5$ κύτταρα $m^{-3}$ )	0.533 <sup>b</sup>	6.07 <sup>a</sup>	0.677 <sup>b</sup>	5.70 <sup>a</sup>	F = 56.52 <sup>***</sup>
Δινομαστιγωτά (αυτότροφα, AD) ( $\times 10^5$ κύτταρα $m^{-3}$ )	0.870 <sup>b</sup>	1.53 <sup>b</sup>	1.62 <sup>b</sup>	3.87 <sup>a</sup>	F=13.70 <sup>**</sup>
Ναύπλιοι κωπηπόδων ( $\times 10^3$ κύτταρα $m^{-3}$ )	9.46 <sup>b</sup>	8.38 <sup>a,b</sup>	15.61 <sup>a,b</sup>	17.20 <sup>a</sup>	F=6.84 <sup>*</sup>
Κωπήποδα ( $\times 10^3$ κύτταρα $m^{-3}$ )	2.17 <sup>a</sup>	1.59 <sup>a,b</sup>	1.08 <sup>b</sup>	1.04 <sup>b</sup>	F=7.40 <sup>*</sup>
Κωπηλάτες (κύτταρα $m^{-3}$ )	137.89 <sup>a,b</sup>	218.41 <sup>a</sup>	237.82 <sup>a</sup>	35.73 <sup>b</sup>	F=7.03 <sup>*</sup>
Κλαδοκεραιωτά ( $\times 10^3$ κύτταρα $m^{-3}$ )	0.333 <sup>b</sup>	0.247 <sup>b</sup>	1.47 <sup>a</sup>	0.005 <sup>c</sup>	F = 49.51 <sup>***</sup>
Μέση χλωροφύλλη α στη στήλη ( $\mu g l^{-1}$ )	0.140 <sup>c</sup>	1.36 <sup>a</sup>	0.126 <sup>c</sup>	0.758 <sup>b</sup>	F = 98.89 <sup>***</sup>
Μέση θερμοκρασία στη στήλη ( $^{\circ}C$ )	17.86 <sup>a</sup>	14.72 <sup>b</sup>	18.90 <sup>a</sup>	11.36 <sup>c</sup>	H = 90.00 <sup>***</sup>
Μέση αλατότητα στη στήλη	38.02	37.18	37.85	36.74	H = 5.30
Βιομάζα μεσοζωοπλαγκτού ( $mg m^{-3}$ )	29.02 <sup>b</sup>	36.40 <sup>a</sup>	24.70 <sup>b</sup>	28.05 <sup>b</sup>	F = 7.54 <sup>***</sup>
Βιομάζα μικροζωοπλαγκτού ( $mg m^{-3}$ )	32.18 <sup>c</sup>	91.04 <sup>b</sup>	22.70 <sup>c</sup>	130.73 <sup>a</sup>	F = 76.43 <sup>***</sup>
Φώσφορος P- $PO_4^{3-}$ ( $\mu M$ )	0.035 <sup>b</sup>	0.088 <sup>a</sup>	0.017 <sup>b</sup>	0.075 <sup>a</sup>	F=13.74 <sup>**</sup>
Πυρίτιο Si-SiO <sub>2</sub> ( $\mu M$ )	3.30 <sup>a</sup>	4.17 <sup>a</sup>	3.08 <sup>a</sup>	1.25 <sup>b</sup>	F=14.15 <sup>**</sup>
Άζωτο N-(NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> +NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) ( $\mu M$ )	0.370 <sup>b</sup>	2.28 <sup>a</sup>	0.821 <sup>b</sup>	2.15 <sup>a</sup>	F=27.46 <sup>***</sup>

Οι αστερίσκοι υποδηλώνουν πιθανότητα: \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$

<sup>a>b>c>d</sup> Ομογενείς ομάδες (Homogenous groups)

**Σχήμα 3.15.** Περιεχόμενο σε άνθρακα της αυτότροφης κοινότητας <20 μm και >20 μm σε σχέση με την χλωροφύλλη α (Chla) και τη θερμοκρασία. Η επιφάνεια των κύκλων είναι ανάλογη προς το περιεχόμενο σε άνθρακα (η επιφάνεια των κύκλων στη λεζάντα αντιστοιχεί σε 5 mg C m<sup>-3</sup>, έκαστη).



**Πίνακας 3.16.** Σχετική αφθονία των κύριων μεσοζωοπλαγκτικών ομάδων στο πεδίο.

Ομάδα μεσοζωοπλαγκτού	Ιούλιος 2007	Δεκέμβριος 2007	Ιούλιος 2008	Φεβρουάριος 2009
Αμφίποδα	0.06	0	0.08	0
Κωπηλάτες	7.90	3.47	5.45	0.25
Χαιτόγναθα	0.73	2.40	0.54	0.25
Θυσσανόποδα (προνύμφες)	0.03	0.96	0.11	0.18
Κλαδοκεραιωτά	24.81	7.12	35.54	1.10
Κωπήποδα	63.43	80.57	54.34	96.07
Δεκάποδα (προνύμφες)	0.31	0.32	0.26	0.08
Βυτιοειδή	1.47	1.24	0.75	0.32
Εχινόδεσμα (προνύμφες)	0.14	1.12	0.04	0.05
Ευφαισεώδη	0.10	0.03	0.02	0.01
Γαστερόποδα (προνύμφες)	0.45	0.59	2.35	0.69
Ισόποδα	0.01	0.02	0	0
Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	0.08	0.07	0.22	0.16
Μέδουσες	0.18	0.32	0.12	0.47
Μυσιδώδη	0	<0.01	0	0
Οστρακώδη	0	0.2	0	0.08
Πολύχαιτοι (προνύμφες)	0.03	1.35	0.05	0.17
Πτερόποδα	0.26	0.18	0.11	0.04
Σιφονοφόρα	0.01	0.04	0.02	0.08

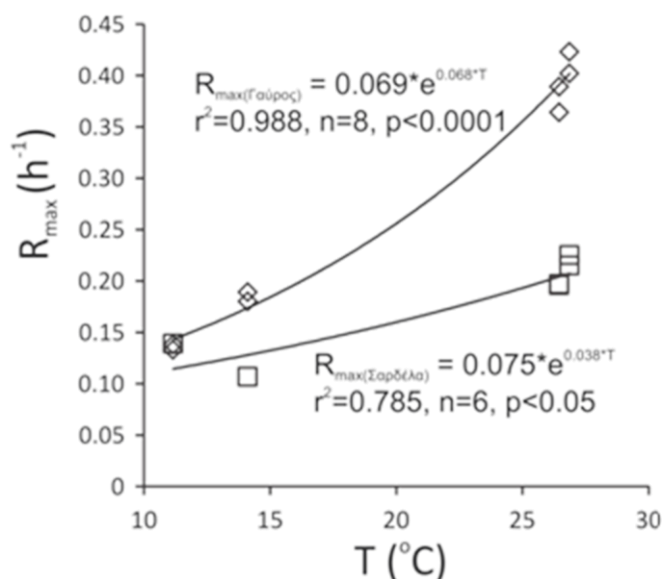
Η ομάδα Clauso-Paracalanidae ήταν πάντα η πιο άφθονη μεταξύ των κωπηπόδων στο πεδίο (Παράρτημα II, Σχήμα Σ6), ιδιαίτερα κατά τις θερινές περιόδους. Το Φεβρουάριο του 2009, το σχετικά μεγάλο (για τα δεδομένα της περιοχής) καλανοειδές κωπήποδο *Centropages typicus* είχε παρόμοια αφθονία (~30%) με την ομάδα των Clauso-Paracalanidae (Παράρτημα II, Σχήμα Σ6). Άλλα κωπήποδα, με σχετικά υψηλή σχετική αφθονία, ήταν τα καλανοειδή

*Temora stylifera* και *Acartia clausi* τα καλοκαίρια και άτομα του γένους *Oithona* και κωπηποδίτες του γένους *Calanus* τους χειμώνες (Παράρτημα ΙΙ, Σχήμα Σ6). Όσον αφορά στα κλαδοκεραιωτά, η αφθονία του *Penilia avirostris* ήταν πολύ υψηλή τα καλοκαίρια, ακολουθούμενη από τα *Evadne spinifera* και *Pseudoevadne tergestina* (Παράρτημα ΙΙ, Σχήμα Σ6).

### 3.5 Συσχέτιση παραμέτρων της τροφικής οικολογίας των ψαριών με τις περιβαλλοντικές συνθήκες

#### Θερμοκρασία και ρυθμός γαστρικής κένωσης

Η σχέση μεταξύ του στιγμιαίου ρυθμού γαστρικής κένωσης ( $R_{max}$ ) και της θερμοκρασίας ( $T$ ) ήταν εκθετική και στατιστικά σημαντική τόσο στο γαύρο όσο και στη σαρδέλα (Σχήμα 3.16). Ωστόσο, η αύξηση του  $R_{max}$  με την αύξηση της θερμοκρασίας ήταν υψηλότερη για το γαύρο από ότι για τη σαρδέλα (Σχήμα 3.15).



**Σχήμα 3.16.** Σχέση στιγμιαίου ρυθμού γαστρικής κένωσης ( $R_{max}$ ) και θερμοκρασίας ( $T$ ) του νερού (στα 5 m βάθος).

### 3.5.2. Περιοδικότητα έντασης διατροφής

Το ημερήσιο πρότυπο τροφοληψίας (Σχήμα 3.5 και 3.10) ήταν ουσιαστικά κοινό για τα δύο είδη σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο και ανεξάρτητο του οντογενετικού σταδίου. Συγκεκριμένα, μετασχηματίζοντας το βάρος των στομαχικών περιεχομένων (DW) των Σχημάτων 3.5 και 3.10 ως κλάσμα του μέγιστου DW σε κάθε περίοδο δειγματοληψίας, ο συντελεστής συσχέτισης Pearson μεταξύ των αντίστοιχων DW (λογαριθμικά μετασχηματισμένες τιμές) των δύο ειδών ήταν  $r = 0.822$ ,  $p=0.0001$ ,  $n=48$  (Παράρτημα II, Σχήμα Σ7).

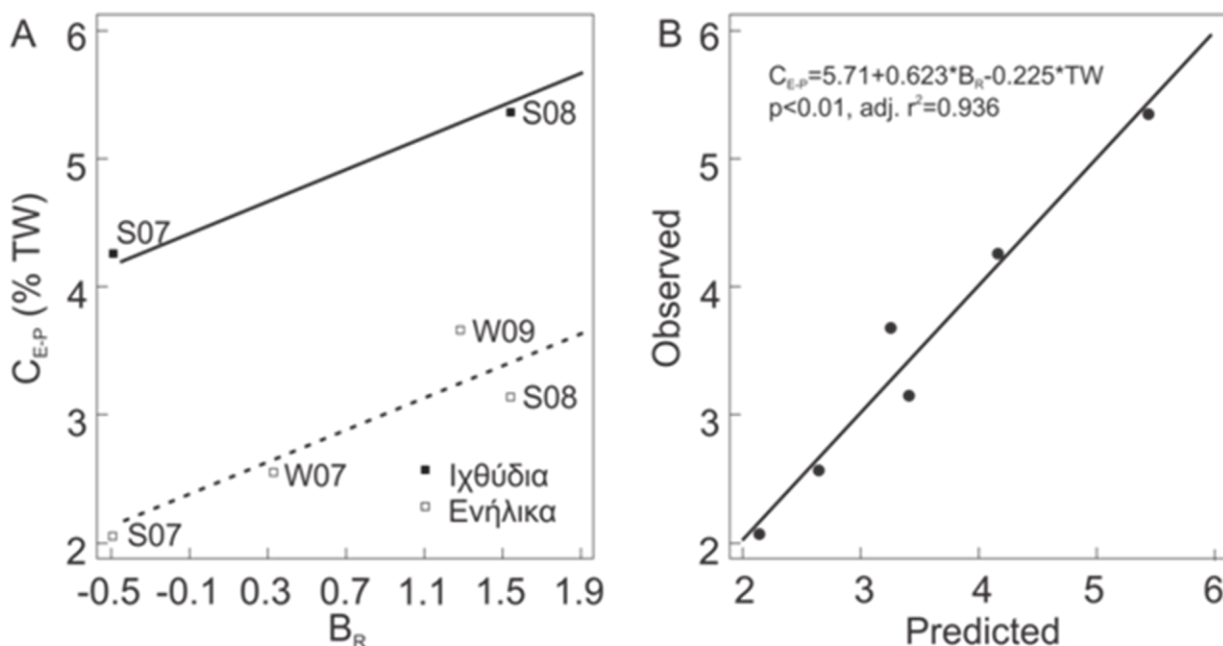
### Ημερήσια κατανάλωση τροφής

Οι υψηλότερες ημερήσιες καταναλώσεις της σαρδέλας κατά τον Ιούλιο του 2008 και Φεβρουάριο του 2009 συνοδεύονταν από χαμηλότερες τιμές βιομάζας ανά αλιευτική προσπάθεια (CPUE) για το είδος (Πίνακες 3.1 και 3.3). Το ίδιο παρατηρήθηκε και στην περίπτωση του γαύρου, όπου οι υψηλότερες ημερήσιες καταναλώσεις τον Ιούλιο του 2007 και Ιούλιο του 2008, συνοδεύονταν επίσης από χαμηλότερες τιμές CPUE για το είδος (Πίνακες 3.1 και 3.3).

Ο λόγος της βιομάζας του μεσοζωοπλαγκτού προς τη βιομάζα σαρδέλας ανά αλιευτική προσπάθεια [δηλαδή  $B_{R(\text{σαρδέλας})} = \log(\text{βιομάζας μεσοζωοπλαγκτού} / \text{CPUE}_{(\text{σαρδέλας})})$ ] σχετιζόταν ισχυρά με την ημερήσια κατανάλωση τροφής. Συγκεκριμένα, η ημερήσια κατανάλωση τροφής ( $C_{E-P}$ , %TW) σχετιζόταν γραμμικά και σημαντικά με το λόγο  $B_R$  όταν λαμβανόταν υπόψη ο παράγοντας του οντογενετικού σταδίου (ιχθύδια ή ενήλικα) (Πίνακας 3.17, Σχήμα 3.17A). Παρατηρήθηκε επίσης, πως το μέσο βάρος των ιχθυδίων ή των ενήλικων (ιχθύδια σαρδέλας: 4.82 g TW, ενήλικα σαρδέλας: 12.81 g TW) εισερχόταν σημαντικά ως συμμεταβλητή στην γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής και της κατά κεφαλήν διαθεσιμότητας τροφής (Σχήμα 3.17B). Η σχέση αυτή υποδεικνυε ότι, υποθέτοντας μια σχέση γραμμικής μείωσης στην κατανάλωση τροφής με το μέγεθος της σαρδέλας, η κατανάλωση τροφής σαν ποσοστό επί του ολικού σωματικού βάρους μειώνεται κατά 0.255 ανά γραμμάριο αύξησης ολικού βάρους.

**Πίνακας 3.17.** Πίνακας Ανάλυσης Διακύμανσης για το μοντέλο ANCOVA για την ημερήσια κατανάλωση τροφής της σαρδέλας ( $C_{E-P}$ , ως ποσοστό του ολικού βάρους, TW). df: βαθμοί ελευθερίας;  $B_R$ :  $\log(\text{βιομάζα μεσοζωοπλαγκτού} / \text{CPUE}_{\text{σαρδέλας}})$ . Adj.  $r^2 = 0.936$ .

	SS	df	MS	F	p
Μοντέλο	6.892	2	3.446	37.647	0.008
Intercept	45.372	1	45.372	495.689	0.000
$B_R$	1.822	1	1.822	19.905	0.021
Οντογενετικό στάδιο	5.509	1	5.509	60.189	0.004
Σφάλμα	0.275	3	0.092		
Σύνολο	80.877	6			
Διορθωμένο σύνολο	7.167	5			



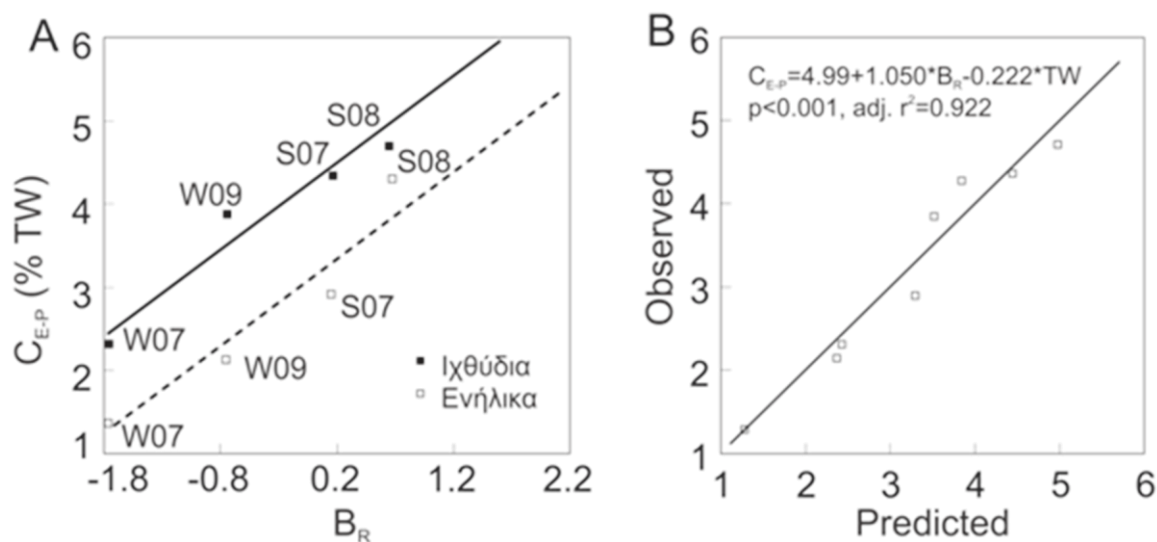
**Σχήμα 3.17.** (A) Ανάλυση Συνδιακύμανσης (ANCOVA) μεταξύ της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής ( $C_{E-P}$ ) και του λόγου της βιομάζας του μεσοζωοπλαγκτού προς τη βιομάζα ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας της σαρδέλας ( $B_R$ ). (B) Παρατηρηθείσες (observed) και προβλεφθείσες (predicted) τιμές από το μοντέλο πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής σε σχέση με το  $B_R$  και το ολικό βάρος (TW) των ψαριών.



Παρόμοια σημαντική σχέση βρέθηκε μεταξύ της κατανάλωσης τροφής και του αντίστοιχου λόγου  $B_R$  για το γαύρο (Πίνακας 3.18, Σχήμα 3.18A). Το μέσο βάρος των ιχθυδίων ή των ενήλικων (ιχθύδια γαύρου: 3.18 g TW, ενήλικα γαύρου: 8.36 g TW) επίσης εισερχόταν σημαντικά ως συμμεταβλητή στη γραμμική παλινδρόμηση μεταξύ της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής και της κατά κεφαλήν διαθεσιμότητας τροφής (Σχήμα 3.18B). Υποθέτοντας μια σχέση γραμμικής μείωσης στην κατανάλωση τροφής με το μέγεθος του γαύρου, η κατανάλωση τροφής σαν ποσοστό επί του ολικού σωματικού βάρους μειώνεται κατά 0.222 ανά γραμμάριο αύξησης ολικού βάρους.

**Πίνακας 3.18.** Πίνακας Ανάλυσης Διακύμανσης για το μοντέλο ANCOVA για την ημερήσια κατανάλωση τροφής του γαύρου ( $C_{E-P}$ , ως ποσοστό του ολικού βάρους, TW). df: βαθμοί ελευθερίας;  $B_R$ :  $\log(\text{βιομάζα μεσοζωοπλαγκτού} / \text{CPUE}_{\text{γαύρου}})$ . Adj.  $r^2 = 0.896$ .

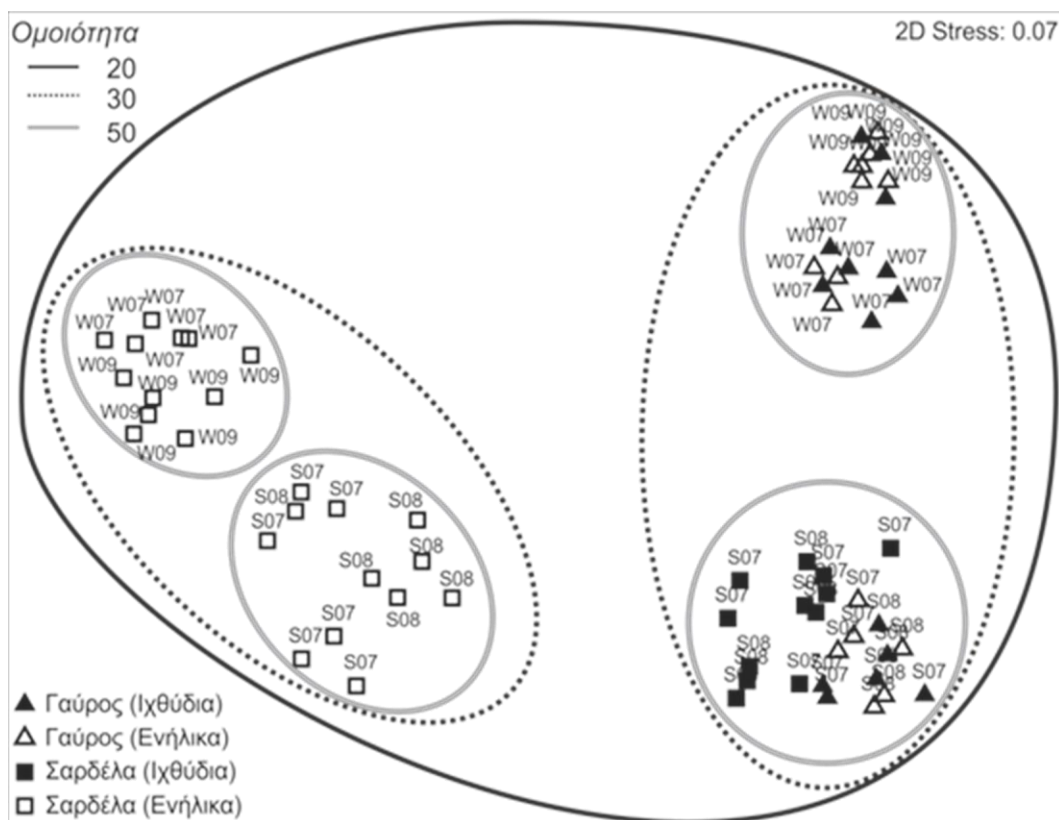
	SS	df	MS	F	p
Μοντέλο	10.299	4	2.575	16.041	0.023
Intercept	27.462	1	27.462	171.087	0.001
$B_R$	7.666	3	2.555	15.919	0.024
Οντογενετικό στάδιο	2.634	1	2.634	16.407	0.027
Σφάλμα	0.482	3	0.161		
Σύνολο	95.216	8			
Διορθωμένο σύνολο	10.781	7			



**Σχήμα 3.17.** (A) Ανάλυση Συνδιακύμανσης (ANCOVA) μεταξύ της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής ( $C_{E-P}$ ) και του λόγου της βιομάζας του μεσοζωοπλαγκτού προς τη βιομάζα ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας του γαύρου ( $B_R$ ). (B) Παρατηρηθείσες (observed) και προβλεφθείσες (predicted) τιμές του μοντέλου πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής σε σχέση με το  $B_R$  και το ολικό βάρος (TW) των ψαριών.

## Διαφορές στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων

Η κοινή ανάλυση των δειγμάτων γαύρου και σαρδέλας με ιεραρχική ομαδοποίηση και μη μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση έδειξε την έντονη διαφοροποίηση μεταξύ των δύο ειδών (Σχήμα 3.18). Επιπλέον, τα ιχθύδια σαρδέλας ομαδοποιούνταν με τα ιχθύδια και τα ενήλικα άτομα του γαύρου κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (Σχήμα 3.18). Τέλος, εμφανής ήταν και η διαφοροποίηση μεταξύ των περιόδων θερμο-στρωμάτωσης και ανάμειξης, τόσο για τη σαρδέλα όσο και για το γαύρο (Σχήμα 3.18).



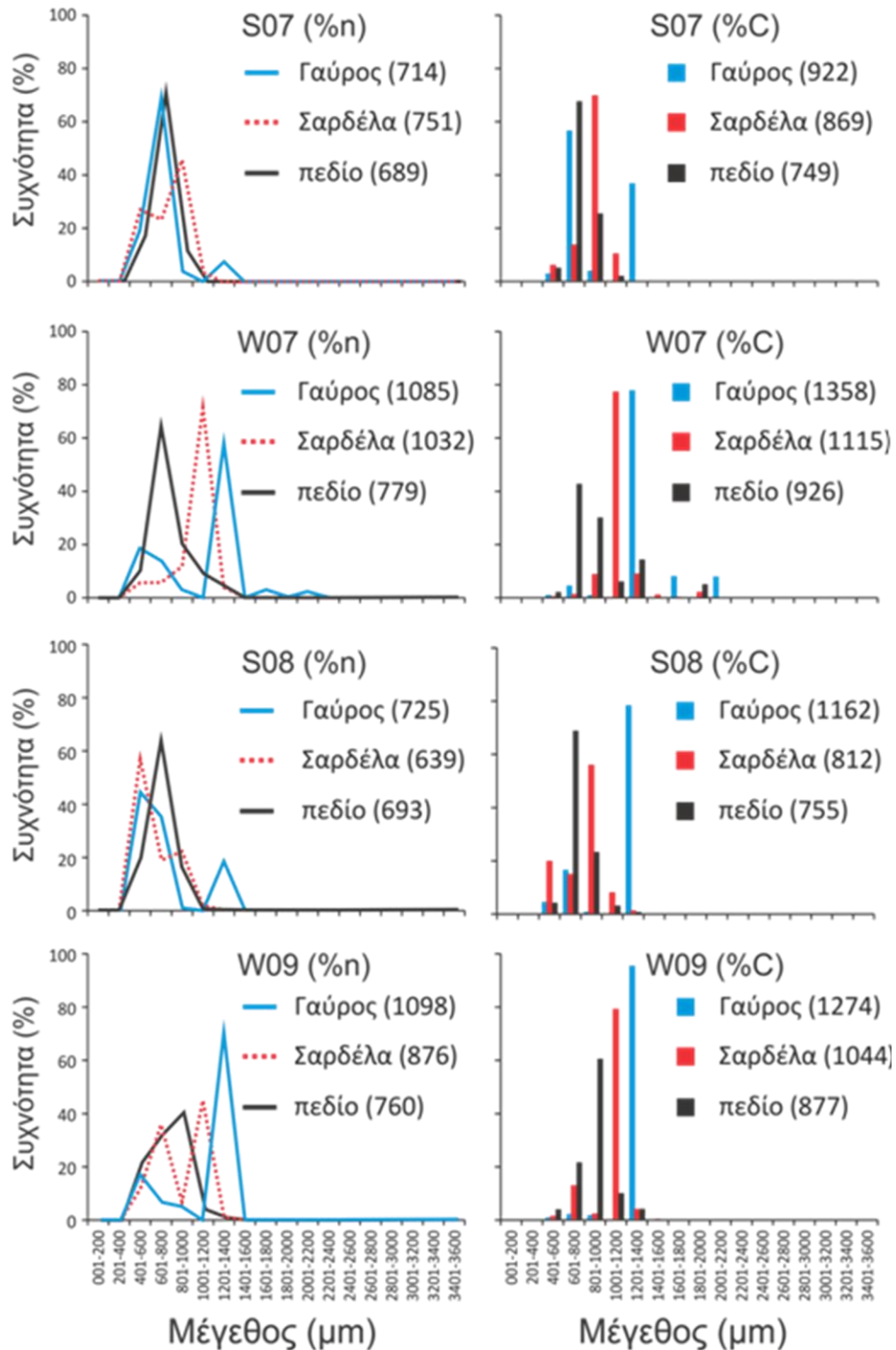
**Σχήμα 3.18.** Μη μετρική πολυδιάστατη κλιμάκωση (nMDS) των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν για την ανάλυση της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων του γαύρου και της σαρδέλας με τα σύμβολα να υποδηλώνουν τα δύο οντογενετικά στάδια. Παρουσιάζονται επίσης οι ομαδοποιήσεις (clusters) που προέκυψαν από τις αντίστοιχες αναλύσεις ιεραρχικής ομαδοποίησης (σε επίπεδο ομοιότητας 20%, 30% και 50%). S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009.

## Μεγέθη θηραμάτων στα στομάχια, στο πεδίο και συσχέτιση με περιβαλλοντικούς παράγοντες

Το σταθμισμένο μέσο μέγεθος των κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών στα στομάχια της σαρδέλας (% n), εκφρασμένο σαν ποσοστό του αντίστοιχου μεγέθους του γαύρου, έδειξε ότι ο ενήλικος γαύρος καταλάωνε πάντα μεγαλύτερα θηράματα από ότι η σαρδέλα (κατά 12-53%) (Σχήμα 3.19).

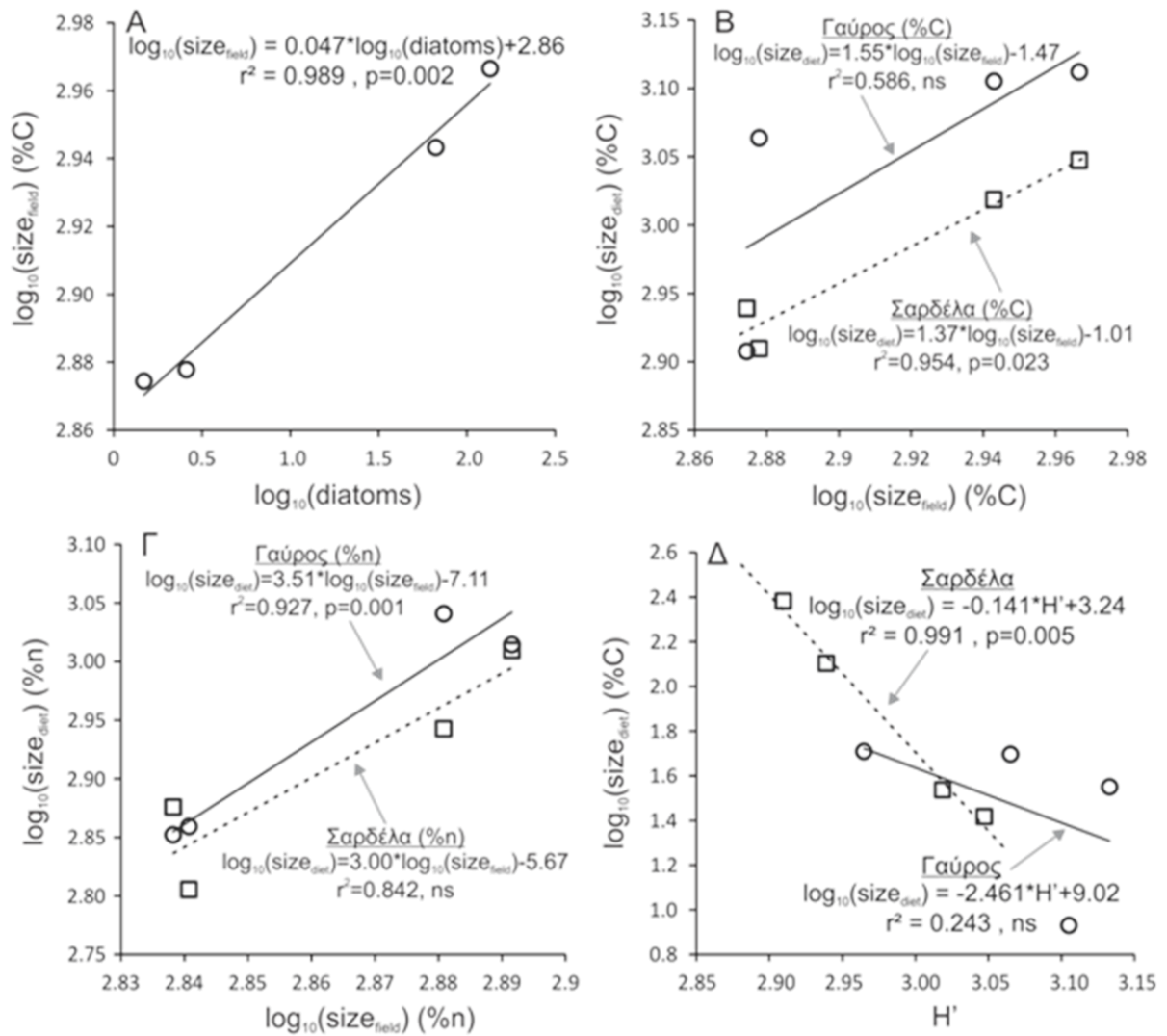
Στην περίπτωση των ενήλικων σαρδέλας, οι κατανομές συχνοτήτων των μεγεθών των κωπηπόδων και των κλαδοκεραιωτών στα στομάχια και στο πεδίο είχαν υψηλή επικάλυψη κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης, τόσο σε όρους αριθμητικής συνεισφοράς όσο και σε όρους συνεισφοράς σε άνθρακα (Σχήμα 3.19). Τόσο τον Ιούλιο του 2007 όσο και τον Ιούλιο του 2008, η κλάση 801-1000  $\mu\text{m}$ , συνέβαλε 55-70% στο διατροφικό άνθρακα, σε αντίθεση με το πεδίο, όπου η κλάση που συνείσφερε τα μέγιστα ήταν αυτή των 601-800  $\mu\text{m}$  (Σχήμα 3.19). Αντίθετα, τόσο το Δεκέμβριο του 2007 όσο και το Φεβρουάριο του 2009, οι κατανομές συχνοτήτων των θηραμάτων εμφάνισαν μικρότερη επικάλυψη με αυτές του πεδίου με μεγαλύτερη ποσότητα άνθρακα να λαμβάνεται από την κλάση των 1001-1200  $\mu\text{m}$  (Σχήμα 3.19).

Στην περίπτωση των ενήλικων γαύρου κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης, η επικάλυψη μεταξύ μεγεθών στα στομάχια και στο πεδίο ήταν επίσης μεγάλη σε αριθμητικούς όρους, αλλά ο γαύρος καταλάωνε και μεγαλύτερα θηράματα (Σχήμα 3.19). Ωστόσο, σε όρους άνθρακα, η επικάλυψη με το πεδίο ήταν εμφανώς μικρότερη σε σύγκριση με τη σαρδέλα. Συγκεκριμένα, κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης, η συνεισφορά της κλάσης 601-800  $\mu\text{m}$  στο διατροφικό άνθρακα ήταν ~17-55% ενώ της κλάσης 1201-400  $\mu\text{m}$  κυμαινόταν από 35-78% (Σχήμα 3.19). Αντίθετα, στις ίδιες περιόδους, η κλάση που συνείσφερε τα μέγιστα σε όρους άνθρακα στο πεδίο ήταν αυτή των 601-800  $\mu\text{m}$  (Σχήμα 3.19). Κατά τις περιόδους ανάμειξης το ~80-95% του διατροφικού άνθρακα προερχόταν από την κλάση 1201-1400  $\mu\text{m}$ , με ακόμα μικρότερη επικάλυψη μεγεθών με το πεδίο (σε σύγκριση με τη σαρδέλα).



**Σχήμα 3.19.** Κατανομές συχνοτήτων της % αριθμητικής (% n) και κατ' άνθρακα (% C) συμμετοχής των κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών στα στομάχια ενηλίκων γαύρου και σαρδέλας καθώς και στο πεδίο για κάθε περίοδο δειγματοληψίας. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009. Τα αντίστοιχα σταθμισμένα μέσα μεγέθη σε μm δίνονται σε παρενθέσεις.

Το σταθμισμένο μέσο μέγεθος των κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών στο πεδίο σχετιζόταν σημαντικά με την συγκέντρωση των διατόμων (Σχήμα 3.20Α). Η συσχέτιση αυτή υποδείκνυε ότι η επικράτηση τη κλασσικής τροφικής αλυσίδας (διάτομα → κωπήποδα → ψάρι) αυξάνει το μέσο μέγεθος των κυρίων θηραμάτων στο πεδίο. Επιπλέον, όταν θηράματα (κωπήποδα και κλαδοκεραιωτά) μεγαλύτερου μεγέθους ήταν αφθονότερα στο πεδίο, αυτό αποτυπωνόταν και στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ψαριών. Συγκεκριμένα, το σταθμισμένο μέσο μέγεθος κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών στα στομάχια της σαρδέλας (σε όρους άνθρακα) και το σταθμισμένο μέσο μέγεθος των οργανισμών αυτών στο πεδίο σχετιζόνταν ισχυρά (Σχήμα 3.20Β). Αντίθετα, όταν τα ίδια μέσα μεγέθη υπολογίζονταν με βάση την αριθμητική συνεισφορά η συσχέτιση ήταν σημαντική μόνο για το γαύρο (Σχήμα 3.20Γ). Τέλος, υπήρχε μια ισχυρή αρνητική συσχέτιση μεταξύ της ποικιλότητας ( $H'$ ) των κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών στα στομάχια της σαρδέλας και στο μέσο μέγεθος αυτών, αλλά η αντίστοιχη σχέση δεν ήταν σημαντική στο γαύρο (Σχήμα 3.20Δ).



**Σχήμα 3.20.** (Α) Σχέση μεταξύ της αφθονίας των διατόμων (κύτταρα  $\text{m}^{-3}$ ) και το σταθμισμένου μέσου μεγέθους των κωπηπόδων και των κλαδοκεραιωτών στο πεδίο ( $\text{size}_{\text{field}}$ ,  $\mu\text{m}$ ). (Β) Σχέση μεταξύ του  $\text{size}_{\text{field}}$  (βασισμένο στην αριθμητική συνεισφορά, %n) και του αντίστοιχου σταθμισμένου μέσου μεγέθους κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών [ $\text{size}_{\text{diet}}$ ,  $\mu\text{m}$ ] στα στομάχια του ενήλικου γάυρου και της σαρδέλας. (Γ) Σχέση μεταξύ του  $\text{size}_{\text{field}}$  (%C) και του αντίστοιχου σταθμισμένου μέσου μεγέθους κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών ( $\text{size}_{\text{diet}}$ ,  $\mu\text{m}$ ) στα στομάχια του ενήλικου γάυρου και της σαρδέλας. (Δ) Σχέση μεταξύ του  $\text{size}_{\text{diet}}$  (%C) και του δείκτη ποικιλότητας Shannon-Weiner ( $H'$ ) των κωπηπόδων και των κλαδοκεραιωτών στα στομάχια του ενήλικου γάυρου και της σαρδέλας.

## 4. Συζήτηση

### 4.1 Περιοχή δειγματοληψίας και κατανομή γούρου και σαρδέλας

Σε αντίθεση με τις ιδιαίτερα παραγωγικές περιοχές αναβλύσεων (upwelling areas), η Μεσόγειος Θάλασσα είναι ιδιαίτερα ολιγοτροφική και έχει χαρακτηριστεί ακόμα και ως 'θαλάσσια έρημος' ('marine desert', Azon 1991). Ωστόσο, ορισμένες παράκτιες περιοχές, υπό την επίδραση υδάτων χαμηλής αλατότητας που χαρακτηρίζονται συνήθως από υψηλές συγκεντρώσεις θρεπτικών αλάτων, είναι αρκετά πιο παραγωγικές και αποτελούν σημαντικά ενδιαίτηματα για τα αποθέματα των μικρών πελαγικών ψαριών της Μεσογείου (Palomera et al. 2007). Στην περιοχή δειγματοληψίας (παράκτια περιοχή κοντά στις εκβολές του ποταμού Νέστου) έχουν καταγραφεί διαχρονικά υψηλές συγκεντρώσεις τόσο ενηλίκων όσο και ιχθυδίων γούρου και σαρδέλας (Tsagarakis et al. 2008, Giannoulaki et al. 2010, Giannoulaki et al. 2011). Το καλοκαίρι, οι πληθυσμοί σαρδέλας κυριαρχούνται από ιχθύδια (juveniles), που εντοπίζονται κυρίως σε ρηγά νερά, ιδιαίτερα κοντά στις εκβολές ποταμών (Giannoulaki et al. 2011). Όσον αφορά στον πληθυσμό του γούρου στο Β. Αιγαίο, με δεδομένο ότι το μέγιστο της αναπαραγωγικής του περιόδου εντοπίζεται χρονικά κατά τον Ιούνιο/ Ιούλιο (Somarakis et al. 2006), η αφθονία ιχθυδίων του είναι γενικά υψηλότερη κατά τους φθινοπωρινούς και χειμερινούς μήνες. Στην παρούσα μελέτη, ιχθύδια γούρου συλλήφθηκαν επιπλέον και κατά τη διάρκεια των δύο θερινών δειγματοληπτικών περιόδων (Σχήμα 3.1). Οι δειγματοληψίες αυτές πραγματοποιήθηκαν μετά τα μέσα Ιουλίου και τις δύο χρονιές και λαμβάνοντας υπόψη το μέσο ρυθμό ημερήσιας αύξησης των ιχθυονυμφών [ $\sim 0.8$  mm ανά ημέρα] και των ιχθυδίων [ $\sim 0.7$  mm ανά ημέρα] (Anonymous 2010), οι ημερομηνίες γέννησης των ατόμων αυτών τοποθετούνταν χρονικά μεταξύ Απριλίου και Μαΐου, στην αρχή δηλαδή της αναπαραγωγικής περιόδου του είδους (Σχισμένου, αδημοσίευτα δεδομένα).

## 4.2 Οντογενετικές αλλαγές

Η έντονη αλλαγή που παρατηρήθηκε στην αλλομετρική αύξηση της σαρδέλας, όπως φάνηκε από τη στατιστικά σημαντική μεταβολή της κλίσης στη σχέση μήκους – βάρους στα περίπου 100 mm ολικού μήκους, σχετίζεται πιθανότατα με την οντογενετική μετάβαση από το στάδιο του ιχθυδίου στο στάδιο του ενηλίκου. Κατά τη διάρκεια των χειμερινών δειγματοληψιών, όλες οι σαρδέλες που συλλέχθηκαν ήταν  $\geq 100$  mm και είχαν μακροσκοπικά ωριμάζουσες ή ώριμες γονάδες και υψηλούς γοναδοσωματικούς δείκτες (Πίνακας 3.1, Σχήμα 3.3). Μια επιπλέον ένδειξη της διαφοροποίησης των ατόμων σε ιχθύδια και ενήλικα ήταν η δομή των σχολείων. Συγκεκριμένα, τα σχολεία των ιχθυδίων σαρδέλας τα καλοκαίρια διέφεραν σε σχήμα και κατακόρυφη κατανομή συγκρινόμενα με αυτά των ενηλίκων (Τσαγκαράκης 2011). Τα σχολεία των ενηλίκων σαρδέλας είναι κυρίως πυκνοί σχηματισμοί κοντά στο βυθό, σε αντίθεση με αυτά των ιχθυδίων που έχουν σχήμα «κορδέλας» με κατανομή περίπου στο μέσον της στήλης του νερού (Τσαγκαράκης 2011). Το μέσο μήκος μεταβολής του σχήματος των σχολείων από αυτό των ιχθυδίων σε αυτό των ενηλίκων έχει εκτιμηθεί κοντά στα 107 mm (Τσαγκαράκης 2011), το οποίο είναι πολύ κοντά στο μήκος μεταβολής της αλλομετρίας στη σχέση μήκους – βάρους. Αυτές οι παρατηρήσεις δικαιολόγησαν το διαχωρισμό των ατόμων σαρδέλας σε ιχθύδια (<100 mm) και ενήλικα ( $\geq 100$  mm) για τη μελέτη της τροφικής οικολογίας του είδους.

Στην περίπτωση του γαύρου, δεν προέκυψε κάποια έντονη αλλαγή στην αλλομετρική αύξηση του είδους από τη σχέση μήκους – βάρους. Επίσης, τα σχολεία των ιχθυδίων και των ενηλίκων του γαύρου δε διαχωρίζονται με βάση το σχήμα τους τόσο έντονα όσο αυτό συμβαίνει για τη σαρδέλα (Κων/νος Τσαγκαράκης, προσωπική επικοινωνία). Ωστόσο, η συντριπτική πλειοψηφία των ατόμων  $\geq 100$  mm στις θερινές δειγματοληψίες (αναπαραγωγική περίοδος του είδους) είχαν γενετικά ώριμες γονάδες και υψηλούς γοναδοσωματικούς δείκτες. Το ποσοστό των ατόμων <100 mm με γενετικά ώριμες γονάδες ήταν πολύ μικρό (~15%) και περιοριζόταν σε άτομα μεταξύ 85 και 100 mm. Εφαρμόζοντας μη γραμμική παλινδρόμηση (Petraakis & Stergiou 1997), το μήκος πρώτης αναπαραγωγής ( $L_{50}$ ) εκτιμήθηκε στα 99.92 mm ολικού μήκους (95% όρια εμπιστοσύνης: 98.19-101.60,  $r^2 = 0.91$ ,  $p < 0.001$ ), πράγμα που επιβεβαιώνει την ύπαρξη οντογενετικής αλλαγής (απόκτηση γεννητικής ωριμότητας) στο μήκος των ~100 mm και στο γαύρο.



Τα ιχθύδια σαρδέλας στη Μεσόγειο επενδύουν κυρίως στην αύξηση κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, όταν και δεν παρατηρείται μεσεντερικό λίπος (Machias & Tsimenides 1995, προσωπικές παρατηρήσεις). Οι ενήλικες σαρδέλες αντίθετα, αποθηκεύουν λιπίδια κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, κυρίως για να τροφοδοτήσουν την παραγωγή αυγών κατά τη χειμερινή αναπαραγωγική περίοδο (Ganias et al. 2007, Garrido et al. 2008b). Στην παρούσα μελέτη οι ενήλικες σαρδέλες ήταν πιο εύρωστες το καλοκαίρι, κάτι που είναι σύμφωνο με τον γνωστό κύκλο αποθήκευσης της ενέργειας και της αναπαραγωγής του είδους (Ganias et al. 2007). Αντίθετα, ο ενήλικος γαύρος, ακολουθεί διαφορετική στρατηγική, διοχετεύοντας άμεσα την προσλαμβανόμενη ενέργεια από την τροφή στην παραγωγή και εναπόθεση αυγών κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής του περιόδου (Somarakis et al. 2006). Όσον αφορά στα ιχθύδια του γαύρου, η σωματική ευρωστία τους ήταν υψηλότερη κατά τις θερινές δειγματοληπτικές περιόδους σε σχέση με τις περιόδους ανάμειξης (Δεκέμβριος-Φεβρουάριος), γεγονός που υποδηλώνει ότι τα ιχθύδια που συλλέχθηκαν τον Ιούλιο (γεννημένα Απρίλιο-Μάιο) αντιμετώπισαν ευνοϊκότερες συνθήκες, σε σχέση με τα άτομα που συλλέχθηκαν κατά τις περιόδους ανάμειξης (γεννημένα τέλος Αυγούστου – μέσα Οκτωβρίου 2007 και Οκτώβριο – Νοέμβριο 2008, Ευδοξία Σχισμένου, προσωπική επικοινωνία) και είχαν χαμηλότερες τιμές ευρωστίας.

#### **4.3 Περιοδικότητα, ένταση διατροφής και ημερήσια κατανάλωση**

Κατά τις θερινές δειγματοληπτικές περιόδους, τόσο τα ιχθύδια όσο και τα ενήλικα άτομα και των δύο ειδών τρέφονταν κατά τη διάρκεια της ημέρας, με κορύφωση της έντασης πρόσληψης τροφής κατά το σούρουπο. Με βάση κάποια δείγματα που συλλέχθηκαν ευκαιριακά στη Μεσόγειο, ο Andreu (1969), κατέληξε στο συμπέρασμα ότι οι ενήλικες σαρδέλες τρέφονταν κατά τη διάρκεια της ημέρας. Στην Αδριατική, η ένταση της τροφοληψίας ήταν υψηλότερη κατά το σούρουπο σε δείγματα που είχαν συλλεχθεί από άνοιξη έως φθινόπωρο (Vučetić 1955). Ωστόσο, ο Gómez-Larrañeta (1960), υποστήριξε ότι η σαρδέλα συνεχίζει να τρέφεται και κατά τη διάρκεια της νύχτας.

Στο γαύρο της Μεσογείου, η ημερήσια περιοδικότητα στη διατροφή έχει μελετηθεί πιο διεξοδικά. Κατά την περίοδο της αναπαραγωγής, ο ενήλικος γαύρος τρέφεται σχεδόν

αποκλειστικά κατά τη διάρκεια της ημέρας, με τις υψηλότερες τιμές στομαχικής πληρότητας να εντοπίζονται κοντά στο σούρουπο [Θάλασσα Καταλονίας (Tudela & Palomera 1995, 1997), Κόλπος Λεόντων (Plounevez & Champalbert 2000)]. Στην Αδριατική, μια πρόσφατη μελέτη, επιβεβαίωσε το προαναφερθέν πρότυπο και για το Φθινόπωρο (Οκτώβριος) (Borme et al. 2009). Η παρούσα μελέτη είναι η πρώτη που παρέχει πληροφορία σχετικά με το ημερήσιο πρότυπο πρόσληψης τροφής του γαύρου και της σαρδέλας στη Μεσόγειο κατά τη διάρκεια του χειμώνα. Συγκεκριμένα, κατά τις περιόδους ανάμειξης, οι μεγαλύτερες ποσότητες στομαχικών περιεχομένων καταγράφηκαν μετά τη δύση του ηλίου, κατά τις πρώτες ώρες της νύχτας, τόσο για το γαύρο όσο και για τη σαρδέλα.

### **Παράγοντες που επηρεάζουν την πρόσληψη τροφής εντός του ημερήσιου κύκλου**

Ένας πιθανός μηχανισμός εξήγησης των διαφορετικών προτύπων πρόσληψης τροφής των ψαριών κατά τη διάρκεια των θερινών και χειμερινών περιόδων δειγματοληψίας, είναι η παρουσία θερμο-στρωμάτωσης. Η υψηλή θερμοκρασία των επιφανειακών στρωμάτων το καλοκαίρι σε σχέση με τα κατώτερα στρώματα της στήλης θα μπορούσε να είναι η αιτία της διακοπής πρόσληψης τροφής όταν τα ψάρια έχουν ανέβει κοντά στην επιφάνεια τη νύχτα. Η πρόσληψη τροφής στα ψάρια αυξάνεται με την αύξηση της θερμοκρασίας, κορυφώνεται και στη συνέχεια μειώνεται, περισσότερο ή λιγότερο δραματικά, όταν οι θερμοκρασίες είναι πάνω από το βέλτιστο (Jobling 1998). Στο σολομό, (*sockeye salmon* *Oncorhynchus nerka*), επί παραδείγματι, έχει βρεθεί μια σημαντική μείωση της όρεξης και της ικανότητας αφομοίωσης της τροφής σε θερμοκρασίες από 20 έως 24 °C (Brett & Higgs 1970). Αυτή η απόκριση πιθανότατα αντικατοπτρίζει περιορισμούς στη δυνατότητα του αναπνευστικού και κυκλοφορικού συστήματος να μεταφέρουν οξυγόνο στους ιστούς κάτω από συνθήκες υψηλών απαιτήσεων οξυγόνου (Jobling 1997). Τέτοιες συνθήκες απαντώνται κατά τη διάρκεια της αναζήτησης, της σύλληψης και της επεξεργασίας της τροφής. Η υψηλή θερμοκρασία με την οποία έρχονται αντιμέτωπα τα ψάρια όταν βρίσκονται πάνω από το θερμοκλινές το καλοκαίρι μπορεί λοιπόν να ευθύνεται για το διακοπή πρόσληψης τροφής.

Στην παρούσα μελέτη, τόσο η σαρδέλα όσο και ο γαύρος επέδειξαν υψηλές τιμές στομαχικής πληρότητας κατά το σούρουπο και στις πρώτες ώρες της νύχτας, όταν τα επίπεδα

φωτεινότητας ήταν χαμηλότερα. Η ικανότητα πρόσληψης τροφής σε καθεστώς χαμηλής φωτεινότητας αποτελεί γνωστό χαρακτηριστικό των κλουπεοειδών (Blaxter & Hunter 1982). Οι σαρδέλες μπορούν να τρέφονται σε επίπεδα φωτεινότητας  $<0.2$  mc (Muzinic 1964) και να χρησιμοποιούν πολύ αποτελεσματικά την ηθμοφαγία ή την ατομική σύλληψη για ένα μεγάλο εύρος μεγεθών θηραμάτων (Garrido et al. 2007a), τροποποιώντας τον τρόπο πρόσληψης τροφής σύμφωνα με τη συγκέντρωση του θηράματος (van der Lingen 1994). Στο γάυρο (northern anchovy, *Engraulis mordax*), σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού (π.χ. νύχτα), η ένταση της διατροφής είναι μειωμένη (Loukashkin 1970). Ωστόσο, μελέτες του αμφιβληστροειδούς και συγκεκριμένα των ραβδίων και κωνίων του ματιού του γαύρου (*E. encrasicolus*, Flamarique 2010) έχουν καταδείξει την ιδιαίτερη ικανότητα του είδους να διαχωρίζει σιλουέτες θηραμάτων (ειδικά μεγαλύτερων μεγεθών, π.χ. προνύμφες δεκαπόδων), κυρίως λόγω της αντίθεσης που προκαλούν στο οπτικό πεδίο του ψαριού ακόμα και στις πολύ χαμηλές συνθήκες φωτισμού. Στη Μεσόγειο, οι μελέτες που έχουν πραγματοποιηθεί, έχουν δείξει ότι ο Ευρωπαϊκός γάυρος (*Engraulis encrasicolus*) τρέφεται μόνο ευκαιριακά τη νύχτα και συγκεκριμένα επί μεγάλων θηραμάτων συλλαμβάνοντάς τα ένα προς ένα (Tudela & Palomera 1995;1997, Plounevez & Champalbert 2000, Borme et al. 2009). Τόσο η στομαχική πληρότητα όσο και το ποσοστό άδειων στομαχιών κατά τη διάρκεια της νύχτας στις διάφορες μελέτες, επιβεβαιώνουν ότι η νύχτα (ιδιαίτερα μετά τις πρώτες μεταμεσονύχτιες ώρες) είναι η περίοδος εκείνη που τα ψάρια σταματούν να τρέφονται (Tudela & Palomera 1995;1997, Plounevez & Champalbert 2000, Borme et al. 2009, παρούσα μελέτη).

Η περιορισμένη τροφική δραστηριότητα που καταγράφηκε κατά τη διάρκεια της ημέρας έχει παρατηρηθεί και σε άλλα μικρά πελαγικά ψάρια που οργανώνονται σε σχολεία (Fréon & Misund 1999 και αναφορές εντός). Η δημιουργία σχολείων οδηγεί σε αυξημένη επαγρύπνηση αλλά και ανάληψη ρίσκου, επιτρέποντας στα άτομα να επενδύουν περισσότερο χρόνο στην πρόσληψη τροφής, ακόμα και με την παρουσία θηρευτών (Fréon & Misund 1999 και αναφορές εντός). Συγκεκριμένα, ο γάυρος (*Engraulis mordax*) έχει βρεθεί να τρέφεται με ηθμοφαγία κατά τη διάρκεια της ημέρας, όταν βρισκόταν σε πυκνό σχηματισμό σχολείων (Koslow 1981). Επίσης, σε σχολεία του γένους *Harengula*, τμήματα του σχολείου αποδιοργανώνονται για μικρές χρονικές περιόδους με σκοπό να τραφούν, ενώ το υπόλοιπο σχολείο συνεχίζει τη συγχρονισμένη και πολωμένη κολυμβητική δραστηριότητά του (Fréon et al. 1993).

Η υψηλή ένταση πρόσληψης τροφής κατά τη διάρκεια της ανόδου των ψαριών στα επιφανειακά νερά φαίνεται να συνδυάζεται με την ημερήσια κατακόρυφη μετανάστευση. Υπάρχουν αρκετοί παράγοντες που πιθανά επηρεάζουν (π.χ. φωτεινότητα, λεία, παλίρροια), και υποθέσεις που προσπαθούν να εξηγήσουν, την ημερήσια κατακόρυφη μετανάστευση των ψαριών (π.χ. υπόθεση βιοενεργητικού πλεονεκτήματος, υπόθεση αποφυγής των θηρευτών, υπόθεση της βελτιστοποίησης των διαφορετικών λειτουργιών) (Neilson & Perry 2001). Το οπτικό ερέθισμα, που είναι απαραίτητο για τη διατήρηση των σχολείων (Blaxter & Hunter 1982, Fréon & Misund 1999, Bertrand et al. 2008), μειώνεται κατά την περίοδο πριν τη δύση του ηλίου ως επακόλουθο της μείωσης της φωτεινότητας. Αυτό οδηγεί στη «χαλάρωση» του σχηματισμού σχολείων και την παράλληλη έναρξη της ανόδου των ψαριών προς την επιφάνεια, η οποία λαμβάνει χώρα περίπου 1 ώρα πριν τη δύση του ηλίου για τη σαρδέλα στη Μεσόγειο (Giannoulaki et al. 1999). Τα στομάχια τόσο της σαρδέλας όσο και του γαύρου ήταν πλήρη (τα καλοκαίρια) ή σχεδόν πλήρη (τους χειμώνες) κατά τη διάρκεια του σούρουπου, υποδηλώνοντας ότι η άνοδος προς τα επιφανειακά ύδατα και οι αυξημένοι ρυθμοί πρόσληψης τροφής είναι πιθανότατα συγχρονισμένοι. Η μεγιστοποίηση της πρόσληψης τροφής κατά τη διάρκεια της «χαλάρωσης» των σχηματισμών σχολείων και της ανόδου στην επιφάνεια, έχει βρεθεί να λαμβάνει χώρα και σε άλλα μικρά πελαγικά ψάρια, π.χ. στο γαύρο του Περού (*Engraulis ringens*) (Bertrand et al. 2008). Ο κίνδυνος θνησιμότητας την ίδια περίοδο θεωρείται μειωμένος, δεδομένου ότι οι θηρευτές των μικρών πελαγικών ψαριών (π.χ. θαλάσσια θηλαστικά, πουλιά, μεγαλύτερα ψάρια) βασίζονται κυρίως σε οπτικά ερεθίσματα που απαιτούν αυξημένη φωτεινότητα και επιτίθενται στα μικρά πελαγικά ψάρια κυρίως κατά τη διάρκεια της ημέρας (Fréon & Misund 1999). Συνεπώς, η μειωμένη φωτεινότητα κατά το σούρουπο, σηματοδοτεί το «χαλάρωμα» των σχολείων ενώ παράλληλα μειώνει τον κίνδυνο της θήρευσης. Υπάρχει δηλαδή μια αυξημένη δυνατότητα και πλεονέκτημα στην πρόσληψη τροφής κατά τη διάρκεια του σούρουπου και της νύχτας.

## **Ημερήσια κατανάλωση τροφής**

Ο δείκτης στομαχικής πληρότητας (SFI) χρησιμοποιείται ευρέως σε μελέτες προσδιορισμού της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής στα ψάρια, ωστόσο, θα πρέπει να χρησιμοποιείται με προσοχή. Όπως και με άλλους δείκτες που βασίζονται σε αναλογίες (ratios)

(π.χ. ο γοναδοσωματικός δείκτης, GSI, [Somarakis et al. 2004b] και ο δείκτης ευρωστίας [Bolger & Connolly 1989]), ο SFI είναι σωστό να χρησιμοποιείται για συγκρίσεις μεταξύ δειγμάτων μόνο όταν υφίσταται ισομετρία μεταξύ του βάρους των στομαχικών περιεχομένων και του σωματικού βάρους (Héroux & Magnan 1996, Somarakis et al. 2004b). Στην παρούσα μελέτη, ο SFI εμφάνισε εξάρτηση από το βάρος των ψαριών γεγονός που θα καθιστούσε τη χρήση του προβληματική. Συνεπώς, ακολουθήθηκε η προσαρμογή Γενικευμένων Γραμμικών Μοντέλων (GLM) για κάθε οντογενετικό στάδιο χωριστά, με σκοπό τη στάθμιση του βάρους των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ περιόδων δειγματοληψίας.

Στην παρούσα μελέτη εφαρμόστηκαν δύο ευρέως χρησιμοποιούμενα μοντέλα εκτίμησης της ημερήσιας κατανάλωσης, προτεινόμενα από τους Elliott & Persson (1978) και τον Eggers (1979), για συγκριτικούς σκοπούς. Το μοντέλο των Elliott & Persson γενικά θεωρείται ακριβές (Hayward 1991) και ότι αποδίδει καλύτερα σε ηθμοφάγα ψάρια καθώς και σε θηρευτές που τρέφονται με πλαγκτό και επιδεικνύουν περιοδικότητα στην πρόσληψη τροφής (Richter et al. 2002). Το μοντέλο του Eggers, από την άλλη πλευρά, θεωρείται πιο κατάλληλο για είδη που τρέφονται σε όλη τη διάρκεια της ημέρας, με διαφορετικούς τύπους θηραμάτων, εμφανίζουν περιστασιακά μεγαλύτερη ένταση (peaks) και γενικά δεν έχουν σταθερή περιοδικότητα στην πρόσληψη τροφής (Héroux & Magnan 1996). Οι εκτιμήσεις της ημερήσιας κατανάλωσης από τα δύο μοντέλα ήταν παρόμοιες και στα δύο είδη, όπως έχει διαπιστωθεί και σε άλλες μελέτες (Boisclair & Leggett 1988, Hayward 1991, Héroux & Magnan 1996, Richter et al. 2002). Αν και η βασική παραδοχή του μοντέλου του Eggers, δηλαδή η συνεχής σίτιση, δεν παρατηρήθηκε στην παρούσα μελέτη, οδήγησε σε εκτιμήσεις παραπλήσιες με το μοντέλο των Elliott & Persson, γεγονός που υποδηλώνει ότι θα μπορούσε να χρησιμοποιηθεί αντ' αυτού. Το μοντέλο του Eggers είναι απλούστερο μαθηματικά, αλλά το ίδιο ακριβές, επιτρέποντας επίσης μικρότερη συχνότητα δειγματοληψίας κατά τη διάρκεια της ημέρας σε σχέση με το μοντέλο των Elliott & Persson (Boisclair & Leggett 1988, Héroux & Magnan 1996). Ωστόσο, σύμφωνα με τον Hayward (1991), η χρήση του μοντέλου του Eggers όταν τα διαστήματα μεταξύ δειγματοληψιών είναι μεγάλα (>3 ώρες), ενδέχεται να οδηγήσει σε υπερεκτίμηση της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής.

Στη Μεσόγειο Θάλασσα, οι μόνες διαθέσιμες εκτιμήσεις της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής που υπάρχουν για τα μικρά πελαγικά ψάρια αφορούν στον Ευρωπαϊκό γάδρο *Engraulis encrasicolus* (Tudela & Palomera 1995; 1997, Plounevez & Champalbert 2000).

Χρησιμοποιώντας ως τιμή ρυθμού γαστρικής κένωσης  $0.423 \pm 0.196 \text{ h}^{-1}$  (εκτιμημένο από τους Tudela & Palomera 1995), τα ενήλικα άτομα γαύρου είχαν ημερήσια κατανάλωση 3.4 ως 3.9% TW στην περιοχή της Καταλονίας κατά την κορύφωση της περιόδου αναπαραγωγής του είδους που είναι το καλοκαίρι (Tudela & Palomera 1995, 1997, Plounevez & Champalbert 2000). Επιπλέον, οι μελέτες για το γαύρο στις άλλες περιοχές της Μεσογείου έχουν καταδείξει την ύπαρξη ημερήσιας περιοδικότητας στην πρόσληψη τροφής παρόμοιας με εκείνη που καταγράφηκε για τη σαρδέλα και το γαύρο στην παρούσα μελέτη κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, δηλαδή πρόσληψη τροφής κατά τη διάρκεια της ημέρας, με μέγιστη ένταση κοντά στη δύση του ηλίου (Tudela & Palomera 1995, 1997, Plounevez & Champalbert 2000, Borme et al. 2009).

Παρά το σημαντικό ρόλο που διαδραματίζουν στο πελαγικό τροφικό πλέγμα τα ιχθύδια, η τροφική οικολογία τους και συγκεκριμένα η ημερήσια κατανάλωση τροφής έχουν μελετηθεί ελάχιστα παγκοσμίως. Ωστόσο, οι παρατηρούμενες τάσεις συγκλίνουν στο ότι τόσο στη σαρδέλα όσο και στο γαύρο, τα μικρότερου μεγέθους/ηλικίας ψάρια έχουν υψηλότερες ημερήσιες καταναλώσεις από τα ενήλικα, υπονοώντας πως κάτι τέτοιο μπορεί να σχετίζεται με τις υψηλότερες ενεργειακές απαιτήσεις των ιχθυδίων σε σχέση με τα ενήλικα. Αυτή η τάση έχει παρατηρηθεί σε συνθήκες αιχμαλωσίας για τη σαρδέλα (Pacific sardine, *Sardinops sagax*) στη Νότιο Αφρική, με τα ψάρια μικρότερης ηλικίας (ηλικίας 0+) να έχουν υψηλότερη ημερήσια κατανάλωση τροφής από τα μεγαλύτερα ψάρια (ηλικία 1+, 2+, 3+, 4+) (van der Lingen 1998). Παρόμοια αποτελέσματα έχουν βρεθεί για το είδος *Anchoa mitchilli* (bay anchovy) στις ΗΠΑ, με τα ιχθύδια να παρουσιάζουν έως 2.7 φορές μεγαλύτερη κατανάλωση από τα ενήλικα (Hartman et al. 2004).

Οι εκτιμηθείσες τιμές ημερήσιας κατανάλωσης τροφής επέδειξαν εποχική και ετήσια διακύμανση. Η ένταση πρόσληψης τροφής στη σαρδέλα έχει βρεθεί και σε άλλες μελέτες να έχει εποχική και ετήσια διακύμανση, όντας υψηλότερη όταν η παραγωγικότητα είναι υψηλή, ειδικά κατά τη διάρκεια της άνοιξης και του χειμώνα στα ανοικτά των πορτογαλικών ακτών στον Ατλαντικό (Garrido et al. 2008a). Στην παρούσα μελέτη, οι καταναλώσεις τροφής το καλοκαίρι ήταν χαμηλότερες από αυτές του επόμενου χειμώνα, όταν η συγκέντρωση της χλωροφύλλης α και η βιομάζα του ζωοπλαγκτού ήταν υψηλότερες. Παρά τις σημαντικές διαφορές στις μέσες τιμές βιομάζας ζωοπλαγκτού και της συγκέντρωσης χλωροφύλλης α μεταξύ των εποχών, οι ρυθμοί κατανάλωσης δε βρέθηκαν να συσχετίζονται σημαντικά ούτε με

τη βιομάζα του ζωοπλαγκτού ούτε με τη συγκέντρωση χλωροφύλλης. Η ημερήσια κατανάλωση τροφής είναι γνωστό ότι ποικίλει αναλόγως του τύπου της τροφής λόγω του ότι τα διαφορετικά είδη θηραμάτων επηρεάζουν το ρυθμό γαστρικής κένωσης (van der Lingen 1998). Στη σαρδέλα του Ειρηνικού (*Sardinops sagax*), οι εκτιμήσεις της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής από δεδομένα πεδίου κυμάνθηκαν από 0.99 έως 2.52 και από 2.97 έως 7.58% TW ανά ημέρα για ψάρια που κατανάλωναν ζωοπλαγκτόν και φυτοπλαγκτόν, αντίστοιχα (van der Lingen 1998). Για το ίδιο είδος σαρδέλας, αλλά για την περιοχή της Άπω Ανατολής και του Περού, οι εκτιμήσεις της ημερήσιας κατανάλωσης κυμάνθηκαν από 1.73 έως 5.18 και 2.31 έως 6,93% TW, αντίστοιχα. Σε εργαστηριακά πειράματα, η ημερήσια κατανάλωση σε σαρδέλες ηλικίας ενός έτους από την Άπω Ανατολή που τρέφονταν με βιομηχανική τροφή κυμάνθηκε από 1.06 έως 2.40% TW (Noguchi et al. 1990). Τέλος, χρησιμοποιώντας δεδομένα από ωτόλιθους (back-calculation), οι Watanabe και Saito (1998) εκτίμησαν ότι η ημερήσια απαίτηση σε άνθρακα, των ιχθυδίων σαρδέλας κυμαίνεται από 5.6 έως 9.6 mg C ανά ημέρα, η οποία, σύμφωνα με τους συντελεστές μετατροπής που χρησιμοποιούνται στη μελέτη, αντιστοιχούν σε ημερήσια κατανάλωση 3.52 και 5.68% TW για ψάρια ~0.83 και ~0.30 g ολικού βάρους, αντίστοιχα.

### **Ρυθμός γαστρικής κένωσης και παράγοντες που τον επηρεάζουν**

Υπολογισμοί του ρυθμού γαστρικής κένωσης σε γαύρους και σαρδέλες υπό ελεγχόμενες εργαστηριακές συνθήκες, έχουν πραγματοποιηθεί σπάνια, κυρίως λόγω των δυσκολιών διατήρησης των μικρών πελαγικών ψαριών σε δεξαμενές (Blaxter & Hunter 1982, Bernreuther et al. 2008; 2009). Στην παρούσα μελέτη, οι ρυθμοί γαστρικής κένωσης που χρησιμοποιήθηκαν για τον υπολογισμό της ημερήσιας κατανάλωσης ήταν οι μέγιστοι ρυθμοί γαστρικής κένωσης που παρατηρήθηκαν μεταξύ όλων των ζευγών διαδοχικών σύρσεων εντός το ίδιου ημερήσιου κύκλου για το κάθε είδος [για παρεμφερείς προσεγγίσεις βλ., π.χ. Boisclair & Leggett (1985) και Héroux & Magnan (1996)]. Η εκτίμηση του ρυθμού γαστρικής κένωσης στο πεδίο απαιτεί την πλήρωση ορισμένων προϋποθέσεων (π.χ. ότι τα ψάρια δεν τρέφονται κατά την περίοδο μείωσης της ποσότητας των στομαχικών περιεχομένων, ότι τα ψάρια έχουν την ίδια τροφική συμπεριφορά ή ότι οι θερμοκρασιακές συνθήκες δεν αλλάζουν μέσα στον 24ωρο ημερήσιο κύκλο (Bernreuther et al. 2008). Επιπλέον, ο ρυθμός γαστρικής κένωσης στα

ψάρια επηρεάζεται από μια πληθώρα παραγόντων, συμπεριλαμβανομένων του τύπου και του μεγέθους του θηράματος, του είδους της τροφής, του τύπου του θηρευτή και της θερμοκρασίας (Bromley 1994).

Στην παρούσα εργασία, ο αυξανόμενος βαθμός πέψης των θηραμάτων με την πάροδο της νύχτας δικαιολογούσε την επιλογή αυτής της περιόδου και τον χαρακτηρισμό της ως περίοδο μη λήψης τροφής και στα δύο είδη που εξετάστηκαν. Τα καλοκαίρια τα ψάρια έρχονταν αντιμέτωπα με ποικίλες θερμοκρασίες κατά τη διάρκεια του ημερήσιου κύκλου, λόγω της ημερήσιας κατακόρυφης μετανάστευσης και της θερμο-στρωμάτωσης του νερού. Συνεπώς, ο ρυθμός γαστρικής κένωσης που υπολογίστηκε κατά τη διάρκεια της περιόδου μη λήψης τροφής (νύχτα) για το κάθε είδος, όταν τα ψάρια βρίσκονται κοντά στην επιφάνεια της θάλασσας, θα μπορούσε να είναι υψηλότερος από το ρυθμό γαστρικής κένωσης κατά τη διάρκεια της ημέρας που τα ψάρια εντοπίζονται κάτω από το θερμοκλινές. Αυτό με τη σειρά του θα μπορούσε να οδηγήσει σε υπερεκτίμηση των ρυθμών κατανάλωσης τροφής το καλοκαίρι. Παρόμοια εκθετική αύξηση στο ρυθμό γαστρικής κένωσης με την αύξηση της θερμοκρασίας, σαν αυτή που καταγράφηκε στην παρούσα μελέτη, έχει παρατηρηθεί σε αρκετές πειραματικές μελέτες (π.χ. Elliott 1972, Bernreuther et al. 2008, 2009).

Για να ελεγχθεί το ποσοστό μείωσης του ρυθμού γαστρικής κένωσης, η σχέση που προέκυψε με τη θερμοκρασία, χρησιμοποιήθηκε για να επαναυπολογιστεί ο ρυθμός γαστρικής κένωσης στο βάθος που εντοπίζονταν τα ψάρια κατά τη διάρκεια της ημέρας το καλοκαίρι (δηλαδή κάτω από το θερμοκλινές). Οι μέσοι ρυθμοί γαστρικής κένωσης που προέκυψαν για τον Ιούλιο 2007 και τον Ιούλιο 2008 ήταν χαμηλότεροι κατά ~23 και ~34% για τα ιχθύδια και τα ενήλικα, αντίστοιχα. Χρησιμοποιώντας τις νέες αυτές τιμές στα μοντέλα υπολογισμού της ημερήσιας κατανάλωσης, οι εκτιμήσεις που προέκυψαν ήταν χαμηλότερες κατά ~15 και ~22% για τα ιχθύδια και τα ενήλικα, αντίστοιχα [μέσος όρος της κατανάλωσης (με βάση το μοντέλο  $C_{E-P}$ ) τον Ιούλιο 2007 και Ιούλιο 2008]. Ωστόσο, σε αρκετές μελέτες (Richter et al. 2002 και αναφορές εντός), έχει παρατηρηθεί ότι ο ρυθμός γαστρικής κένωσης είναι υψηλότερος κατά την περίοδο που τα ψάρια τρέφονται από ότι την περίοδο που δεν τρέφονται. Το αντίθετο, ωστόσο, έχει βρεθεί σε τουλάχιστον μια περίπτωση [ρέγγα (*Clupea harengus*), Bernreuther et al. (2008)]. Συνεπώς, ακόμα και αν ο ρυθμός γαστρικής κένωσης διορθωθεί για την επίδραση της θερμοκρασίας το καλοκαίρι την ημέρα, είναι πιθανό ότι μια αύξηση του ρυθμού γαστρικής κένωσης κατά την περίοδο που τα ψάρια τρέφονται θα μπορούσε να εξουδετερώσει την



αναμενόμενη μείωση στον R λόγω της χαμηλότερης θερμοκρασίας κάτω από το θερμοκλινές. Τέλος, στην παπαλίνα (*Sprattus sprattus*) το γενικό μοντέλο που περιγράφει τη σχέση μεταξύ R και θερμοκρασίας προβλέπει αρχικά αύξηση του R με τη θερμοκρασία, αλλά μετά από κάποια θερμοκρασία, ο R μειώνεται (Bernreuther et al. 2009). Αν αυτό το πρότυπο ισχύει και για το γαύρο και τη σαρδέλα όταν βρίσκονται πάνω από το θερμοκλινές, τότε ο R που εκτιμήθηκε κατά τη διάρκεια της νύχτας και χρησιμοποιήθηκε για τον υπολογισμό της ημερήσιας κατανάλωσης θα μπορούσε να είναι μια αρκετά ρεαλιστική τιμή.

Σχετικά με άλλους παράγοντες που επηρεάζουν τον R, η επίδραση του μεγέθους του ψαριού είναι αμφιλεγόμενη, καθώς σε κάποιες μελέτες δεν παρατηρήθηκε σημαντική επίδραση (π.χ. Persson 1979), ενώ αντίθετα σε άλλες, η επίδραση του μεγέθους ήταν σημαντική (π.χ. Temming & Herrmann 2001, Bernreuther et al. 2009). Ο τύπος του θηράματος είναι επίσης γνωστό ότι επηρεάζει τον R στο είδος *S. sagax*, με την κατανάλωση φυτοπλαγκτού να χαρακτηρίζεται από υψηλότερο R από ότι η κατανάλωση ζωοπλαγκτού (van der Lingen 1998). Αν αυτή η επίδραση ισχύει και για την Ευρωπαϊκή σαρδέλα, θα μπορούσε εν μέρει να δικαιολογήσει τον υψηλότερο R τον Φεβρουάριο του 2009 ( $0.139 \text{ h}^{-1}$ ) από το Δεκέμβριο του 2007 ( $0.101 \text{ h}^{-1}$ ). Παρά το ότι η θερμοκρασία ήταν σημαντικά χαμηλότερη το Φεβρουάριο του 2009 και ο R αναμενόταν να είναι χαμηλότερος από το Δεκέμβριο του 2007, η αριθμητική συνεισφορά του φυτοπλαγκτού στη διατροφή της σαρδέλας ήταν ~83% το Φεβρουάριο του 2009, ενώ το Δεκέμβριο του 2007, η αντίστοιχη συνεισφορά ήταν ~73%. Συνυπολογίζοντας τις προαναφερθείσες δυσκολίες ως προς την εκτίμηση του ρυθμού γαστρικής κένωσης από δεδομένα πεδίου, η προσέγγιση που χρησιμοποιήθηκε στην παρούσα μελέτη (δηλαδή του μέγιστου ρυθμού γαστρικής κένωσης, Boisclair & Leggett 1985, Héroux & Magnan 1996) και οι τιμές που εκτιμήθηκαν ήταν οι καταλληλότερες. Οι ρυθμοί γαστρικής κένωσης που έχουν εκτιμηθεί για άλλα κλουπεοειδή όπως η ρέγγα του Ατλαντικού (*Clupea harengus*), η σαρδέλα του Ειρηνικού (*Sardinops sagax*) και η παπαλίνα της Βαλτικής (*Sprattus sprattus*) κυμαίνονται από  $0.09$  έως  $0.56 \text{ h}^{-1}$  (Arrhenius & Hansson 1994, van der Lingen 1998, Darbyson et al. 2003, Bernreuther et al. 2008, 2009). Για το γαύρο, οι εκτιμήσεις του ρυθμού γαστρικής κένωσης που έχουν εκτιμηθεί στη Μεσόγειο ( $0.423 \pm 0.196$ ) κατά την αναπαραγωγική περίοδο του είδους (Tudela & Palomera 1995) είναι παραπλήσιοι με αυτούς που βρέθηκαν σε αυτή τη διατριβή ( $0.389 \pm 0.054$  και  $0.402 \pm 0.085$  τον Ιούλιο του 2007 και 2008 αντίστοιχα, Πίνακας 3.9). Υψηλότερος ρυθμός γαστρικής κένωσης ( $1.05 \text{ h}^{-1}$ ) έχει καταγραφεί σε πειράματα σε δεξαμενές

επάνω σε πλοίο στη Μαύρη Θάλασσα (Bulgakova 1993), ωστόσο η τιμή αυτή είναι εξαιρετικά υψηλή συγκρινόμενη με τιμές της βιβλιογραφίας για ψάρια γενικώς (Durbin et al. 1983, Worobec 1984, Brodeur & Pearcy 1987, Amundsen & Klemetsen 1988, Arrhenius & Hansson 1994, Tudela & Palomera 1995, παρούσα μελέτη) και πιθανότατα οφείλεται σε εσφαλμένη μεθοδολογία και έντονο στρεσάρισμα των ψαριών, στα οποία δε δόθηκε περίοδος εγκλιματισμού πριν πραγματοποιηθούν τα πειράματα. Ωστόσο, απευθείας συγκρίσεις των ρυθμών γαστρικής κένωσης για διαφορετικά είδη δεν έχει ιδιαίτερο νόημα λόγω της εξάρτησης του ρυθμού γαστρικής κένωσης από τη θερμοκρασία και τον τύπο τροφής (van der Lingen 1998) και από το αν ο R υπολογίζεται χρησιμοποιώντας το βάρος των στομαχικών περιεχομένων (DW) ή το δείκτη στομαχικής πληρότητα (SFI) (Héroux & Magnan 1996).

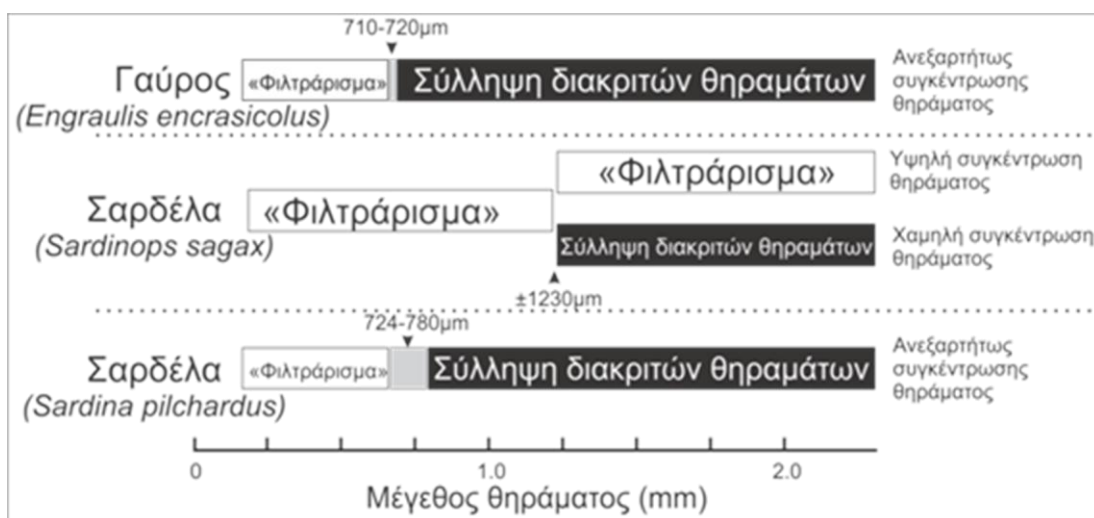
#### **4.4 Τρόποι πρόσληψης τροφής**

##### **Σαρδέλα**

Η σαρδέλα θεωρείται παγκοσμίως πλαγκτοφάγο ψάρι που «φιλτράρει» τη στήλη του νερού, με τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων της να αντικατοπτρίζει αρκετά καλά την σύνθεση της τοπικής πλαγκτικής βιοκοινότητας (π.χ. Garrido et al. 2008a, van der Lingen et al. 2009). Αυτό συμβαίνει κυρίως λόγω του μη επιλεκτικού μηχανισμού συγκράτησης θηραμάτων που διαθέτει, ο οποίος διαχωρίζει τα θηράματα με βάση το μέγεθός τους και όχι τον τύπο τους. Σε συνθήκες αιχμαλωσίας στα είδη *Sardinops sagax* (van der Lingen 1994) και *Sardina pilchardus* (Garrido et al. 2007a) έχει βρεθεί ότι οι σαρδέλες μπορούν να συγκρατούν ακόμα και νανοπλαγκτό, δηλαδή θηράματα <20 μm.

Αυτή τους η ικανότητα αποδίδεται στις πολυάριθμες βραγχιακές άκανθες, οι οποίες, σε συνδυασμό με τις μικροσκοπικές οδοντοειδείς προεξοχές που φύονται αμφίπλευρα, τοποθετημένες κατά μήκος των βραγχιακών ακανθών, εξοπλίζουν τις σαρδέλες με μια πολύ αποτελεσματική συσκευή διήθησης (Andreu 1969; King & Macleod 1976). Η ηθμοφαγία ωστόσο δεν αποτελεί το μόνο τρόπο πρόσληψης τροφής στη σαρδέλα. Στο είδος *S. sagax*, ο τρόπος πρόσληψης τροφής αλλάζει από ηθμοφαγία σε ατομική πρόσληψη θηραμάτων όταν το μέγεθος του θηράματος υπερβαίνει τα 1230μm (van der Lingen 1994) (Σχήμα 4.1). Αντίθετα,

στο είδος *S. pilchardus* στις πορτογαλικές ακτές του Ατλαντικού, η μεταβολή αυτή στον τρόπο πρόσληψης τροφής λαμβάνει χώρα σε μικρότερο μέγεθος (ηθμοφαγία για θηράματα <724 μm και particulate feeding για θηράματα >780 μm [Garrido et al. 2007a]). Πέρα από το μέγεθος του θηράματος, μια επιπλέον σημαντική διαφορά μεταξύ των δύο αυτών ειδών, όσον αφορά στα θηράματα μεγάλου μεγέθους, είναι ότι ο τρόπος πρόσληψης (feeding mode) επηρεάζεται από την αφθονία των θηραμάτων στο *S. sagax* (van der Lingen 1994), αλλά όχι στο είδος *S. pilchardus* (Garrido et al. 2007a).



**Σχήμα 4.1.** Σχηματικό διάγραμμα απεικόνισης του μεγέθους των θηραμάτων στο οποίο ο γαύρος (*E. encrasicolus*) και η σαρδέλα (*Sardinops sagax* και *Sardina pilchardus*) μεταβάλλει τον τρόπο σύλληψης της τροφής. Η γκρίζα ζώνη υποδεικνύει το μεταβατικό μέγεθος θηράματος από το «φιλτράρισμα» (ηθμοφαγία) στην ατομική σύλληψη.

Οι σαρδέλες στη Μεσόγειο Θάλασσα έχουν λιγότερες και καλύτερα διαχωρισμένες βραγχιακές άκανθες συγκρινόμενες με αυτές του Ατλαντικού (Andreu 1969). Η διαφοροποίηση αυτή εξηγείται από τον Andreu (1969) ως μια προσαρμογή στην υψηλότερη αφθονία πλαγκτού που εντοπίζεται στον Ατλαντικό η οποία ευνοεί την ηθμοφαγία, ενώ στις σαρδέλες της Μεσογείου, ευνοείται η σύλληψη διακριτών θηραμάτων (particulate feeding). Οι κατανομές συχνότητας των μεγεθών των θηραμάτων στο Βόρειο Αιγαίο φαίνεται να στηρίζουν την υπόθεση του Andreu. Οι δύο κορυφές στα ιστογράμματα συχνότητας των μεγεθών των θηραμάτων (με βάση τους αριθμούς των θηραμάτων) (Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8)

υποδεικνύουν ότι οι σαρδέλες είναι σε θέση τόσο να «φιλτράρουν» όσο και να συλλαμβάνουν ατομικά τα θηράματα τους. Η μια κορυφή στην κλάση 1-200 μm περιλαμβάνει μικρούς (φυτοπλαγκτό, μικροζωοπλαγκτό και ναυπλίους κωπηπόδων), ενώ οι κορυφές στις κλάσεις 800-1000 μm ή 1000-1200 μm (ανάλογα με την εποχή) περιλαμβάνει μεγαλύτερους οργανισμούς (π.χ. *A. clausi*, *T. stylifera* και *C. tyricus*). Ωστόσο, στις κατανομές συχνοτήτων των μεγεθών των θηραμάτων με βάση το περιεχόμενο των θηραμάτων σε άνθρακα, διαφάνηκε σαφώς ότι τα μικρότερα θηράματα είχαν μικρή συμβολή στο διατροφικό άνθρακα (κυρίως κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης), ενώ οι μεγαλύτεροι μεγέθους οργανισμοί, αν και σε χαμηλή αφθονία στο πεδίο, επιλέγονταν έντονα από τις σαρδέλες (Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.8) και ήταν υπεύθυνοι για το μεγαλύτερο μέρος του διατροφικού άνθρακα. Υποθέτοντας ότι η μεταβολή στον τρόπο σύλληψης των θηραμάτων (από ηθμοφαγία σε ατομική σύλληψη) λαμβάνει χώρα σε παραπλήσιο μέγεθος όπως για τη σαρδέλα του Ατλαντικού (Garrido et al. 2007a), τα μικρότερα θηράματα που βρέθηκαν στα στομάχια των ενήλικων ψαριών στην περιοχή μελέτης μας ήταν πιθανότατα προϊόν σύλληψης με ηθμοφαγία. Αντίθετα, για τη σύλληψη των μεγαλύτερων σε μέγεθος θηραμάτων είναι πιθανότερο ότι εφαρμόστηκε η ατομική σύλληψη (π.χ. μεγαλύτερου μεγέθους κωπήποδα και προνύμφες δεκαπόδων).

Αντίθετα από τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων της ενήλικης σαρδέλας που κυριαρχείται αριθμητικά από φυτοπλαγκτόν, τα ιχθύδια, τόσο του γένους *Sardina* όσο και του γένους *Sardinops*, θεωρούνται ζωοπλαγκτοφάγοι οργανισμοί (Louw et al. 1998, Watanabe & Saito 1998, παρούσα μελέτη). Στην παρούσα μελέτη, τα ιχθύδια κατανάλωναν ελάχιστα φυτοπλαγκτικά κύτταρα και σχεδόν αποκλειστικά μεσοζωοπλαγκτό. Η κύρια εξήγηση για αυτή την οντογενετική διατροφική αλλαγή οφείλεται στην ατελή ανάπτυξη της διηθητικής συσκευής στα ιχθύδια (Andreu 1969, King & Macleod 1976). Τόσο ο αριθμός όσο και η απόσταση που χωρίζει τις βραγχιακές άκανθες και τις οδοντοειδείς προεξοχές είναι συνάρτηση του μεγέθους του σώματος στην Ευρωπαϊκή σαρδέλα (*S. pilchardus*) (Andreu 1969). Όταν οι σαρδέλες φτάνουν το πρώτο έτος της ζωής τους, η διηθητική συσκευή θεωρείται πλήρως ανεπτυγμένη και ικανή να κατακρατήσει μικρού μεγέθους θηράματα (Andreu 1969).

Το είδος *S. pilchardus* παρουσιάζει επιλεκτικότητα ως προς τον τύπο των επιλεγόμενων θηραμάτων όταν χρησιμοποιεί τη μέθοδο ατομικής σύλληψης (Garrido et al. 2007a). Σε εργαστηριακά πειράματα σε συνθήκες αιχμαλωσίας στα οποία παρασχέθηκε ένα μείγμα καλλιεργημένων (δηλαδή όχι συλλεγμένων από το πεδίο) θηραμάτων, οι σαρδέλες τρέφονταν

κατά προτίμηση με αυγά ψαριών (Garrido et al. 2007a). Αντίθετα, στα ίδια πειράματα, όταν η τροφή αποτελείτο από μείγμα θηραμάτων συλλεγμένων από το πεδίο, οι σαρδέλες επέλεξαν τα κωπήποδα και τα δεκάποδα έναντι άλλων ζωοπλαγκτικών ομάδων (Garrido et al. 2007a). Στην περιοχή μελέτης μας, αν και ορισμένα θηράματα ήταν πολύ άφθονα στο πεδίο (π.χ. η ομάδα Clauso-Paracalanidae), στα στομάχια ανιχνεύθηκαν σε πολύ χαμηλούς αριθμούς και ως εκ τούτου οδήγησαν σε πολύ χαμηλούς δείκτες επιλεκτικότητας (Ivlev's Selectivity index). Το μέσο μέγεθος της ομάδας Clauso-Paracalanidae ( $721 \pm 135 \mu\text{m}$ ) υποδηλώνει ότι τα κωπήποδα αυτά θα μπορούσαν να καταναλώνονται είτε με ηθμοφαγία ή με ατομική σύλληψη (σύμφωνα με τα αποτελέσματα των Garrido et al. 2007a). Ως εκ τούτου, τα θηράματα αυτά θα αναμένονταν να βρίσκονται σε μεγάλες αφθονίες στα στομάχια. Μια πιθανή εξήγηση για την «αποφυγή» τους από τις σαρδέλες, θα μπορούσε να είναι ο τρόπος κολύμβησής. Το γένος *Clausocalanus* επί παραδείγματι, επιδεικνύει ιδιαίτερη κολυμβητική συμπεριφορά, η οποία περιλαμβάνει συνεχείς απότομες κινήσεις σε μικρές κυκλικές τροχιές (Mazzocchi & Paffenhofen 1999). Αυτή η στρατηγική κίνησης θεωρείται μοναδική μεταξύ των διαφόρων ειδών μικρών κωπηπόδων και θα μπορούσε να επεκτείνεται και στα υπόλοιπα είδη της ομάδας των Clauso-Paracalanidae. Αποτέλεσμα αυτού θα ήταν τα Clauso-Paracalanidae να είναι «μη προσβάσιμη» ή ενεργειακά κοστοβόρος λεία για τις σαρδέλες. Αντίθετα, η κολυμβητική συμπεριφορά των κωπηπόδων που εμφάνισαν υψηλές επιλεκτικότητες κατανάλωσης (π.χ., *A. clausi*, *T. stylifera* και *C. typicus*) είναι περισσότερο προβλέψιμη (π.χ., Tiselius & Jonnson 1990, Hwang & Turner 1995, van Duren & Videler 1995), καθιστώντας τα κωπήποδα αυτά κατά πάσα πιθανότητα θηράματα ευκολότερα στη σύλληψη και χειρισμό. Τέλος, άλλα κωπήποδα μικρότερου μεγέθους για τα οποία οι σαρδέλες επιδείκνυαν «προτίμηση» (π.χ., το κυκλωποειδές γένος *Oncaea*, καθώς και τα αρπακτικοειδή *M. rosea* και *E. acutifrons*), είναι γνωστά για την τάση τους να σχετίζονται με σωματιδιακό υλικό σε θρύμματα (detritus) και/ή ζελατινοειδές ζωοπλαγκτό (e.g. Green & Dagg 1997, Diaz et al. 2003) που θα μπορούσε να οδηγεί σε συναθροίσεις με άφθονα θηράματα για τις σαρδέλες, ειδικά αν αυτές επιλέγουν τη χρήση της ηθμοφαγίας ως τρόπο σύλληψης της τροφής στις συγκεκριμένες περιπτώσεις.

## Γαύρος

Για τον Ευρωπαϊκό γαύρο, οι πληροφορίες σχετικά με τον τρόπο πρόσληψης τροφής είναι περιορισμένες, δεδομένου ότι δεν έχουν πραγματοποιηθεί πειράματα σε συνθήκες αιχμαλωσίας στη Μεσόγειο. Ωστόσο, τέτοιου είδους πειράματα έχουν πραγματοποιηθεί στη Νότια Αφρική στο είδος *Engraulis capensis*, του οποίου η συστηματική κατάταξη αναθεωρήθηκε και πλέον θεωρείται ταυτόσημο γενετικά με το είδος *Engraulis encrasicolus* (Grant and Bowen 1998). Σύμφωνα με αυτές τις μελέτες, ο γαύρος χρησιμοποιεί την ατομική πρόσληψη ως τον κύριο τρόπο σύλληψης θηραμάτων (James 1987), ωστόσο, έχει τη δυνατότητα να «φιλτράρει» όπως και η σαρδέλα (James & Findlay 1989). Συγκεκριμένα, ο γαύρος μεταβάλλει τον τρόπο πρόσληψης τροφής από ατομική πρόσληψη σε ηθμοφαγία όταν τα θηράματα είναι <710-720 μm (James & Findlay 1989). Το ελάχιστο μέγεθος που ο γαύρος μπορεί να συγκρατήσει είναι μεταξύ 200 και 250 μm, πράγμα που σημαίνει ότι ένα μεγάλο τμήμα του φυτοπλαγκτού δεν είναι διαθέσιμο για το ψάρι. Οι μορφολογικές μελέτες των βραγχιακών ακανθών του γαύρου, τόσο στη Νότιο Αφρική (King & Macleod 1976) όσο και στη Μεσόγειο (Andreu 1969), συμφωνούν στο ότι οι αποστάσεις μεταξύ των ακανθών είναι μεγαλύτερες από της σαρδέλας και στο ότι ο αριθμός τους μένει σταθερός με την αύξηση του σώματος του ψαριού, αντίθετα από ότι συμβαίνει στη σαρδέλα (που ο αριθμός αυξάνει συνεχώς). Αποτέλεσμα αυτής της μορφολογίας είναι ο γαύρος να είναι καλύτερα προσαρμοσμένος στην ατομική σύλληψη θηραμάτων από ότι στην ηθμοφαγία. Ένας άλλος λόγος είναι η ενέργεια που προσλαμβάνεται από το κάθε είδος εφαρμόζοντας την κάθε μια από τις δύο διαθέσιμες στρατηγικές πρόσληψης τροφής. Συγκεκριμένα, ο γαύρος έχει μικρότερο ενεργειακό κόστος από τη σαρδέλα όταν χρησιμοποιεί την ατομική πρόσληψη τροφής (James & Probyn 1989), ενώ αντίθετα η σαρδέλα ελαχιστοποιεί τις απώλειες ενέργειας χρησιμοποιώντας την ηθμοφαγία (van der Linggen 1995).

Στη Μεσόγειο, ο γαύρος χρησιμοποιεί πιθανότατα και τους δύο τρόπους πρόσληψης τροφής, όπως προκύπτει από τις συνθέσεις των στομαχικών περιεχομένων από δείγματα πεδίου, που δείχνουν ότι στη διατροφή του είδους συμμετέχουν τόσο μικρού μεγέθους κωπήποδα όσο και μεγάλα θηράματα όπως οι προνύμφες δεκαπόδων. Τα αποτελέσματα της παρούσας διατριβής σχετικά με τα μεγέθη θηραμάτων δείχνουν ότι όντως ο γαύρος επέλεγε μεγαλύτερα θηράματα, και συγκεκριμένα, ήταν αυτά που συνέβαλαν τα μέγιστα στο

διατροφικό άνθρακα (Πίνακας 2.14, Σχήματα 3.13 και 3.18). Ωστόσο, στη Μαύρη Θάλασσα, το είδος έχει βρεθεί να καταναλώνει σημαντικές ποσότητες φυτοπλαγκτού (Bulgakova 1993), γεγονός που πιθανώς σχετίζεται με τις πολύ υψηλές συγκεντρώσεις φυτοπλαγκτονικών κυττάρων, τα οποία είναι πιθανότατα και μεγαλύτερα σε μέγεθος, λόγω της χαμηλότερης θερμοκρασίας και των αυξημένων θρεπτικών. Έτσι, η ηθμοφαγία για το γαύρο της Μαύρης Θάλασσας είναι πιθανότατα πιο αποδοτικός τρόπος πρόσληψης τροφής.

#### **4.5 Θηράματα και σημασία τους στη διατροφή**

Η σημασία του ζωοπλαγκτού και συγκεκριμένα των κωπηπόδων στη διατροφή της σαρδέλας και του γαύρου έχει τονιστεί σε πληθώρα μελετών, τόσο σε περιοχές αναβλύσεων όσο και περιοχές χωρίς αναβλύσεις (π.χ. Tudela & Palomera 1995, 1997, Plounevez & Champalbert 2000, van der Lingen 2002, Garrido et al. 2008a, Borme et al. 2009, Espinoza et al. 2009, παρούσα μελέτη).

Στη σαρδέλα, καλανοειδή κωπήποδα των γενών *Acartia*, *Temora* και *Centropages* συνιστούν την κύρια πηγή του διατροφικού άνθρακα ενώ μικρότερη συνεισφορά έχουν και τα κυκλωποειδή (π.χ. *Oncaea* spp.) και αρπακτικοειδή (π.χ. *Euterpina acutifrons*) κωπήποδα (Cunha et al. 2005, Garrido et al. 2008a). Συμμετοχή στο διατροφικό άνθρακα της σαρδέλας (*S. pilchardus*) έχουν κι άλλες ζωοπλαγκτικές ομάδες (π.χ. οι προνύμφες δεκαπόδων, γαστεροπόδων και θυσανόποδων) τόσο στον Ατλαντικό (Garrido et al. 2008a) όσο και στη Μεσόγειο (παρούσα μελέτη). Ωστόσο, στη δυτική Μεσόγειο και στις παρακείμενες περιοχές των πορτογαλικών ακτών του Ατλαντικού, η συνεισφορά σε άνθρακα των κλαδοκεραιωτών και των κωπηλατών θεωρείται αμελητέα (Massuti & Oliver 1948, Varela et al. 1990, Garrido et al. 2008a), κάτι που έρχεται σε αντίθεση με τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης στην ανατολική Μεσόγειο. Επιπλέον, ενώ στον Ατλαντικό τα αυγά ψαριών συμμετείχαν στη διατροφή της σαρδέλας σε ετήσια βάση από 17.4 έως 30% σε όρους συνεισφοράς σε άνθρακα, στα δείγματα μας δεν εντοπίστηκαν καθόλου. Η προτίμηση για ζωοπλαγκτό έχει επιβεβαιωθεί και με μελέτες σταθερών ισοτόπων (stable isotopes) οι οποίες καταδεικνύουν πως η μεγαλύτερη ποσότητα αζώτου που υπάρχει στις δομικές πρωτεΐνες των μυών σε ενήλικες

σαρδέλες προέρχονται από την αφομοίωση ζωοπλαγκτού, ενώ μόνο μια μικρή ποσότητα θα μπορούσε να έχει προέλευση το φυτοπλαγκτό (Bode et al. 2004).

Η συμβολή του φυτοπλαγκτού στο διατροφικό άνθρακα των ενθλίκων ατόμων σαρδέλας στο Βόρειο Αιγαίο ήταν ασήμαντη (πάντα <3% σε όλα τα δείγματα που εξετάστηκαν), παρά το γεγονός ότι αριθμητικά ήταν η κύρια κατηγορία θηράματος. Οι ενθλίκες σαρδέλες παγκοσμίως καταναλώνουν μεγάλους αριθμούς φυτοπλαγκτονικών κυττάρων (van der Lingen et al. 2009) γεγονός που οδήγησε στο παρελθόν στο χαρακτηρισμό τους ως φυτοπλαγκτοφάγους οργανισμούς (π.χ., King & MacLeod 1976). Το συμπέρασμα αυτό όμως ήταν λανθασμένο και προέκυψε από τη χρήση αριθμητικών δεδομένων ή δεδομένων συχνότητας εμφάνισης, τα οποία μεροληπτούν υπέρ των μικρών και πολύ άφθονων θηραμάτων (James 1987). Η άποψη περί φυτοφαγίας άλλαξε δραματικά όταν λήφθηκε υπόψη η περιεκτικότητα των θηραμάτων σε άνθρακα, αποκαλύπτοντας τον κυρίαρχο ρόλο του ζωοπλαγκτού στη διατροφή της σαρδέλας (van der Lingen 2002, Garrido et al. 2008a, Espinoza et al. 2009). Παρόλα αυτά, η συνεισφορά του φυτοπλαγκτού έχει υπολογιστεί ότι φτάνει το 19% της μέσης ετήσιας συνεισφοράς σε άνθρακα για την ευρωπαϊκή σαρδέλα (*S. pilchardus*) στις πορτογαλικές ακτές (Garrido et al. 2008a). Η διαφορά στη συνεισφορά του φυτοπλαγκτού σαν ποσοστό άνθρακα (C%) μεταξύ των δύο περιοχών, δηλαδή, του Βορείου Αιγαίου και των πορτογαλικών ακτών, θα μπορούσε να εξηγηθεί από τον πολύ μικρότερο αριθμό θηραμάτων στα στομάχια της σαρδέλας στο Β. Αιγαίο (μέγιστος αριθμός θηραμάτων = 3334) σε σύγκριση με την Πορτογαλία (μέγιστος αριθμός =  $\sim 7,5 \times 10^6$ ).

Ο ρόλος του φυτοπλαγκτού στη διατροφή σαρδέλας παραμένει μάλλον ασαφής. Έχει διατυπωθεί η άποψη ότι το φυτοπλαγκτόν αποτελεί την κύρια πηγή λιπιδίων (συμπεριλαμβανομένων των πολυ-ακόρεστων λιπαρών οξέων) για την Ευρωπαϊκή σαρδέλα (*S. pilchardus*) (Garrido et al. 2007b, 2008b). Επιπλέον, η πλούσια σε φυτοπλαγκτό διατροφή της σαρδέλας (σε αντίθεση με το γαύρο) μπορεί να σχετίζεται με τη μεγαλύτερη ικανότητά της να αφομοιώνει τους υδατάνθρακες (van der Lingen 1995). Τέλος, έχει προταθεί ότι η σαρδέλα ενεργεί ως εν δυνάμει φορέας τοξινών προς ανώτερα τροφικά επίπεδα λόγω της κατανάλωσης μεγάλων ποσοτήτων διατόμων που παράγουν τοξίνες (*Pseudo-nitzschia*) και/ή δινομαστιγωτών (*Dinophysis*) (Costa & Garrido 2004, Garrido et al. 2008a). Οι αριθμοί των διατόμων και δινομαστιγωτών που παράγουν τοξίνες ήταν πολύ χαμηλοί στα δείγματα στομαχιών της παρούσας μελέτης σε σύγκριση με την Ιβηρική σαρδέλα (Garrido et al. 2008a), ως εκ τούτου, η



μεσολάβηση της σαρδέλας στη μεταφορά τοξινών στα ανώτερα τροφικά επίπεδα είναι μάλλον απίθανη στο Αιγαίο Πέλαγος.

Στο γούρο, δεν εντοπίστηκε φυτοπλαγκτό παρά μόνο σε ελάχιστες ποσότητες. (ελάχιστα κύτταρα στο σύνολο των δειγμάτων που αναλύθηκαν). Η κατανάλωση φυτοπλαγκτού μπορούσε δηλαδή να αποδοθεί σε τυχαία κατάποση. Ελάχιστη κατανάλωση φυτοπλαγκτού έχει παρατηρηθεί και στις υπόλοιπες μελέτες της διατροφής του είδους στη Μεσόγειο (Tudela & Palomera 1997, Plounevez & Champalbert 2000, Bacha et al. 2009, Borme et al. 2009). Στη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων του ενήλικου γούρου κυριαρχούν τα καλανοειδή κωπήποδα των γενών *Centropages* και *Temora* (Tudela & Palomera 1997, παρούσα μελέτη). Μικρά κυκλοποειδή κωπήποδα των γενών *Oncaea*, *Oithona* και *Corycaeus*, καθώς και μικρά καλανοειδή κωπήποδα των γενών *Clausocalanus*, *Pseudocalanus*, και *Paracalanus* επίσης εμφανίζονται συχνά στο περιεχόμενο των στομαχιών του γούρου (Plounevez & Champalbert 2000, Borme et al. 2009). Σποραδικά, και άλλα είδη έχουν συνεισφέρουν στη δίαιτα (π.χ. *Candacia armata* και *Microsetella rosea*). Στην παρούσα διατριβή, σημαντική ήταν η συνεισφορά και του είδους *Acartia clausi*. Σημαντική (ιδιαίτερα τις θερινές δειγματοληπτικές περιόδους) ήταν κι η συνεισφορά άλλων ζωοπλαγκτικών ομάδων (π.χ. κλαδοκεραιωτά, προνύμφες ελασματοβραγχίων, γαστεροπόδων και δεκαπόδων) όπως έχει παρατηρηθεί και στις άλλες μελέτες για το είδος στη Μεσόγειο (Tudela & Palomera 1997, Plounevez & Champalbert 2000, Bacha et al. 2009, Borme et al. 2009). Μεγάλα θηράματα, όπως προνύμφες ψαριών και δεκαπόδων, ευφασεώδη και μεγαλύτερα κωπήποδα (*Candacia* spp., *Temora* spp., *Centropages* spp.) συχνά κυριαρχούν στα στομάχια των ενηλίκων σε όρους βιο-όγκου ή άνθρακα (Plounevez & Champalbert 2000). Αυγά ψαριών δεν εντοπίστηκαν στην παρούσα μελέτη, ούτε στην περίπτωση του γούρου και γενικότερα δεν έχουν καταγραφεί σαν θήραμα στη Μεσόγειο (Tudela & Palomera 1997, Plounevez & Champalbert 2000, Bacha et al. 2009, Borme et al. 2009). Τέλος, δεν έχει καταγραφεί κανιβαλισμός σε αυγά από τα ενήλικα άτομα, σε αντίθεση με άλλες περιοχές (π.χ. Βισκαϊκός Κόλπος, Plounevez & Champalbert 1999).

Οι πληροφορίες σχετικά με τη διατροφή του γούρου και της σαρδέλας καταλήγουν στο ότι και τα δύο είδη μοιράζονται κοινούς τροφικούς πόρους. Αυτό συμβαίνει αφενός γιατί τα ψάρια και των δύο ειδών είναι χωρικά κατανεμημένα στην ίδια γεωγραφική περιοχή και αφετέρου γιατί τα είδη πλαγκτού που καταγράφονται στη δίαιτά τους είναι σχεδόν τα ίδια.

Αυτό έχει σαν αποτέλεσμα, οι εκτιμήσεις του τροφικού επιπέδου με τη χρήση είτε των θηραμάτων (Froese & Pauly 2006) ή μέσω της περιεκτικότητας των μυών σε σταθερά ισότοπα (Bode et al. 2004) να είναι εντυπωσιακά παρόμοιες για τα δύο είδη. Ωστόσο, η ιδιαίτερη μορφολογία της διηθητικής συσκευής των δύο ειδών (και κυρίως της σαρδέλας), αποτελεί ένα μηχανισμό αποφυγής του ανταγωνισμού μεταξύ των δύο ειδών, λόγω του διαχωρισμού των τροφικών πόρων με βάση το μέγεθός τους.

#### **4.6 Τροφική οικολογία και περιβαλλοντικές συνθήκες**

##### **Ημερήσια κατανάλωση σε σχέση με τη διαθεσιμότητα της τροφής**

Ένα από τα πιο ενδιαφέροντα ευρήματα της παρούσας μελέτης ήταν η θετική συσχέτιση μεταξύ της κατανάλωσης και του δείκτη της κατά κεφαλήν διαθεσιμότητας τροφής, δηλαδή του λόγου της βιομάζας του μεσοζωοπλαγκτού προς τις συλλήψεις ψαριών ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας. Η σχέση αυτή αποτελεί ένδειξη πυκνο-εξάρτησης της κατανάλωσης τροφής, δηλαδή όταν η κατά κεφαλή διαθεσιμότητα τροφής αυξάνεται, η ημερήσια κατανάλωση τροφής είναι υψηλότερη. Πυκνο-εξαρτώμενες αποκρίσεις αναγνωρίζονται ολοένα και περισσότερο στα μικρά πελαγικά ψάρια και περιλαμβάνουν την εξάπλωση ή συρρίκνωση των ενδαιτημάτων (π.χ. Somarakis et al. 2004b, Barange et al. 2009) και μεταβολές της ευρωστίας, του βάρους των γονάδων και του μήκους πρώτης γεννητικής ωρίμανσης (van der Lingen et al. 2006, Silva et al. 2006). Στο Αιγαίο Πέλαγος, η ημερήσια ειδική γονιμότητα (daily specific fecundity) του γαύρου είναι ισχυρά και θετικά σχετιζόμενη με την αναλογία βιομάζας μεσοζωοπλαγκτού προς βιομάζα των ψαριών (Somarakis et al. 2011). Η σχέση μεταξύ της κατά κεφαλήν διαθεσιμότητας τροφής και της ημερήσιας κατανάλωσης τροφής καταδεικνύεται για πρώτη φορά από την παρούσα μελέτη. Η σημασία μιας τέτοιας σχέσης είναι μεγάλη, ιδιαίτερα όσον αφορά στα βιοενεργητικά μοντέλα ψαριών, τα συνδεδεμένα με βιογεωχημικά μοντέλα, στα οποία η κατανάλωση των μικρών πελαγικών ψαριών θεωρείται απλή συνάρτηση της πυκνότητας των θηραμάτων (π.χ. Politikos et al. 2011), χωρίς να λαμβάνονται υπόψη τυχόν φαινόμενα πυκνο-εξάρτησης που ελέγχουν την κατανάλωση τροφής.

## Απόκριση της σαρδέλας και του γαύρου στις αλλαγές του πλαγκτικού τροφικού πλέγματος

Οι ολιγοτροφικές συνθήκες που επικρατούν στην ανατολική Μεσόγειο ήταν εμφανείς και στην παράκτια περιοχή της παρούσας μελέτης, ιδιαίτερα κατά τις περιόδους θερμοστρωμάτωσης (Ιούλιος), όταν καταγράφηκαν πολύ χαμηλές τιμές Chla ( $<0.2 \mu\text{g l}^{-1}$ ) (Σχήμα 3.14). Κατά τις περιόδους αυτές, υπήρχαν ενδείξεις ότι το τροφικό πλέγμα βασιζόταν κυρίως σε μικροβιακές διαδικασίες, δηλαδή κυριαρχούσαν μικρά αυτότροφα κύτταρα (όπως διαφάνηκε από τον περιεχόμενο σε αυτά άνθρακα, Σχήμα 3.13) και επίσης η αφθονία του ετερότροφου κλάσματος της πικο- και νανοπλαγκτικής βιομάζας ήταν υψηλότερη σε σχέση με το αυτότροφο κλάσμα (Παράρτημα II, Σχήμα Σ5). Μπορεί να υποθεθεί ότι η επικράτηση των μικρών αυτότροφων κυττάρων στη διάρκεια των περιόδων θερμοστρωμάτωσης είχε προκληθεί από το συνδυασμό των υψηλών θερμοκρασιών και/ή της μειωμένης θηρευτικής πίεσης που εξασκείτο από τα βλεφαριδωτά, των οποίων η αφθονία ήταν χαμηλή σε αυτές τις περιόδους (Σχήμα 3.14). Η υψηλή θερμοκρασία έχει βρεθεί να επιδρά θετικά στην αφθονία του πικοπλαγκτού (Agawin et al. 2000), ενώ επίσης τα βλεφαριδωτά είναι αποτελεσματικοί θηρευτές του πικο- και νανοπλαγκτού (Rassoulzadegan et al. 1988) διοχετεύοντας ενέργεια προς τα υψηλότερα τροφικά επίπεδα (Pierce and Turner 1992). Οι χαμηλές αφθονίες των βλεφαριδωτών μπορεί να είναι αποτέλεσμα της ισχυρής θηρευτικής πίεσης από τα κωπήποδα. Τα βλεφαριδωτά αποτελούν σημαντικό κομμάτι της διατροφής των κωπήποδων όταν οι συγκεντρώσεις του φυτοπλαγκτού είναι χαμηλές (Calbet & Saiz 2005). Είναι γνωστό ότι τα μικρότερα κωπήποδα (π.χ. Clauso-Paracalanidae), που στην παρούσα μελέτη ήταν αφθονότερα κατά τις περιόδους θερμοστρωμάτωσης, εκμεταλλεύονται πολύ αποτελεσματικά τις ομάδες του μικροβιακού τροφικού πλέγματος (Turner 2004). Περαιτέρω στοιχεία που στηρίζουν την παραπάνω υπόθεση αποτελούν οι υψηλές αφθονίες των κλαδοκεραιωτών και των κωπηλατών τα καλοκαίρια, που είναι επίσης γνωστό ότι εκμεταλλεύονται πολύ αποτελεσματικά το πικο- και νανοπλαγκτό μέσω ηθμοφαγίας (π.χ. Katechakis et al. 2004, Sommer & Sommer 2006). Για να αντισταθμίσουν τις χαμηλές αφθονίες των ενεργειακά πλούσιων κωπήποδων (σχετικά μεγάλου μεγέθους) κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, τα ψάρια διεύρυναν τον τροφικό τους θώκο μέσω της πρόσληψης μεγαλύτερης ποικιλίας θηραμάτων (π.χ. κλαδοκεραιωτά, κωπηλάτες και προνύμφες θυσανόποδων και γαστεροπόδων), τα οποία ήταν και ευκολότερο να

συλληφθούν μέσω της ηθμοφαγίας (κρίνοντας από το μέγεθος των οργανισμών αυτών) (van der Lingen 1995). Η ηθμοφαγία συναθροίσεων κωπηλατών, που αναπαράγονται κοντά στην επιφάνεια, έχει προταθεί ως εναλλακτικός τρόπος πρόσληψης ενέργειας και για ένα άλλο μικρό πελαγικό ψάρι, το γαύρο του Περού (Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*) (Capitanio et al. 2005).

Αντίθετα, το Φεβρουάριο του 2009 (όψιμη φάση της περιόδου ανάμειξης της υδάτινης στήλης), ο άνθρακας των αυτότροφων κυττάρων μεγέθους  $> 20 \mu\text{m}$  ( $\sim 300 \text{ mg C m}^{-3}$ ) ήταν περίπου 60 φορές υψηλότερος από τον άνθρακα των μικρότερων αυτότροφων, λόγω των υψηλών αφθονιών των διατόμων και των αυτότροφων δινομαστιγωτών (Σχήμα 3.14). Αυτό ήταν ένδειξη επικράτησης της «κλασσικής» τροφικής αλυσίδα, σύμφωνα με την οποία, τα μεγαλύτερου μεγέθους κωπήποδα μεσολαβούν άμεσα μεταξύ των διατόμων και των πλαγκτοφάγων ψαριών (Cushing 1978). Η μεγάλη αφθονία των σχετικά μεγάλων σε μέγεθος ( $>1 \text{ mm}$  ολικό μήκος) ατόμων του γένους *Centropages* ( $\sim 30\%$  της συνολικής αφθονίας μεσοζωοπλαγκτού, βλ. Παράρτημα II, Σχήμα. Σ4) σε αυτή τη συγκεκριμένη περίοδο φαίνεται να συμφωνεί με την υπόθεση αυτή. Επιπλέον, η μεγαλύτερη αφθονία των βλεφαριδιωτών κατά την ίδια περίοδο, θα μπορούσε να αποδοθεί σε πιθανή μείωση της θηρευτικής πίεσης που ασκείται σ' αυτά από τα κωπήποδα, καθώς η συμβολή των βλεφαριδιωτών στην διατροφή των κωπηπόδων είναι κατά πολύ χαμηλότερη όταν η βιομάζα του φυτοπλαγκτού είναι υψηλή ( $>50 \text{ mg C m}^{-3}$ ) (Calbet & Saiz, 2005). Η διατροφή των ψαριών το Φεβρουάριο 2009 περιελάμβανε κυρίως τα μεγαλύτερου μεγέθους καλανοειδή κωπήποδα του γένους *Centropages* (75% C), με μικρότερη συμβολή από την ομάδα Clauso-Paracalanidae ( $\sim 9\%$  C). Η κατανάλωση της τελευταίας ομάδας θα μπορούσε να είναι αποτέλεσμα διήθησης κατά τη διάρκεια της νύχτας, δεδομένου ότι η στομαχική πληρότητα παρέμενε υψηλή κατά τις πρώτες ώρες της νύχτας.

Τέλος, το Δεκέμβριο του 2007 (αρχική φάση της περιόδου ανάμειξης της υδάτινης στήλης), η κατάσταση ήταν ενδιάμεση, μεταξύ αυτών που περιγράφηκαν προηγουμένως για τον Ιούλιο και τον Φεβρουάριο, όπως φάνηκε από τις υψηλές τιμές Chla, τις παρόμοιες τιμές άνθρακα των μικρών και των μεγάλων αυτότροφων κυττάρων και την επικράτηση του αυτότροφου κλάσματος πικο- και νανοπλαγκτού σε σχέση με το ετερότροφο κλάσμα (Σχήμα 3.13). Το Δεκέμβριο του 2007, ελάμβανε χώρα μια μετάβαση από τις άκρως ολιγοτροφικές συνθήκες της περιόδου θερμο-στρωμάτωσης προς την «κλασσική» τροφική αλυσίδα. Και τα δύο τροφικά μονοπάτια, «κλασσικό» και «μικροβιακό», φάνηκε να λειτουργούν παράλληλα,

προφανώς λόγω του ότι η στήλη είχε αναμειχθεί, αλλά οι θερμοκρασία ήταν ακόμα σχετικά υψηλή. Το μικροβιακό τροφικό πλέγμα ήταν σε θέση να στηρίζει τις υψηλές αφθονίες που καταγράφηκαν για τα βλεφαριδωτά, τους κωπήλατες, τα κλαδοκεραιωτά καθώς και τα μικρού μεγέθους κωπήποδα. Την ίδια περίοδο, η «κλασσική» τροφική αλυσίδα ήταν ικανή να υποστηρίξει τα μεγαλύτερου μεγέθους κωπήποδα (π.χ. *C. typicus*, *T. stylifera* και *Calanus* spp.) τα οποία είχαν υψηλές αφθονίες (σε σύγκριση με τον Ιούλιο, βλ. Παράρτημα II, Σχήμα Σ6). Ωστόσο, παρά τα πολλαπλά τροφικά μονοπάτια, τόσο ο γαύρος όσο και η σαρδέλα προσλάμβαναν το μεγαλύτερο μέρος των απαιτήσεων τους σε άνθρακα από τα πλούσια σε ενέργεια, μεγαλύτερου μεγέθους θηράματα, όπως τα *C. typicus*, *Calanus* spp. και *Candacia* spp., πιθανότατα μέσω της διακριτής σύλληψης των θηραμάτων αυτών.

Συνοψίζοντας, οι αλλαγές που παρατηρήθηκαν στο τροφικό πλέγμα (επικράτηση των αυτότροφων κυττάρων μικρού μεγέθους έναντι των μεγάλων φυτοπλαγκτονικών κυττάρων (π.χ. διάτομα) φάνηκε να ελέγχουν το μέσο μέγεθος του μεσοζωοπλαγκτού όπως υπονοεί η σχέση μεταξύ τους (Σχήμα 3.20Α). Η μεταβολή αυτή του μέσου μεγέθους του μεσοζωοπλαγκτού απεικονίστηκε και στη διατροφή των ψαριών (Σχήμα 3.19Β, Γ). Ακόμη και στις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (Σχήμα 3.19), τα ψάρια είχαν την τάση να επιλέγουν τα μεγαλύτερα από τα διαθέσιμα/καταλληλότερα θηράματα. Η ισχυρή αρνητική σχέση μεταξύ του δείκτη ποικιλότητας ( $H'$ ) των θηραμάτων στα στομάχια της σαρδέλας και το μέσο μέγεθος των αντίστοιχων θηραμάτων (Σχήμα 3.20Δ), δείχνει ότι η ηθμοφαγία στο είδος αυτό χρησιμοποιείται περισσότερο (μεγαλύτερη ποικιλία θηραμάτων) σε σχέση με την ατομική σύλληψη θηραμάτων (επιλεκτική διατροφή που οδηγεί σε χαμηλότερες τιμές ποικιλότητας θηραμάτων) όταν τα μεγαλύτερου μεγέθους θηράματα είναι λιγότερο διαθέσιμα (π.χ., περιόδους θερμο-στρωμάτωσης). Όπως έχει παρατηρηθεί και σε άλλες περιοχές του κόσμου (van der Lingen et al. 2009), η σαρδέλα στην ολιγοτροφική Μεσόγειο παρουσιάζει υψηλή πλαστικότητα και ευελιξία στην τροφική συμπεριφορά της, πράγμα που επιτρέπει την αξιοποίηση ευρέως φάσματος μεγεθών θηραμάτων.

#### **4.7 Μελλοντικές προοπτικές**

Οι πληροφορίες που εξάγονται από αυτή και παρόμοιες μελέτες είναι ιδιαίτερα χρήσιμες για τις λεγόμενες “end-to-end” προσεγγίσεις μοντελοποίησης του οικοσυστήματος, ειδικά όσον αφορά στην παραμετροποίηση των αλληλεπιδράσεων του πλαγκτού με τα ψάρια (Rose et al. 2010). Οι προσεγγίσεις “end-to-end” περιλαμβάνουν όλα τα συστατικά μέρη του πελαγικού οικοσυστήματος, αβιοτικά και βιοτικά, εκτεινόμενα από τα βακτήρια έως τα ψάρια (π.χ. Politikos et al. 2011). Η κατά μέγεθος σύσταση της διατροφής (π.χ. Πίνακες 3.7, 3.14) μπορεί να συμπεριληφθεί σε τέτοιου είδους μοντέλα, για να αποτυπωθεί με μεγαλύτερη επάρκεια η κατανάλωση πλαγκτού από τα μικρά πελαγικά ψάρια και να συνδεθούν ακριβέστερα τα χαμηλότερα τροφικά επίπεδα με τα βιοενεργειακά μοντέλα των ψαριών. Οι μελλοντικές μελέτες διατροφής για τα μικρά πελαγικά ψάρια της Μεσογείου πρέπει να συμπεριλάβουν ελεγχόμενα πειράματα υπό συνθήκες αιχμαλωσίας για να (α) επαληθευτεί ότι διαθέτουν και χρησιμοποιούν δύο τρόπους σύλληψης θηραμάτων (feeding modes), (β) να προσδιοριστεί το ακριβές μέγεθος θηράματος στο οποίο λαμβάνει χώρα η αλλαγή μεταξύ των δύο τρόπων σύλληψης και (γ) να εξεταστεί εάν η πυκνότητα του θηράματος καθορίζει τον τρόπο σύλληψης.

## 5. Συμπεράσματα

- Τα μικρά πελαγικά ψάρια στο Β. Αιγαίο επέδειξαν ημερήσια περιοδικότητα στην πρόσληψη τροφής. Το ημερήσιο πρότυπο διακύμανσης του βάρους των στομαχικών περιεχομένων ήταν κοινό σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο, ανεξάρτητα είδους (γαύρος-σαρδέλα) ή οντογενετικού σταδίου (ιχθύδια-ενήλικα). Η μέγιστη ένταση πρόσληψης τροφής σχετιζόταν με την άνοδο των ψαριών στα επιφανειακά στρώματα που λαμβάνει χώρα λίγο πριν το σούρουπο. Κατά τις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (καλοκαίρια) η πρόσληψη τροφής σταματούσε κατά τη διάρκεια της νύχτας, που τα ψάρια βρίσκονται πάνω από το θερμοκλινές. Κατά τις περιόδους ανάμειξης (χειμώνες), η κατανάλωση τροφής ήταν υψηλή μέχρι και τις πρώτες μεταμεσονύκτιες ώρες. Η ημερήσια κατανάλωση τροφής για την ενήλικη σαρδέλα κυμάνθηκε από 2.02 - 3.67% του σωματικού βάρους (TW), ενώ του ενήλικου γαύρου, από 1.50 - 4.30% TW. Η ημερήσια κατανάλωση ήταν υψηλότερη στα ιχθύδια σε σχέση με τα ενήλικα.
- Ο ρυθμός γαστρικής κένωσης μειωνόταν με τη μείωση της θερμοκρασίας και ήταν υψηλότερος στο γαύρο από ότι στη σαρδέλα τον Ιούλιο του 2007, Ιούλιο 2008 και Δεκέμβριο 2007. Το Φεβρουάριο του 2009, που η θερμοκρασία του νερού ήταν χαμηλότερη, ο ρυθμός γαστρικής κένωσης ήταν παρόμοιος στα δύο είδη.
- Η ημερήσια κατανάλωση τροφής σχετιζόταν σημαντικά και θετικά με την κατά κεφαλήν (per capita) διαθεσιμότητα τροφής (μεσοζωοπλαγκτού) στο πεδίο, τόσο στο γαύρο όσο και στη σαρδέλα. Η κατανάλωση τροφής ήταν δηλαδή πυκνο-εξαρτώμενη (density-dependent).
- Η ενήλικη σαρδέλα κατανάλωνε υψηλές ποσότητες φυτοπλαγκτού, σε αντίθεση με τα ιχθύδια του ίδιου είδους και το γαύρο. Ωστόσο, σχεδόν το σύνολο του διατροφικού άνθρακα και στα δύο είδη προερχόταν από την κατανάλωση ζωοπλαγκτού και συγκεκριμένα σχετικά μεγάλων (>1 mm) καλανοειδών κωπηπόδων (*Acartia*, *Temora* και *Centropages*).

- Η σύνθεση της δίαιτας των δύο ειδών φάνηκε να σχετίζεται με τη δομή και τη λειτουργία του πελαγικού τροφικού πλέγματος και τον τρόπο που τελικά καθορίζεται η διαθεσιμότητα των μεγάλων, ενεργειακά πλούσιων θηραμάτων.
- Στις περιόδους θερμο-στρωμάτωσης, στο πελαγικό τροφικό πλέγμα επικρατούσαν οι μικροβιακές διεργασίες, με υψηλούς λόγους μικρών (<20  $\mu\text{m}$ ) προς μεγάλα (>20  $\mu\text{m}$ ) αυτότροφα κύτταρα και υψηλό λόγο ετερότροφης προς αυτότροφη βιομάζα πικο- και νανοπλαγκτού. Στις περιόδους ανάμειξης, κυριαρχούσαν τα διάτομα και ευνοούνταν η κλασσική τροφική αλυσίδα μεταφοράς της ενέργειας (διάτομα  $\rightarrow$  ζωοπλαγκτό  $\rightarrow$  ψάρι).
- Η αφθονία των διατόμων συσχετιζόταν σημαντικά και θετικά με το μέσο μέγεθος του μεσοζωοπλαγκτού (κωπήποδα και κλαδοκεραιωτά) στο πεδίο, το οποίο αντικατοπτριζόταν στο μέσο μέγεθος θηραμάτων στα στομάχια, τόσο του γαύρου όσο και της σαρδέλας.
- Όταν τα μεγαλύτερου μεγέθους θηράματα ήταν λιγότερο άφθονα στο πεδίο (περίοδοι θερμο-στρωμάτωσης), τα δύο είδη διεύρυναν τη δίαιτά τους καταναλώνοντας και άλλες ζωοπλαγκτικές ομάδες (π.χ. κλαδοκεραιωτά, κωπηλάτες, προνύμφες γαστεροπόδων και δεκαπόδων).
- Όταν στο πεδίο κυριαρχούσαν μεγαλύτερα κωπήποδα (περίοδοι ανάμειξης) τα δύο είδη έδειχναν σαφή προτίμηση προς αυτά, με το γαύρο, ωστόσο, να στρέφεται προς τα μεγαλύτερα διαθέσιμα θηράματα (π.χ. *Candacia*, *Eucalanus*) σε σχέση με τη σαρδέλα.



## 6. Βιβλιογραφία

- Agawin NSR, Duarte CM, Agusti S (2000) Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol Oceanogr* 45:591-600
- Akaike H (1974) A new look at the statistical model identification, *IEEE Trans. Autom. Control.* 19: 716 – 723
- Alheit J, Roy C, Kifani S (2009) Decadal-scale variability in populations. In: Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge
- Amundsen PA, Klemetsen A (1988) Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., in Takvatn, northern Norway *J Fish Biol* 33:697-709
- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth
- Andreu B (1953) Sobre la relación entre el número de branquispinas y la talla de la sardina (*Sardina pilchardus*, Walb.) española. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 62:3-28 (in Spanish)
- Andreu B (1960) Sobre la aparición de las branquispinas en las formas juveniles de sardina (*Sardina pilchardus* Walb.). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat., Sec. Biol.* 58:199-216 (in Spanish).
- Andreu B (1969) Las branquispinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb.). *Inv Pesq* 33:425-607 (in Spanish)
- Anonymous (2010) Improving assessment and management of small pelagic species in the Mediterranean. Final report to the European Commission Project FP6-44294
- Arrhenius F, Hansson S (1994) In situ food consumption by young-of-the-year Baltic sea herring *Clupea harengus*: a test of predictions from a bioenergetics model. *Mar Ecol Prog Ser* 110:145-149
- Ayón P, Swartzman G, Espinoza P, Bertrand A (2011) Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Mar Ecol Prog Ser* 422:211-222
- Azov Y (1991) Eastern Mediterranean - A marine desert? *Mar Pollut Bull* 23: 225-232
- Bacha M, Amara R (2009) Spatial, temporal and ontogenetic variation in diet of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) on the Algerian coast (SW Mediterranean). *Estuar Coast Shelf S* 85:257-264

- Barange M, Coetzee J, Takasuka A, Hill K, Gutierrez M, Oozeki Y, van der Lingen C, Agostini V (2009) Habitat expansion and contraction in anchovy and sardine populations Prog Oceanogr 83:251-260
- Bernreuther M, Herrmann JP, Temming A (2008) Laboratory experiments on the gastric evacuation of juvenile herring (*Clupea harengus* L.). J Exp Mar Biol Ecol 363:1-11
- Bernreuther M, Temming A, Herrmann JP (2009) Effect of temperature on the gastric evacuation in sprat *Sprattus sprattus*. Journal of Fish Biol 75:1525-1541
- Bertrand A, Gerlotto F, Bertrand S, Gutiérrez M, Alza L, Chipollini A, Díaz E, Espinoza, P, Ledesma J, Quesquén R, Peraltilla S, Chavez F (2008) Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: An analysis across multiple spatial scales. Prog Oceanogr 79:264-277
- Blaxter JHS, Hunter JR (1982) The biology of the clupeoid fishes. Adv Mar Biol 20:1-223
- Bode A, Álvarez-Ossorio MT, Carrera P, Lorenzo J (2004) Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. Sci Mar 68:165-178
- Boisclair D, Leggett WC (1985) Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. Can J Fish Aquat Sci 42:556-566
- Boisclair D, Leggett WC (1988) An in situ experimental evaluation of the Elliott and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. Can J Fish Aquat Sci 45:138-145
- Bolger T, Connolly PL (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. J Fish Biol 34:171-182
- Borme D (2006) Ecologia trofica dell'acciuga *Engraulis encrasicolus* in Adriatico settentrionale. PhD thesis, University of Trieste, Trieste, Italy (in Italian)
- Borme D, Tirelli V, Brandt SB, Fonda Umani S, Arneri E (2009) Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): Ontogenetic changes and feeding selectivity. Mar Ecol Prog Ser 392:193-209
- Brett JR, Higgs DA (1970). Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon. J. Fish. Res. Board Can. 27:1767-1779
- Brodeur RD, Percy WG (1987) Diel feeding chronology, gastric evacuation and estimated daily ration of juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum), in the coastal marine environment. J Fish Biol 31:465-477
- Bromley PJ (1994) The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. Rev Fish Biol Fish 4:36-66
- Bulgakova YU (1993) Intensity of feeding of the Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus*, during the spawning period. J Ichthyol 32:146-151

- Calbet A, Saiz E (2005) The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat Microb Ecol* 38:157-167
- Capitanio FL, Pájaro M, Esnal GB (2005) Appendicularians: An important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. *J Appl Ichthyol* 21:414-419
- Caron DA, Dam HG, Kremer P, Lessard EJ, Madin LP, Malone TC, Napp JM, Peele ER, Roman MR, Youngbluth MJ (1995) The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep-Sea Res* I 42:943-972
- Catalán IA, Folkvord A, Palomera I, Quílez-Badía G, Kallianoti F, Tselepides A, Kallianotis A (2010) Growth and feeding patterns of European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Aegean Sea (NE Mediterranean). *Estuar Coast Shelf S* 86:299-312
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth
- Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- Coll M, Palomera I, Tudela S, Sardà, F (2006) Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. *J Marine Syst* 59:63-96
- Coll M, Santojanni A, Palomera I, Tudela S, Arneri E (2007) An ecological model of the Northern and Central Adriatic Sea: Analysis of ecosystem structure and fishing impacts. *J Marine Syst* 67: 119-154
- Conway DVP, Coombs SH, Fernández de Puelles ML, Tranter PRG (1994) Feeding of larval sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum), off the north coast of Spain. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 10:165-175
- Conway DVP, Coombs SH, Smith C. (1998) Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Mar Ecol Prog Ser* 175:35-49
- Costa PR, Garrido S (2004) Domoic acid accumulation in the sardine *Sardina pilchardus* and its relationship to *Pseudo-nitzschia* diatom ingestion. *Mar Ecol Prog Ser* 284:261-268
- Cunha ME, Garrido S, Pissarra J (2005) The use of stomach fullness and colour indices to assess *Sardina pilchardus* feeding. *J Mar Biol Assoc UK* 85:425-431
- Cushing DH (1978) Upper trophic levels in upwelling areas. In: Boje R, Tomczak M. (eds.) *Upwelling ecosystems*. Springer-Verlag, New York
- Cushing DH (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *J Plankton Res* 11: 1-13

- Darbyson E, Swain DP, Chabott D, Castonguay M (2003) Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St. Lawrence. *J Fish Biol* 63:1235-1257
- Diaz E, Cotano U, Villate F (2003) Reproductive response of *Euterpina acutifrons* in two estuaries of the Basque Country (Bay of Biscay) with contrasting nutritional environment. *J Exp Mar Biol Ecol* 292:213-230
- Durbin EG, Durbin AG, Langton RW, Bowman RE (1983) Stomach contents of silver hake, *Merluccius bilinearis*, and Atlantic cod, *Gadus morhua*, and estimation of their daily rations. *Fish Bull US* 81:437-454
- Eggers DM (1979) Comments on some recent methods for estimating food consumption by fish. *J Fish Res Board Can* 36:1018-1019
- Elliott JM (1972) Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshw Biol* 2:1-18
- Elliott JM, Persson L (1978) The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J Anim Ecol* 47:977-991
- Espinoza P, Bertrand A (2008) Revisiting Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) trophodynamics provides a new vision of the Humboldt Current system. *Prog Oceanogr* 79:215-227
- Espinoza P, Bertrand A, van der Lingen CD, Garrido S, Rojas de Mendiola B (2009) Diet of sardine (*Sardinops sagax*) in the northern Humboldt Current system and comparison with the diets of clupeoids in this and other eastern boundary upwelling systems. *Prog Oceanogr* 83:242-250
- FAO (2011) FISHSTAT Plus: Universal software for fishery statistical time series. Version 2.3. FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. (<http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en>)
- Fernández IM, González-Quirós R (2006) Analysis of feeding of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea. *Sci. Mar.* 70 (S1):131-139
- Field JG, Clarke KR, Warwick RM (1982) A Practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar Ecol Prog Ser*, 8:37-52
- Fileman ES, Fitzgeorge-Balfour T, Tarran GA, Harris RP (2011) Plankton community diversity from bacteria to copepods in bloom and non-bloom conditions in the Celtic Sea in spring. *Estuar Coast Shelf S* 93:403-414
- Flamarique IN (2010) Unique photoreceptor arrangements in a fish with polarized light discrimination. *J Comp Neur* 519:714-737
- Fortier L, Le Fevre J, Legendre L (1994) Export of biogenic carbon to fish and deep ocean: the role of large planktonic microphages. *J Plankton Res* 16: 809–839

- Fox J (2003) Effect displays in R for generalised linear models. *J Stat Softw* 8:1-27
- Freon P, Arístegui J, Bertrand A, Crawford RJM, Field JC, Gibbons MJ, Tamb J, Hutchings L, Masski H, Mullona C, Ramdani M, Sereti B, Simier M (2009) Functional group biodiversity in Eastern Boundary Upwelling Ecosystems questions the wasp-waist trophic structure. *Prog Oceanogr* 83: 97-106
- Fréon P, Gerlotto F, Soria M (1993) Variability of *Harengula* spp. school reactions to boats or predators in shallow water. *ICES J Mar Sci* 195:3035
- Fréon P, Misund OA (1999) Dynamics of pelagic fish distribution and behavior: Effect on fisheries and stock assessment. Blackwell Publishing Ltd, London
- Froese R, Pauly D (2006) FishBase. version 03/2006. World Wide Web electronic publication (<http://www.fishbase.org>)
- Fryer RJ (1991) A model of between-haul variation in selectivity. *ICES J Mar Sci* 48:281-290
- Ganias K, Somarakis S, Koutsikopoulos C, Machias A (2007). Factors affecting the spawning period of sardine in two highly oligotrophic seas. *Mar Biol* 151:1559-1569
- Garrido, S. (2002). Alimentação de *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) ao largo da costa continental portuguesa e implicações da condição nutricional das fêmeas na qualidade dos oócitos. M.Sc. thesis, Universidade do Porto, Porto, Portugal, 85 pp. (in Portuguese)
- Garrido S, Marçalo A, Zwolinski J, van der Lingen CD (2007a) Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser* 330:189-199
- Garrido S, Ben-Hamadou R, Oliveira PB, Cunha ME, Chicharo MA, van der Lingen CD (2008a) Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: Correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Mar Ecol Prog Ser* 354:245-256
- Garrido S, Rosa R, Ben-Hamadou R, Cunha ME, Chicharo MA, van der Lingen CD (2007b) Effect of maternal fat reserves on the fatty acid composition of sardine (*Sardina pilchardus*) oocytes. *Comp Biochem Phys B* 148:398-409
- Garrido S, Rosa R, Ben-Hamadou R, Cunha ME, Chicharo MA, van der Lingen CD (2008b) Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Mar Biol* 154:1053-1065
- Giannoulaki M, Machias A, Tsimenides N (1999) Ambient luminance and vertical migration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser* 178:29-38
- Giannoulaki M, Iglesias M, Tugores Ferra P, Bonnano A, Quinci E, De Felice A, Gramolini , Liorzou B, Tičina V, Pyrounaki MM, Tsagarakis K, Machias A, Somarakis S, Schismenou E, Basilone W, Leonori I, Patti B, Miguel J, Oñate D, Roos, D, Bigot JL, Valavanis V (2010) Identifying the potential habitat of anchovy *Engraulis encrasicolus*

during different life stages in the Mediterranean Sea. ICES CM: R10, ICES Annual Science Conference, Nantes France

- Giannoulaki M, Pyrounaki MM, Liorzou B, Leonori I, Valavanis VD, Tsagarakis K, Bigot JL, Roos D, De Felice A, Campanella F, Somarakis S, Arneri E, Machias A (2011) Habitat suitability modelling for sardine juveniles (*Sardina pilchardus*) in the Mediterranean Sea. *Fish Oceanog* 20:367-382
- Gómez-Larrañeta M (1960) Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas, *FAO Fisheries Biology Synopsis* 9: 137–173
- Grnt WS, Bowen BW. (1998) Shallow population histories in deep evolutionary linkages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J. Hered.* 89:415-426
- Green EP, Dagg MJ (1997) Mesozooplankton associations with medium to large marine snow aggregates in the northern Gulf of Mexico. *J Plankton Res* 19:435–447
- Hartman KJ, Howel J, Sweka JA (2004). Diet and daily ration of Bay anchovy in the Hudson River, New York. *T Am Fish Soc* 133:762-771
- Hayward RS (1991) Bias associated with using the eggers model for estimating fish daily ration. *Can J Fish Aquat Sci* 48:1100-1103
- Héroux D, Magnan P (1996) In situ determination of food daily ration in fish: Review and field evaluation. *Env Biol Fish* 46:61-74
- Hillebrand H, Dürselen CD, Kirschtel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J Phycol* 35:403-424
- Hopcroft RR, Roff JC (1995) Zooplankton growth-rates: extraordinary production by the larvacean *Oikopleura dioica* in tropical waters. *J Plankton Res* 17: 205–220
- Hwang J-S, Tumer JT (1995) Behaviour of cyclopoid, harpacticoid, and calanoid copepods from coastal waters of Taiwan. *Mar. Ecol* 16:207-216
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411-429
- Isari S, Psarra S, Pitta P, Mara P, Tomprou MO, Ramfos A, Somarakis S, Tselepides A, Koutsikopoulos C, Fragopoulou N (2007) Differential patterns of mesozooplankters' distribution in relation to physical and biological variables of the northeastern Aegean Sea (eastern Mediterranean). *Mar Biol* 151:1035-1050
- Isari S, Ramfos A, Somarakis S, Koutsikopoulos C, Kallianiotis A, Fragopoulou N (2006) Mesozooplankton distribution in relation to hydrology of the Northeastern Aegean Sea, Eastern Mediterranean. *J Plankton Res* 28:241-255

- Isari S, Somarakis S, Christou ED, Fragopoulou N (2011) Summer mesozooplankton assemblages in the north-eastern Aegean Sea: The influence of Black Sea water and an associated anticyclonic eddy. *J Mar Biol Assoc UK* 91:51-63
- Ivlev VS(1961) Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Have
- James AG (1987) Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In: Payne AIL, Gulland JA, Brink KH (eds) The Benguela and Comparable Ecosystems. *S Afr J Mar Sci* 5:673-692
- James AG (1988) Are clupeoid microphagists herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. *S Afr J Mar Sci* 7:161-177
- James AG, Findlay KP (1989) Effect of particle size and concentration on feeding behaviour, selectivity and rates of food ingestion by the Cape anchovy *Engraulis capensis*. *Mar Ecol Prog Ser* 50:275-294
- James AG, Probyn T (1989) The relationship between respiration rate, swimming speed and feeding behaviour in Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. *J Exp Mar Biol Ecol*, 131:81-100
- Jobling M (1997) Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. In: Wood CM, McDonald DG (eds) Global warming: Implications for freshwater and marine fish, Cambridge University Press, Cambridge
- Jobling M (1998) Feeding and nutrition in intensive fish farming. In: Black KD, Pickering AD C (eds) Biology of farmed fish. Sheffield Academic Press, Sheffield
- Kana T, Glibert PM (1987) Effect of irradiances up to 2000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on marine *Synechococcus* WH7803: I. Growth, pigmentation, and cell composition. *Deep Sea Res* 34:479-495
- Katechakis A, Stibor H, Sommer U, Hansen T (2004) Feeding selectivities and food niche separation of *Acartia clausi*, *Penilia avirostris* (Crustacea) and *Doliolum denticulatum* (Thaliacea) in Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean). *J Plankton Res* 26:589-603
- King DPF, Macleod PR (1976) Comparison of the food and filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971–1972. *Investl. Rep. Sea Fish. Brch. S. Afr.* 111: 1-29
- Koslow JA (1981) Feeding selectivity of schools of northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the southern California Bight. *Fish. Bull. Wash.* 79:131-142
- Lee S, Fuhrman JA (1987) Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl Environ Microb* 53:1298-1303
- Loukashkin, AS (1970) On the diet and feeding behavior of the northern anchovy, *Engraulis mordax* (Girard). *Proc. Calif. Acad. Sci. Ser. 4* 37:419-458

- Louw GG, van der Lingen CD, Gibbons MJ (1998) Differential feeding by sardine *Sardinops sagax* and anchovy *Engraulis capensis* recruits in mixed shoals. *S Afr J Mar Sci*:227-232
- Machias A, Tsimenides N (1995) Biological factors affecting the swimbladder volume of sardine (*Sardina pilchardus*). *Mar Biol* 123: 859-867
- Massuti M, Oliver M (1948) Estudio de la biometría y biología de la sardina de Mahón (Balears), especialmente de su alimentación. *Bol Inst Esp Oceanogr* 3:1-15 (in Spanish)
- Mazzocchi MG, Paffenhöfer G-A (1999) Swimming and feeding behaviour of the planktonic copepod *Clausocalanus furcatus*. *J Plankton Res* 21:1501-1518
- McCullagh P, Nelder JA (1989) Generalized linear models, monographs on statistics and applied probability 37, 2nd ed. Chapman and Hall, London
- Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000) Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* 45:569-579
- Moyle PB, Senanayake FR (1984) Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *J Zool* 202:195-223
- Muzinic R (1964) Some observations on the reactions of the sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) to light under experimental conditions. *Acta Adriat* 11:219-226
- Neilson JD, Perry RI (2001) Fish Migration, Vertical. In: Steele J, Thorpe S, Turekian K (eds) *Encyclopedia of Ocean Sciences*, Academic Press, London
- Nikolioudakis N, Koumoundouros G, Kiparissis S, Somarakis S (2010) Defining length-at-metamorphosis in fishes: A multi-character approach. *Mar Biol* 157:991-1001
- Noguchi M, Takahashi Y, Hirota Y (1990) The relationship between food consumption and growth of sardine *Sardinops melanostictus* by the feeding experiment. *Bull Jpn Sea Natl Fish Res Instit* 40:1-14 (in Japanese with English abstract)
- Palomera I, Olivar MP, Salat J, Sabatés A, Coll M, García A, Morales-Nin B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog Oceanogr* 74:377-396
- Persson L (1979) The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshwat Biol* 9:99-104
- Petrakis G, Stergiou KI (1997) Size selectivity of diamond and square mesh codends for four commercial Mediterranean fish species. *ICES J Mar Sci* 54:13-23
- Pierce RW, Turner JT (1992) Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Aquat Sci* 6:139-18



- Plounevez S, Champalbert G (2000) Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanol Acta* 23:175-192
- Polat C, Tugrul S (1996) Chemical exchange between the Mediterranean and Black Sea via the Turkish straits. *Bull Inst Oceanogr* 17: 167–186
- Politikos DV, Triantafyllou GN, Petihakis G, Tsiaras K, Somarakis S, Ito S-I, Megrey BA (2011). Application of a bioenergetics growth model for European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) linked with a lower trophic level ecosystem model. *Hydrobiologia* 670:141-163
- Porter KG, Feig YS (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol Oceanogr* 25:943-948
- R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rassoulzadegan F, Laval-Peuto M, Sheldon RW (1988) Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. *Hydrobiologia* 159:75-88
- Richter H, Lückstädt C, Schlechtriem C, Focken U, Becker K (2002) Evidence of violation of a basic assumption in models currently used for food consumption estimation in fish. *Arch Fish Mar Res* 49:171-188
- Rindorf A (2004) Estimation of evacuation rates in the field. *J Fish Biol* 65:262-281
- Rose K, Roff JC, Hopcroft RR (2004) Production of *Penilia avirostris* in Kingston Harbour, Jamaica. *J Plankton Res* 26: 605–615
- Rose KA, Allen JI, Artioli Y, Barange M, Blackford J, Carlotti F, Cropp R, Daewel U, Edwards K, Flynn K, Hill SL, HilleRisLambers R, Huse G, Mackinson S, Megrey B, Moll A, Rivkin R, Salihoglu B, Schrum C, Shannon L, Shin Y-J, Smith SL, Smith C, Solidoro C, St. John M, Zhou M (2010): End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: Challenges, issues, and next steps. *Mar. Coastal Fish: Dyn, Man, Ecosys Sci* 2:115-130
- Schoener TW (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418
- Schwartzlose RA, Alheit J, Bakun A, Baumgartner TR, Cloete R, Crawford RJM, Fletcher WJ, Green-Ruiz Y, Hagen E, Kawasaki T, Lluch-Belda D, Lluch-Cota SE, MacCall AD, Matsuura Y, Nevárez-Martínez MO, Parrish RH, Roy C, Serra R, Shust KV, Ward MN, Zuzunaga JZ (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *S Afr J Mar Sci* 21:289-347
- Scotto di Carlo B, Ianora A (1983) Standing stocks and species composition of Mediterranean zooplankton. *UNESCO Rep Mar Sci* 20: 59–69

- Sempéré R, Panagiotopoulos C, Lafont R, Marroni B, Van Wambeke F (2002) Total organic carbon dynamics in the Aegean Sea. *J Mar Sys* 33-34: 355–364
- Sever TM, Bayhan B, Taskavak E (2005) A preliminary study on the feeding regime of European pilchard (*Sardina pilchardus* Walbaum 1792) in Izmir Bay, Turkey, Eastern Aegean Sea. *Naga* 28:41-48
- Silva A, Santos MB, Caneco B, Pestana G, Porteiro C, Carrera P, Stratoudakis Y (2006) Temporal and geographic variability of sardine maturity at length in the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES J Mar Sci* 63:663-676
- Siokou-Frangou I, Bianchi M, Christaki U, Christou ED, Giannakourou A, Gotsis O, Ignatiades L, Pagou K, Pitta P, Psarra S, Souvermezoglou E, Van Wambeke F, Zervakis V (2002) Carbon flow in the planktonic food web along a gradient of oligotrophy in the Aegean Sea (Mediterranean Sea). *J Marine Syst* 33-34:335-353
- Siokou-Frangou I, Christaki U, Mazzocchi MG, Montresor M, Ribera D'Alcala M, Vaque D, Zingone A (2010) Plankton in the open Mediterranean Sea: A review. *Biogeosciences* 7:1543-1586
- Somarakis S, Palomera I, Garcia A, Quintanilla L, Koutsikopoulos C, Uriarte A, Motos L (2004a) Daily egg production of anchovy in European waters. *ICES J Mar Sci* 61:944-958
- Somarakis S, Ganias K, Tserpes G, Koutsikopoulos C, (2004b) Ovarian allometry and the use of the gonosomatic index: A case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Mar Biol* 146 (1): 181-189
- Somarakis S, Tsianis D, Machias A, Stergiou KI (2006) An overview of biological data related to anchovy and sardine stocks in Greek waters. In: Palomares MLP, Stergiou KI, Pauly D (eds) *Fishes in databases and Ecosystems*. Fisheries Centre Reports 14: 56-64. Fisheries Centre, University of British Columbia
- Somarakis S, Schismenou E, Siapatis A, Giannoulaki M, Kallianiotis A, Machias A (2011) High variability in the Daily Egg Production Method parameters of an eastern Mediterranean anchovy stock: Influence of environmental factors; fish condition and population density. *Fisheries Research* (in press) DOI: 10.1016/j.fishres.2010.11.027
- Sommer U, Sommer F (2006): Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia* 147:183-194
- Stergiou KI, Christou ED, Georgopoulos D, Zenetos A, Souvermezoglou C (1997) The Hellenic seas: physics, chemistry, biology and fisheries. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 35:415-538
- Strickland JDH, Parsons TR (1972) A manual for sea water analysis. *Bull Fish Res Board Can* 167
- Temming A, Herrmann JP (2001) Gastric evacuation in horse mackerel I. The effects of meal size, temperature and predator weight. *J Fish Biol* 58:1230-1245

- Tiselius P, Jonsson PR (1990) Foraging behavior of 6 calanoid copepods – Observations and hydrodynamic analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 66:23-33
- Tomas CR (1996) Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press Limited, London
- Tsagarakis K, Machias A M, Somarakis S, Giannoulaki M, Palialexis A, Valavanis D (2008) Habitat discrimination of juvenile sardines in the Aegean Sea using remotely sensed environmental data. *Hydrobiologia* 612:215-223
- Tsagarakis K, Coll M, Giannoulaki M, Somarakis S, Papaconstantinou C, Machias A (2010) Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Est Coast Shelf Sci* 88:233-248
- Τσαγκαράκης Κ. Παράγοντες που επηρεάζουν τη μεταβλητότητα των σχολείων των μικρών πελαγικών ψαριών και διερεύνηση του ρόλου τους στο οικοσύστημα με οικολογικά μοντέλα. Διδακτορική διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης, Κρήτη, Ελλάδα
- Tudela S, Palomera I (1995) Diel feeding intensity and daily ration in the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the northwest Mediterranean Sea during the spawning period. *Mar Ecol Prog Ser* 129:55-61
- Tudela S, Palomera I (1997) Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (northwest Mediterranean). *Mar Ecol Prog Ser* 160:121-134
- Tudela S, Palomera I, Quilez G (2002) Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the north-west Mediterranean. *J Mar Biol Ass UK* 82:349-350
- Turner JT (2004) The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zool Stud* 43:255-266
- van der Lingen CD (1994) Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard, *Sardinops sagax*. *Mar Ecol Prog Ser* 109:1-13
- van der Lingen CD (1995) Respiration rate of adult pilchard *Sardinops sagax* in relation to temperature, voluntary swimming speed and feeding behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 129:41-54
- van der Lingen CD (1998) Gastric evacuation, feeding periodicity and daily ration of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *S Afr J Mar Sci* 19:305–316
- van der Lingen CD (2002) Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *S Afr J Mar Sci* 24:301-316
- van der Lingen CD, Bertrand A, Bode A, Brodeur R, Cubillos LA, Espinoza P, Friedland K, Garrido S, Irigoien X, Miller T, Möllmann C, Rodriguez-Sanchez R, Tanaka H, Temming A (2009) Trophic dynamics. In: Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge

- van der Lingen CD, Fréon P, Fairweather TP, van der Westhuizen JJ (2006) Density-dependent changes in reproductive parameters and condition of southern Benguela sardine *Sardinops sagax*. *Afr J Mar Sci* 28:625-636
- van der Lingen CD, Hutchings L, Field JG (2006) Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela: Are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? *African J Mar Sci* 28:465-477
- van Duren LA, Videler JJ (1995). Swimming behaviour of developmental stages of the calanoid copepod *Temora longicornis* at different food concentrations. *Mar Ecol Prog Ser* 126:153-161
- Varela, M., Larrañaga, A., Costas, E., and Rodriguez, B. (1988). Contenido estomacal de la sardina (*Sardina pilchardus* Walbaum) durante la campaña Saracus 871 en las plataformas Cantábrica y de Galicia en febrero de 1971. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 5:17-28 (in Spanish)
- Varela M, Alvarez-Ossorio MT, Valdés L (1990) Método para el estudio cuantitativo del contenido estomacal de la sardina. Resultados preliminares. *Bol Inst Esp Oceanogr* 6:117-126 (in Spanish)
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*. 4th ed. Springer, New York
- Vučetić T (1955) Contribution a la connaissance des habitudes alimentaires de la sardine adulte (*Sardina pilchardus* Walb.) dans l'Adriatique moyenne. *Acta Adriat* 7:3-15
- Watanabe Y, Saito H (1998) Feeding and growth of early juvenile Japanese sardines in the Pacific waters off central Japan. *J Fish Biol* 52:519-533
- Wilson MT, Brodeur RD, Hinckley S, (1996) Distribution and abundance of age-0 walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the western Gulf of Alaska during September 1990. NOAA AFSC Tech Rep 126: 11-24
- Worobec MN (1984) Field estimates of the daily ration of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum) in a southern New England salt pond. *J Exp Mar Biol Ecol* 77:183-196
- Yentsch CS, Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research* 10:221-231
- Zar, JH (1999) *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey
- Zervoudaki S, Christou ED, Nielsen TG, Siokou-Frangou I, Assimakopoulou G, Giannakourou A, Maar M, Pagou K, Krasakopoulou E, Christaki U, Moraitou-Apostolopoulou M (2007) The importance of small-sized copepods in a frontal area of the Aegean Sea. *J Plankton Res* 29:317-338

## 7. Παράρτημα Ι

**Πίνακας Π1.** Πληροφορίες σχετικά με τις σύρσεις πελαγικής τράτας που πραγματοποιήθηκαν και το συνολικό αριθμό ψαριών που χρησιμοποιήθηκαν για τις αναλύσεις της τροφικής οικολογίας της σαρδέλας και του γαύρου. AM: προ μεσημβρίας. PM: μετά μεσημβρίας.

Σύρση	Ημερομηνία	Μέση ώρα σύρσης	Ιχθύδια (<100 mm)	Ενήλικα (≥100 mm)	Συνολικός αριθμός ατόμων
1	28-Ιουλ-2007	4:36:00 PM	33	77	110
2	28-Ιουλ-2007	6:49:00 PM	33	78	111
3	28-Ιουλ-2007	8:27:00 PM	40	66	106
4	29-Ιουλ-2007	10:00:00 AM		39	39
5	29-Ιουλ-2007	12:37:00 PM	20	18	38
6	29-Ιουλ-2007	11:04:00 PM	31	80	111
7	30-Ιουλ-2007	1:13:00 AM	40	79	119
8	30-Ιουλ-2007	4:25:00 AM	23	76	99
9	30-Ιουλ-2007	6:28:00 AM	23	64	87
10	31-Ιουλ-2007	9:59:00 AM	22	32	54
11	31-Ιουλ-2007	11:51:00 AM	40	98	138
1	9-Δεκ-2007	11:42:00 AM	59	40	99
2	9-Δεκ-2007	2:22:00 PM	54	40	94
3	9-Δεκ-2007	5:00:00 PM	74	40	114
4	9-Δεκ-2007	8:14:00 PM	20		20
5	10-Δεκ-2007	10:53:00 PM	39	20	59
6	10-Δεκ-2007	1:44:00 AM	20		20
7	10-Δεκ-2007	4:31:30 AM	20		20
8	10-Δεκ-2007	7:27:00 AM	53	40	93
9	11-Δεκ-2007	1:19:00 AM	58	35	93
10	11-Δεκ-2007	4:12:00 AM	60		60
11	11-Δεκ-2007	7:12:00 AM	59	30	89
12	11-Δεκ-2007	10:01:00 AM	57	40	97
13	12-Δεκ-2007	1:48:00 PM	56	9	65
14	12-Δεκ-2007	4:30:00 PM	72	3	75
15	12-Δεκ-2007	6:36:00 PM	59	13	72
16	12-Δεκ-2007	8:43:00 PM	60	39	99
17	12-Δεκ-2007	10:43:00 PM	69	20	89
18	13-Δεκ-2007	2:30:00 AM		20	20

1	17-Ιουλ-2008	9:03:00 PM	41	47	88
2	18-Ιουλ-2008	12:50:00 AM	39	43	82
3	18-Ιουλ-2008	2:52:00 AM	20	14	34
4	18-Ιουλ-2008	3:40:00 AM	15	26	41
5	18-Ιουλ-2008	6:05:00 AM	38	79	117
6	19-Ιουλ-2008	9:10:00 AM	28	55	83
7	19-Ιουλ-2008	11:52:00 AM	32	40	72
8	19-Ιουλ-2008	3:21:00 PM	58	65	123
9	19-Ιουλ-2008	5:48:00 PM	47	41	88
10	19-Ιουλ-2008	6:58:00 PM	60	52	112
1	10-Φεβ-2009	3:48:00 PM	17		17
2	10-Φεβ-2009	6:42:00 PM	20	20	40
3	11-Φεβ-2009	12:26:00 PM	20	20	40
4	11-Φεβ-2009	2:25:00 PM	20	20	40
5	11-Φεβ-2009	6:35:00 PM	59	40	99
6	13-Φεβ-2009	8:34:00 AM	56	17	73
7	13-Φεβ-2009	11:34:00 AM	60	37	97
8	13-Φεβ-2009	1:50:00 PM	60	39	99
9	13-Φεβ-2009	3:52:00 PM	60	39	99
10	13-Φεβ-2009	5:54:00 PM	59	36	95
11	15-Φεβ-2009	9:47:00 AM	60	20	80
12	15-Φεβ-2009	8:58:00 PM	60	19	79
13	15-Φεβ-2009	10:14:00 PM	59	40	99
14	15-Φεβ-2009	11:47:00 PM	58	20	78
15	16-Φεβ-2009	1:01:00 AM	59	58	117
16	16-Φεβ-2009	2:12:00 AM	60	37	97
17	17-Φεβ-2009	2:55:00 AM	60	20	80
18	17-Φεβ-2009	4:46:00 AM	60	19	79
19	17-Φεβ-2009	6:03:00 AM	52	40	92
Σύνολο			2531	2099	4630

**Πίνακας Π2.** Ταχα που διαφοροποιούσαν τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ ιχθυδίων και ενήλικων ατόμων σαρδέλας όπως προέκυψε από την ανάλυση SIMPER κατά τις 2 περιόδους θερμο-στρωμάτωσης (Ιούλιος 2007 και 2008). Υψηλές τιμές (>1.5) λόγω ανομοιοτήτας (dissimilarity) προς τυπική απόκλιση (Diss/SD) φαίνονται με έντονη γραμματοσειρά ενώ παρουσιάζεται και η συμμετοχή της κάθε ταξινομικής ομάδας στις διαφορές της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ των δύο οντογενετικών σταδίων. Av. Abund: Μέση αφθονία. Contrib%: ποσοστό συνεισφοράς

Ταξινομική ομάδα	Ιχθύδια	Ενήλικα	Diss/SD	Contrib%
	Av.Abund	Av.Abund		
<i>Protooperidium</i> spp.	4.85	136.51	<b>3.09</b>	13.03
<i>Guinardia</i> spp.	0.00	87.27	<b>1.96</b>	9.33
<i>Ceratium</i> spp.	4.03	80.51	<b>1.59</b>	7.31
<i>Coscinodiscus</i> spp.	2.91	73.89	<b>1.84</b>	6.44
<i>Oncaea</i> spp.	48.69	54.28	1.23	5.98
<i>Eutintinus tubulosus</i>	0.00	51.19	<b>2.00</b>	5.90
<i>Prorocentrum</i> spp.	0.00	44.39	1.07	5.36
<i>Euterpina acutifrons</i>	28.87	28.73	1.42	3.32
<i>Temora stylifera</i>	24.57	36.06	1.22	3.07
<i>Acartia clausi</i>	28.87	11.66	0.89	2.87
<i>Rhizosolenia</i> spp.	0.00	21.88	0.65	2.86
Κωπηλάτες	12.60	28.39	0.84	2.75
<i>Hemiaulus</i> spp.	0.00	36.21	1.03	2.75
<i>Pleurosira</i> spp.	0.00	14.16	0.77	2.65
<i>Nitzchia</i> spp.	0.00	28.17	0.91	2.63
<i>Ornithocercus</i> spp.	0.00	23.10	0.76	2.15
Ναύπλιοι κωπηπόδων	14.21	18.84	1.17	1.99
Clauso-Paracalanidae	14.65	18.63	1.14	1.82
<i>Bacillaria</i> spp.	0.00	21.89	0.79	1.68
<i>Plagiotropis</i> spp.	0.00	9.75	0.44	1.27
<i>Penilia avirostris</i>	4.58	14.82	1.07	1.24
<i>Dinophysis</i> spp.	0.00	8.61	0.55	1.22
<i>Podon intermedius</i>	7.50	8.73	1.03	1.00
<i>Pseudoevadne tergestina</i>	0.24	13.80	0.88	0.96

**Πίνακας Π3.** Ταχα που διαφοροποιούσαν τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ενήλικων ατόμων σαρδέλας όπως προέκυψαν από την ανάλυση SIMPER μεταξύ των περιόδων θερμοστρωμάτωσης και ανάμειξης. Υψηλές τιμές (>1.5) λόγω ανομοιότητας (dissimilarity) προς τυπική απόκλιση (Diss/SD) φαίνονται με έντονη γραμματοσειρά ενώ παρουσιάζεται και η συμμετοχή της κάθε ταξινομικής ομάδας στις διαφορές της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ των περιόδων. Av. Abund: Μέση αφθονία. Contrib%: ποσοστό συνεισφοράς

Ταξινομική ομάδα	Θερμο-στρωμάτωση	Ανάμειξη	Diss/SD	Contrib%
	Av.Abund	Av.Abund		
<i>Chaetocerus</i> sp.	8.32	311.64	<b>3.24</b>	16.25
<i>Nitzchia</i> sp.	28.17	280.20	<b>2.20</b>	13.07
<i>Rhizosolenia</i> sp.	21.88	170.08	1.32	8.58
<i>Ceratium</i> sp.	80.51	193.94	1.44	7.15
<i>Guinardia</i> sp.	87.27	121.96	1.15	4.79
<i>Centropages</i> spp.	4.75	99.27	0.99	4.73
<i>Protoperidinium</i> sp.	136.51	154.94	1.41	4.73
<i>Prorocentrum</i> sp.	44.39	119.69	<b>1.52</b>	4.49
<i>Thalassiosira</i> sp.	6.58	80.61	0.80	3.79
<i>Eutintinus tubulosus</i>	51.19	88.77	1.19	3.76
<i>Coscinodiscus</i> sp.	73.89	107.01	<b>1.60</b>	3.67
<i>Hemiaulus</i> sp.	36.21	42.36	1.18	2.38
<i>Oncaea</i> spp.	54.28	9.40	0.96	2.22
<i>Ornithocercus</i> sp.	23.10	37.63	1.16	1.97
<i>Temora stylifera</i>	36.06	9.42	1.26	1.57
<i>Bacteriastrum</i> sp.	6.99	31.60	0.97	1.56
<i>Dinophysis</i> sp.	8.61	29.32	1.03	1.46
<i>Euterpina acutifrons</i>	28.73	0.98	1.08	1.25
Clauso-Paracalanidae	18.63	23.34	0.76	1.21
Κωπηλάτες	28.39	0.00	0.62	1.18
<i>Pleurosigma</i> sp.	9.25	19.81	0.94	1.11



- 1 **Πίνακας Π4.** Θηράματα στα στομάχια της σαρδέλας και εξισώσεις που χρησιμοποιήθηκαν για τη μετατροπή του μεγέθους των οργανισμών σε άνθρακα  
2 (C). TL: Μέγιστη διάσταση θηράματος (μm). V: Όγκος (μm<sup>3</sup>). TrL: Μήκος σώματος (για κωπηλάτες). BL: Μήκος σώματος χωρίς άκανθα. PL: Μήκος  
3 κεφαλοθώρακα. CL: Μήκος κεφαλοθώρακα (για προνύμφες δεκαπόδων). SD: τυπική απόκλιση

Κατηγορία	Ταξινομική ομάδα	TL±SD	Μέγεθος που χρησιμοποιήθηκε για τη μετατροπή σε C	Εξισώσεις μετατροπής του μεγέθους σε ξηρό βάρος (DW)	Εξισώσεις μετατροπής μεγέθους ή ξηρού βάρους σε C
Κωπηλάτες Δίθυρα	Κωπηλάτες	1681±158	304±60(TrL)		$C=7.33*10^{-8}*(TrL)^{2.63}$ (a)
	Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	337±60	337±60(TL)		$C=3.06*10^{-8}*(TL)^{2.88}$ (b)
Βλεφαριδωτά (Tintinnida)	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	110±10	37699(V) <sup>(l)</sup>		$C=445.5+0.053 V$ (c)
Θυσοσάνοποδα	Θυσοσάνοποδα (προνύμφες)	578±95	578±95(BL)	$DW=80.627*TL^{4.27}$ (d)	$C=0.424*DW$ (e)
Κλαδοκεραιωτά	<i>Evadne spinifera</i>	565±45	565±45(TL)	$DW=3.946*(TL*10^{-3})^{2.436}$ (d)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Penilia avirostris</i>	576±58	576±58(TL)		$\log_{10}(C)=4.51*\log(TL*10^{-3})-12.74$ (f)
	<i>Podon intermedius</i>	675±81	675±81(TL)		$\log_{10}(C)=3.46*\log(TL*10^{-3})-9.34$ (f)
	<i>Pseudoevadne tergestina</i>	515±14	515±14(TL)	$DW=3.946*(TL*10^{-3})^{2.436}$ (d)	$C=0.424*DW$ (e)
Κωπήποδα	<i>Acartia clausi</i>	911±191	645±143(PL)	$\log(DW)=4.088*\log(PL*10^3)-11.174$ (g)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Calanus</i> spp.	1356±336	1136±90(PL)	$\log(DW)=2.69*\log(PL*10^3)-6.883$ (h)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Calocalanus</i> spp.	572±71	424±25(PL)	$\log(DW)=2.738*\log(PL*10^3)-6.934$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Candacia</i> spp.	1598±108	1160±39(PL)	$\log(DW)=2.451*\log(PL*10^3)-6.103$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Centropages</i> spp.	1163±232	809±158(PL)	$\log(DW)=2.451*\log(PL*10^3)-6.103$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	Clauso-Paracalanidae	721±135	526±93(PL)	$\ln(DW)=2.74*\ln(PL*10^3)-16.41$ (h)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Clytemnestra</i> spp.	759±86	549±94(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (l)	$C=0.424*DW$ (e)
	Νάυπλιοι	177±28	177±28(PL)	$\log(DW)=2.848*\log(TL*10^3)-7.265$ (k)	$C=0.424*DW$ (e)
	Κωπηπόδων				
	Corycaeidae	894±214	582±165(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (j)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Euchaeta</i> spp.	1810±84	1462±42(PL)		$\log_{10}(C)=2.45*\log(TL*10^3)-6.25$ (f)
	<i>Euterpina acutifrons</i>	559±78	387±65(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (l)	$C=0.424*DW$ (e)
	Αρπακτικοειδή	499±193	330±115(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (j)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Microsetella rosea</i>	655±186	461±113(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (h)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Oithona</i> spp.	516±140	312±77(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (l)	$C=0.424*DW$ (e)
<i>Oncaea</i> spp.	514±99	318±71(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (l)	$C=0.424*DW$ (e)	
Pontellidae	1800±230	1370±90(PL)	$DW=3.77*10^{-8}*PL^{2.637}$ (l)	$C=0.424*DW$ (e)	
<i>Temora stylifera</i>	963±230	642±153(PL)	$\log(DW)=2.710*\log(TL*10^3)-3.685$ (l)	$C=0.424*DW$ (e)	
Δεκάποδα	Ζωή καβουριού	1500±248	932±147(CL)		$C=(4.01*10^{-12})*CL^{4.33}$ (m)

Γαστερόποδα	Μύσις γαρίδας	2069±204	1475±283(CL)	$C = (4.01 \cdot 10^{-12}) \cdot CL^{4.33 (m)}$ $C = 2.31 \cdot 10^{-5} \cdot TL^{2.05 (n)}$
	Γαστερόποδα (προνύμφες)	471±27	471±27(TL)	
Δινομαστιγωτά (ετερότροφα)	Πτερόποδα	750±58	750±58(TL)	$C = 3.06 \cdot 10^{-8} \cdot (TL)^{2.88 (b)}$ $C = 0.288 \cdot V^{0.939(o)}$
	<i>Protoberidinium</i> spp.	80±10	89730(V)	
Δινομαστιγωτά (αυτότροφα)	<i>Neoceratium</i> spp.	300±50	44300(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.939(o)}$
Διάτομα	<i>Dinophysis</i> spp.	90±5	120139(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.939(o)}$
	<i>Ornithocercus</i> spp.	88±5	130125(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.939(o)}$
	<i>Prorocentrum</i> spp.	42±2	12953(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.939(o)}$
	<i>Asteriolenopsis</i> spp.	81±4	1492(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Bacteriastrum</i> spp.	84±3	7542(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Chaetocerus</i> spp.	64±3	8120(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Coscinodiscus</i> spp.	142±19	71227(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Guinardia</i> spp.	140±15	17880(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Hemiaulus</i> spp.	86±4	21205(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Navicula</i> spp.	93±4	5944(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Plagiotropis</i> spp.	116±11	6250(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Pleurosigma</i> spp.	141±13	7524(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Pleurosira</i> spp.	45±4	10995(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	63±3	1165(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$
<i>Rhizosolenia</i> spp.	762±132	268375(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$	
<i>Thalassiosira</i> spp.	38±8	10828(V)	$C = 0.288 \cdot V^{0.811(o)}$	

4 <sup>a</sup>King 1980; <sup>b</sup>Fotel et al. 1999; <sup>c</sup>Verity & Langdon 1984; <sup>d</sup>James 1987; <sup>e</sup>Van der Lingen 1998; <sup>f</sup>Uye 1982; <sup>g</sup>Christou & Verriopoulos 1993; <sup>h</sup>Chisholm & Roff 1990;

5 <sup>i</sup>Hay et al. 1991; <sup>j</sup>Van der Lingen 2002; <sup>k</sup>Durbin & Durbin 1978; <sup>l</sup>Ara 2001; <sup>m</sup>Hirota & Fukuda 1985; <sup>n</sup>Hansen & Ockelmann 1991; <sup>o</sup>Menden-Deuer & Lessard 2000

6 \*Άτομα των γενών *Clausocalanus* και *Paracalanus* και το είδος *Ctenocalanus vanus* κατηγοριοποιήθηκαν ως 'Clauso-Paracalanidae'.

7 **Πίνακας Π5.** Ταχα που διαφοροποιούσαν τη σύνθεση των στομαχικών περιεχομένων των ενήλικων  
 8 ατόμων γαύρου όπως προέκυψαν από την ανάλυση SIMPER μεταξύ των περιόδων θερμο-  
 9 στρωμάτωσης και ανάμειξης. Υψηλές τιμές (>1.5) λόγω ανομοιότητας (dissimilarity) προς τυπική  
 10 απόκλιση (Diss/SD) φαίνονται με έντονη γραμματοσειρά ενώ παρουσιάζεται και η συμμετοχή της κάθε  
 11 ταξινομικής ομάδας στις διαφορές της σύνθεσης των στομαχικών περιεχομένων μεταξύ των περιόδων.  
 12 Av. Abund: Μέση αφθονία. Contrib%: ποσοστό συνεισφοράς

Ταξινομική ομάδα	Θερμο-στρωμάτωση	Ανάμειξη	Diss/SD	Contrib%
	Av.Abund	Av.Abund		
<i>Acartia clausi</i>	77.64	0.70	<b>1.59</b>	22.37
<i>Oncaea</i> spp.	71.93	16.61	<b>1.52</b>	18.44
<i>Centropages</i> spp.	4.61	62.14	<b>2.07</b>	17.83
<i>Euterpina acutifrons</i>	37.23	0.35	<b>4.51</b>	11.48
<i>Temora stylifera</i>	29.21	1.19	1.27	8.91
Γαστερόποδα (προνύμφες) larvae	12.33	0.00	1.00	3.84
<i>Oithona</i> spp.	12.20	0.20	<b>2.46</b>	3.65
Κωπηλάτες	1.33	8.16	0.70	2.43
Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	7.11	0.15	1.12	2.22

13

14

15

16

17

18

**Πίνακας Π6.** Θηράματα στα στομάχια του γαύρου και εξισώσεις που χρησιμοποιήθηκαν για τη μετατροπή του μεγέθους των οργανισμών σε άνθρακα (C). TL: Μέγιστη διάσταση θηράματος (μm). V: Όγκος (μm<sup>3</sup>). TrL: Μήκος σώματος (για κωπηλάτες). BL: Μήκος σώματος χωρίς άκανθα. PL: Μήκος κεφαλοθώρακα. CL: Μήκος κεφαλοθώρακα (για προνύμφες δεκαπόδων). SD: τυπική απόκλιση

Κατηγορία	Ταξινομική ομάδα	TL±SD	Μέγεθος που χρησιμοποιήθηκε για τη μετατροπή σε C	Εξισώσεις μετατροπής του μεγέθους σε ξηρό βάρος (DW)	Εξισώσεις μετατροπής μεγέθους ή ξηρού βάρους σε C
Κωπηλάτες	Κωπηλάτες	1701±148	309±68(TrL)		$C=7.33*10^{-8}*(TrL)^{2.63}$ (a)
Δίθυρα	Ελασματοβράγχια (προνύμφες)	252±62	252±62(TL)		$C=3.06*10^{-8}*(TL)^{2.88}$ (b)
Θυσσανόποδα	Θυσσανόποδα (προνύμφες)	578±95	578±95(BL)	$DW=80.627*TL^{4.27}$ (d)	$C=0.424*DW$ (e)
Κλαδοκεραιωτά	<i>Evadne spinifera</i>	569±42	569±42(TL)	$DW=3.946*(TL*10^{-3})^{2.436}$ (d)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Penilia avirostris</i>	614±46	614±46 (TL)		$\log_{10}(C)=4.51*\log(TL*10^{-3})-12.74$ (f)
	<i>Podon intermedius</i>	717±75	717±75 (TL)		$\log_{10}(C)=3.46*\log(TL*10^{-3})-9.34$ (f)
Κωπήποδα	<i>Acartia clausi</i>	952±171	763±143(PL)	$\log(DW)=4.088*\log(PL*10^3)-11.174$ (g)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Calanus</i> spp.	1896±326	1714±90(PL)	$\log(DW)=2.69*\log(PL*10^3)-6.883$ (h)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Calocalanus</i> spp.	682±81	572±25(PL)	$\log(DW)=2.738*\log(PL*10^3)-6.934$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Candacia</i> spp.	2245±108	2044±39(PL)	$\log(DW)=2.451*\log(PL*10^3)-6.103$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Centropages</i> spp.	1563±232	1391±118(PL)	$\log(DW)=2.451*\log(PL*10^3)-6.103$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	Clauso-Paracalanidae	901±135	785±93(PL)	$\ln(DW)=2.74*\ln(PL*10^3)-16.41$ (h)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Clytemnestra</i> spp.	899±86	759±94(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	Νάυπλιοι Κωπηπόδων	452±28	312±68(PL)	$\log(DW)=2.848*\log(TL*10^3)-7.265$ (k)	$C=0.424*DW$ (e)
	Corycaeidae	994±214	812±165(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	<i>Eucalanus</i> spp.	3690±184	3480±242(PL)		$\log_{10}(C)=2.83*\log(TL*10^3)-0.486$ (o)
	<i>Euterpina acutifrons</i>	702±78	602±65(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)
	Αρπακτικοειδή	825±199	714±119(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ (i)	$C=0.424*DW$ (e)

	<i>Microsetella rosea</i>	736±186	558±112(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ <sup>(h)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	<i>Oithona</i> spp.	612±120	502±72(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ <sup>(i)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	<i>Oncaea</i> spp.	674±93	519±51(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ <sup>(i)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	Pontellidae	2034±242	1868±192(PL)	$DW=3.77*10^{-8}*PL^{2.637}$ <sup>(l)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	<i>Sapphirina</i> spp.	1934±134	1782±167 (PL)		
	<i>Temora stylifera</i>	1573±236	1376±214(PL)	$\log(DW)=2.710*\log(TL*10^3)-3.685$ <sup>(l)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
Δεκάποδα	Ζωή καβουριού	1900±212	1602±235(CL)		$C=(4.01*10^{-12})*CL^{4.33}$ <sup>(m)</sup>
	Μύσις γαρίδας	2549±243	2136±289(CL)		$C=(4.01*10^{-12})*CL^{4.33}$ <sup>(m)</sup>
Γαστερόποδα	Γαστερόποδα (προνύμφες)	479±29	479±29(TL)		$C=2.31*10^{-5}*TL^{2.05}$ <sup>(n)</sup>
	Πτερόποδα	745±52	745±52(TL)		$C=3.06*10^{-8}*(TL)^{2.88}$ <sup>(b)</sup>

<sup>a</sup>King 1980; <sup>b</sup>Fotel et al. 1999; <sup>c</sup>Verity & Langdon 1984; <sup>d</sup>James 1987; <sup>e</sup>Van der Lingen 1998; <sup>f</sup>Uye 1982; <sup>g</sup>Christou & Verriopoulos 1993; <sup>h</sup>Chisholm & Roff 1990; <sup>i</sup>Hay et al. 1991;

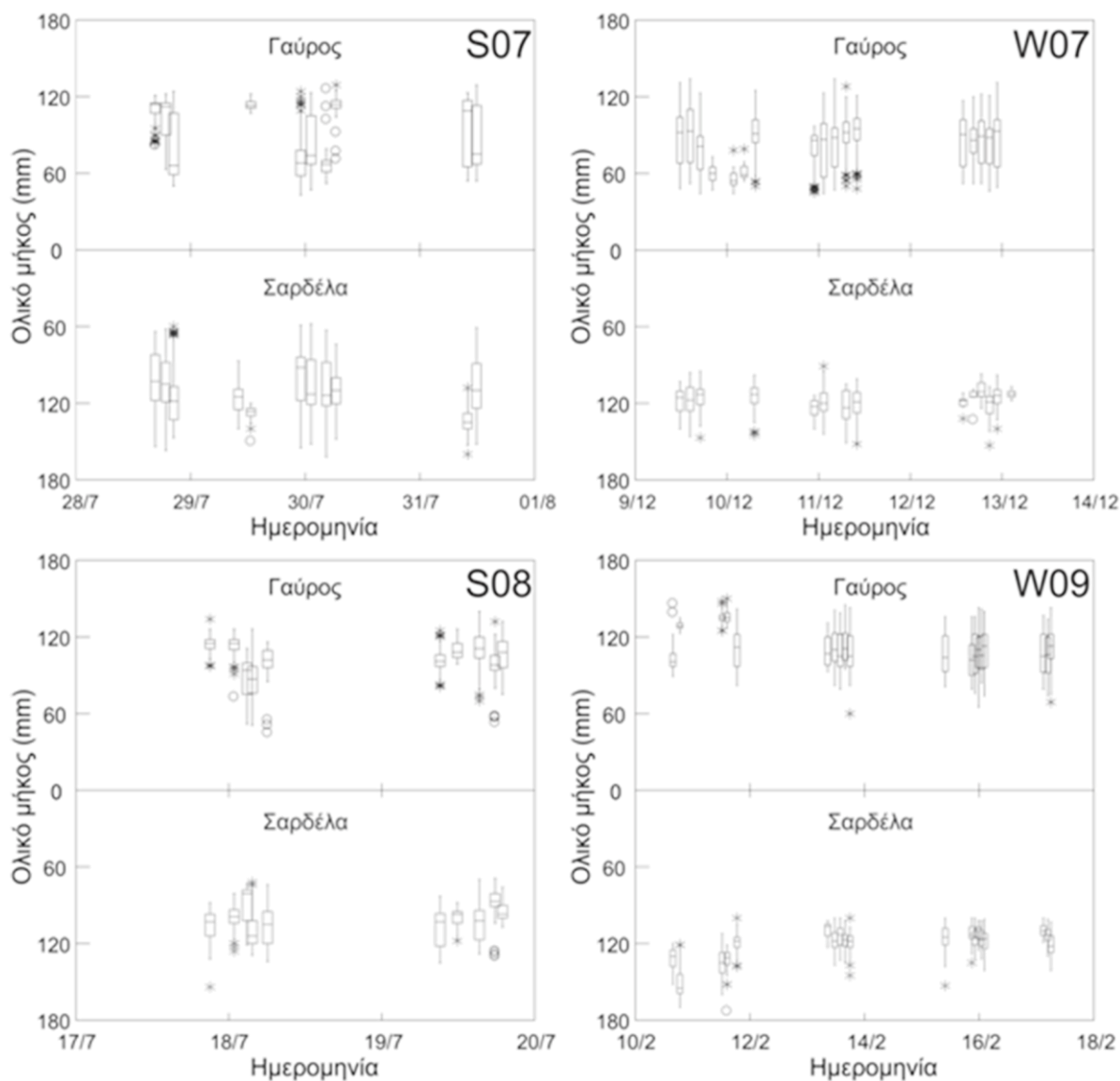
<sup>j</sup>Van der Lingen 2002; <sup>k</sup>Durbin & Durbin 1978; <sup>l</sup>Ara 2001; <sup>m</sup>Hirota & Fukuda 1985; <sup>n</sup>Hansen & Ockelmann 1991; <sup>o</sup>Ueda et al. 2008

\*Άτομα των γενών *Clausocalanus* και *Paracalanus* και το είδος *Ctenocalanus vanus* κατηγοριοποιήθηκαν ως 'Clauso-Paracalanidae'.

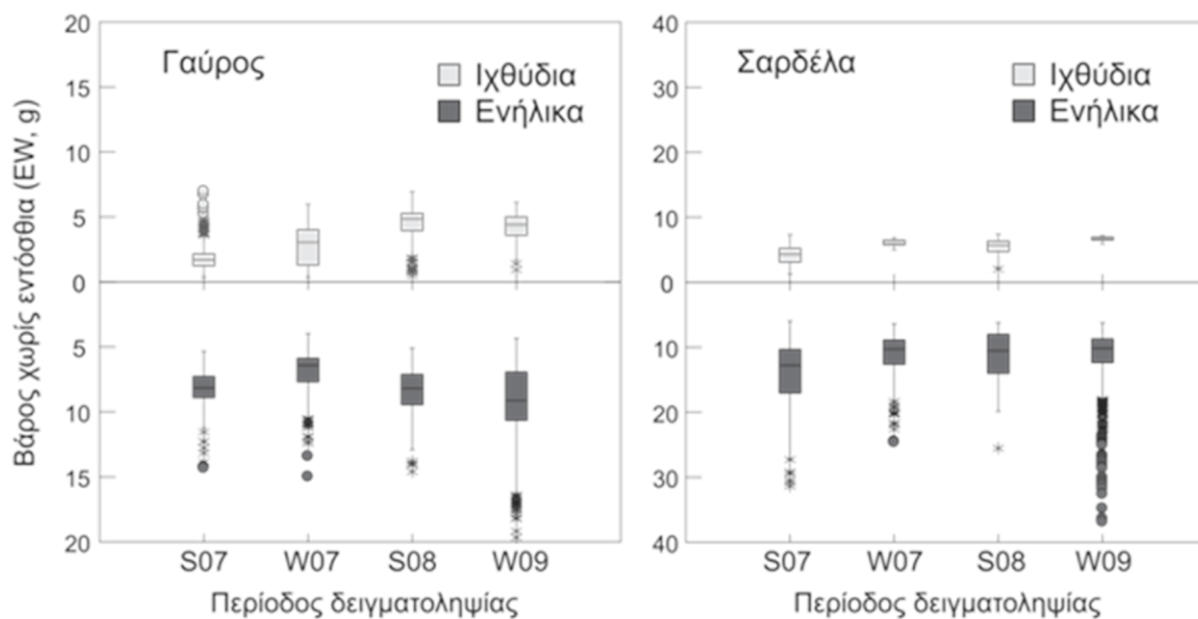
## Βιβλιογραφία Παραρτήματος Ι

- Ara K (2001) Length-weight relationships and chemical content of the planktonic copepods in the Cananéia Lagoon estuarine system, São Paulo, Brazil. *Plankton Biol Ecol* 48: 121-127
- Chisholm LA, Roff JC (1990) Size-weight relationships and biomass of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica. *Mar Biol* 106:71-77
- Christou E, Verriopoulos G (1993) Length, weight and condition factor of *Acartia clausi* (Copepoda) in eastern Mediterranean. *J Mar Biol Assoc UK* 73:343-353
- Durbin EG, Durbin AG (1978) Length and weight relationships of *Acartia clausi* from Narragansett Bay, R.I. *Limnol Oceanogr* 23:958-969
- Fotel FL, Jensen NJ, Wittrup L, Hansen BW (1999) In situ and laboratory growth by a population of blue mussel larvae (*Mytilus edulis* L.) from a Danish embayment, Knebel Vig. *J Exp Mar Bio Ecol* 233:213-230
- Hansen B, Ockelmann K (1991) Feeding behaviour in larvae of the opisthobranch *Philine aperta* I. Growth and functional response at different developmental stages. *Mar Biol* 111:255-261
- Hay SJ, Kiørboe T, Matthews A (1991) Zooplankton biomass and production in the North Sea during the Autumn Circulation Experiment, October 1987-March 1988. *Cont Shelf Res* 11:1453-1476
- Hirota R, Fukuda Y (1985) Dry weight and chemical composition of the larval forms of crabs (Decapoda: Brachyura). *Bull Plank Soc Jap* 32:149-153
- James AG (1987) Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In: Payne AIL, Gulland JA, Brink KH (eds) *The Benguela and Comparable Ecosystems*. *S Afr J Mar Sci* 5:673-692
- King KR (1980) The population biology of the larvacean *Oikopleura dioica* in enclosed water columns. In: Grice GD, Reeve MR(eds) *Marine mesocosms*. Springer-Verlag.
- van der Lingen CD (1998) Gastric evacuation, feeding periodicity and daily ration of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. In: Pillar SC, Moloney CL, Payne AIL, Shillington FA (eds). *Benguela Dynamics: Impacts of Variability on Shelf-Sea Environments and their Living Resources*. *S. Afr. J. mar. Sci.* 19: 305-316
- van der Lingen, C.D., 2002. Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *S Afr J Mar Sci* 24:301-316
- Verity PG, Langdon C (1984) Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J. Plankton Res.* 6:859-868
- Ueda A, Kobari T, Steinberg D (2008) Body length, weight and chemical composition of the ontogenetically migrating copepods in the Western Subarctic Gyre of North Pacific Ocean. *Bull Plankton Soc Jpn* 55:107-114
- Uye SI, Kasahara S (1983) Grazing of various developmental stages of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) on naturally occurring particles. *Bull Plankton Soc Jpn* 30:147-158

## 8. Παράρτημα II

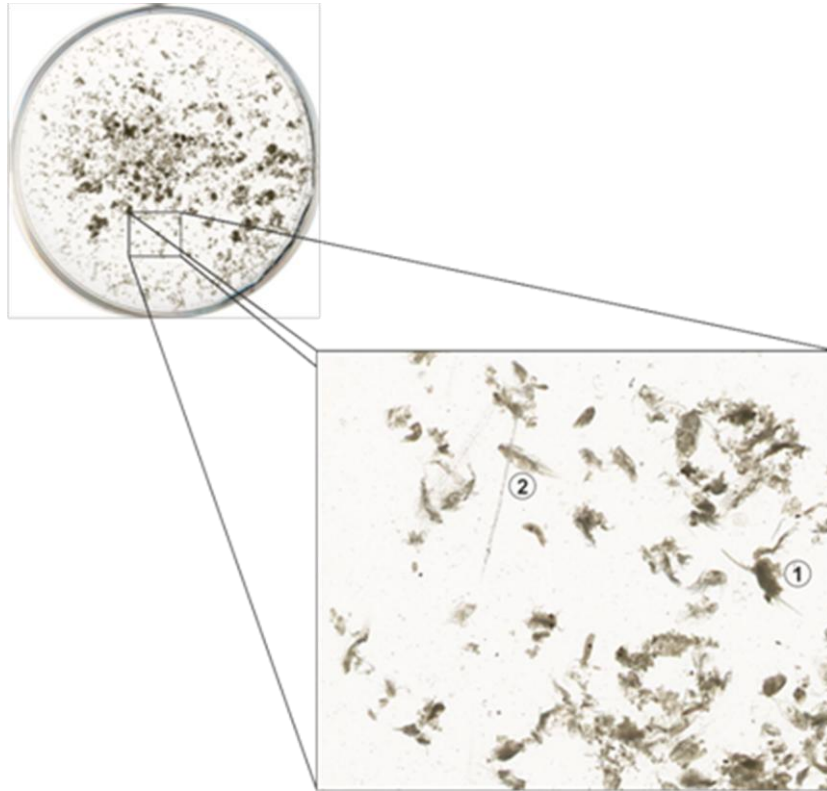


**Σχήμα Σ1.** Μέγεθος ψαριών ανά σύρση, είδος και περίοδο δειγματοληψίας (box & whisker plots) που χρησιμοποιήθηκαν για τις αναλύσεις της παρούσας διατριβής. Η οριζόντια γραμμή μέσα σε κάθε κουτί αντιπροσωπεύει τη μέση τιμή. Με κύκλους και αστερίσκους υποδηλώνονται τιμές μεγαλύτερες από 1.5 και 3 φορές την τυπική απόκλιση, αντίστοιχα. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008. W09: Φεβρουάριος 2009.



**Σχήμα Σ2.** Βάρος (EW) ψαριών ανά είδος, οντογενετικό στάδιο και περίοδο δειγματοληψίας (box & whisker plots) που χρησιμοποιήθηκαν για όλες τις αναλύσεις της παρούσας διατριβής. Η οριζόντια γραμμή μέσα σε κάθε κουτί αντιπροσωπεύει τη μέση τιμή. Με κύκλους και αστερίσκους υποδηλώνονται τιμές μεγαλύτερες από 1.5 και 3 φορές την τυπική απόκλιση, αντίστοιχα. S07: Ιούλιος 2007. W07: Δεκέμβριος 2007. S08: Ιούλιος 2008, W09: Φεβρουάριος 2009.

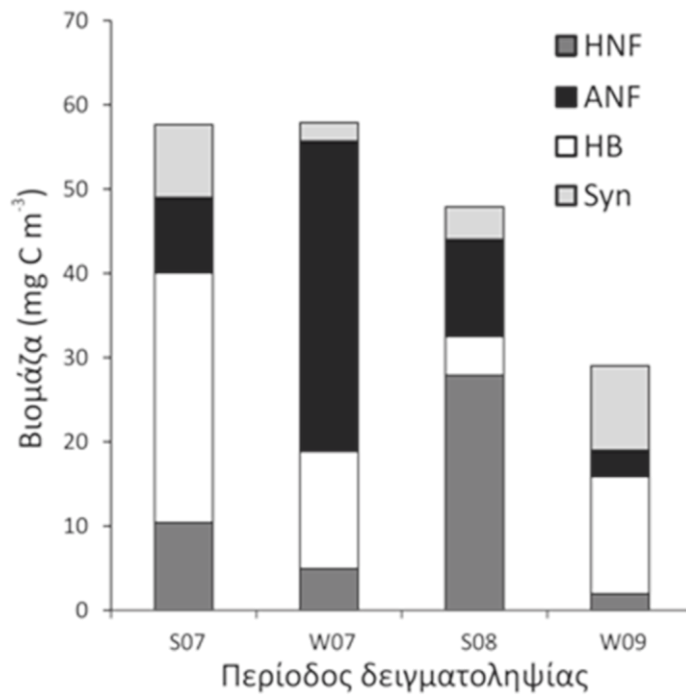




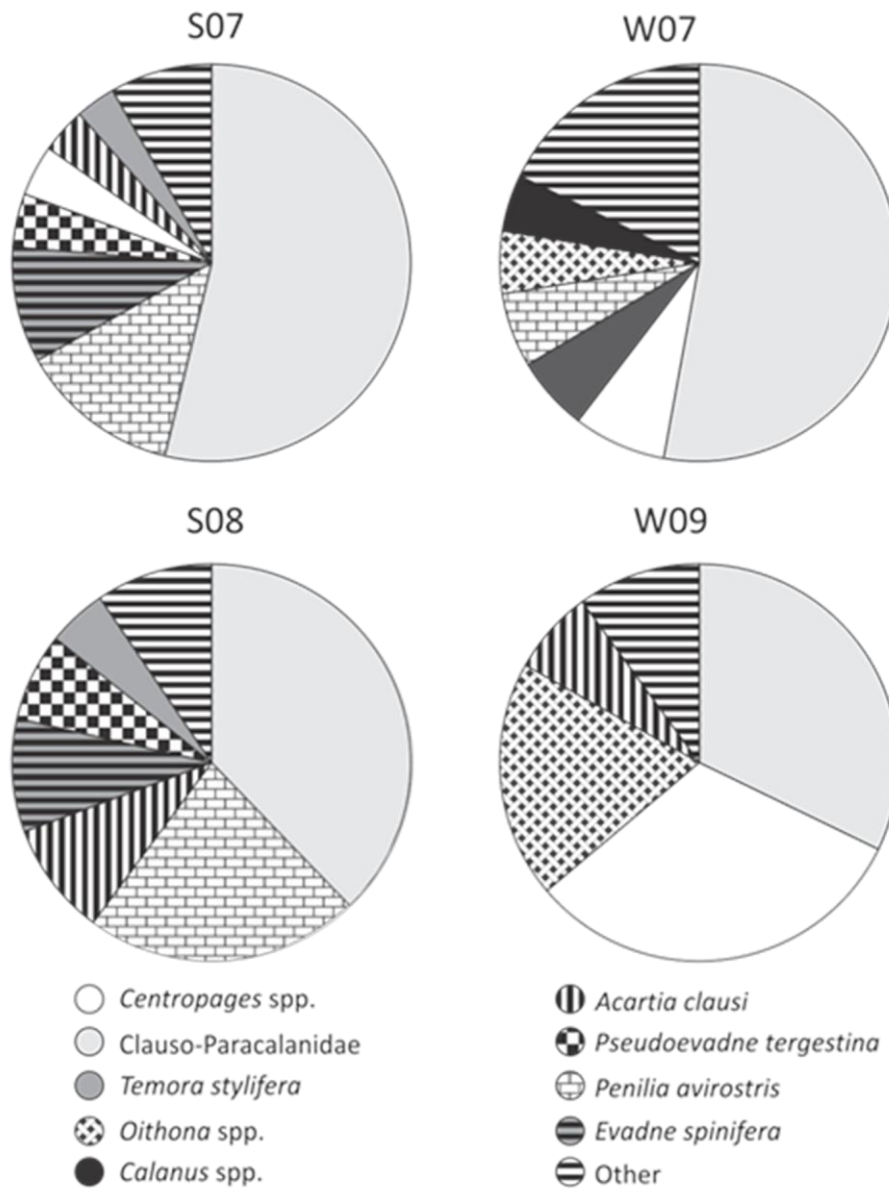
**Σχήμα Σ3.** Θηράματα από στομάχια γαύρου τον Ιούλιο του 2007. Μεταξύ άλλων φαίνονται (1) μια προνύμφη καβουριού (ζωή) και (2) το καλανοειδές κωπήπποδο *Acartia clausi*.



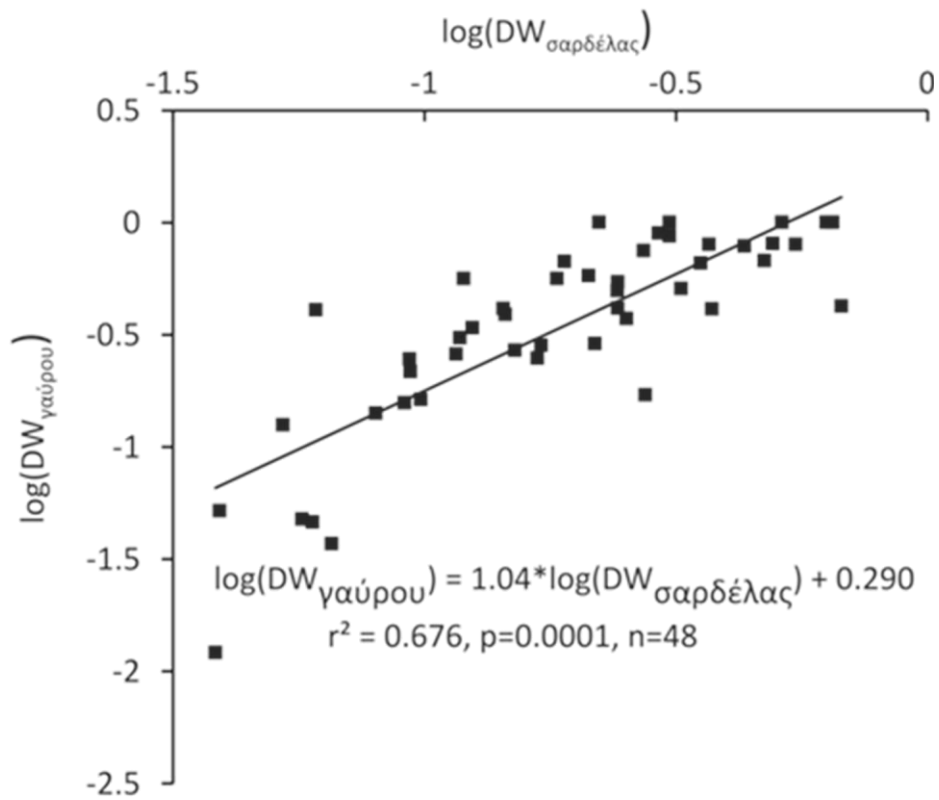
**Σχήμα Σ4.** Μεγάλα θηράματα (>1.5 mm, *Eucalanus elongatus*) στα στομάχια του γαύρου τον Δεκέμβριο του 2007.



**Σχήμα Σ5.** Βιομάζα (σε mg) ανα κυβικό μέτρο του πικο- και νανοπλαγκτού σε κάθε περίοδο δειγματοληψίας. Syn: αυτότροφα βακτήρια. HB: ετερότροφα βακτήρια. ANF: αυτότροφα νανομαστιγωτά. HNF: ετερότροφα νανομαστιγωτά



**Σχήμα Σ6.** Σχετική αφθονία κωπηπόδων και κλαδοκεραιωτών στο πεδίο σε κάθε δειγματοληπτική περίοδο. Το επίπεδο ταξινομικής είναι το ίδιο που χρησιμοποιήθηκε και στην ανάλυση των στομαχικών περιεχομένων.



**Σχήμα Σ7.** Σχέση μεταξύ του μετασηματισμένο βάρους στομαχικών περιεχομένων (DW) της σαρδέλας και του γαύρου ως κλάσμα του μέγιστου DW σε κάθε περίοδο δειγματοληψίας (βλ. Σχήματα 3.5 και 3.10).

## 9. Παράρτημα ΙΙΙ - Δημοσιεύσεις



# Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*

N. Nikolioudakis<sup>1,2</sup>, I. Palomera<sup>3</sup>, A. Machias<sup>4</sup>, S. Somarakis<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Marine Biological Resources, Hellenic Centre for Marine Research, Thalassocosmos, 71003 Heraklion, Crete, Greece

<sup>2</sup>Department of Biology, University of Crete, 71409 Heraklion, Crete, Greece

<sup>3</sup>Institute of Marine Science (ICM-CSIC), PasseigMarítim de la Barceloneta, 37–49, 08002 Barcelona, Spain

<sup>4</sup>Institute of Marine Biological Resources, Hellenic Centre for Marine Research, Aghios Kosmas, 16777 Helliniko, Greece

**ABSTRACT:** The diel variation in feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) was investigated based on 50 pelagic trawl hauls carried out during the period of thermal stratification (July 2007 and July 2008) and mixing (December 2007 and February 2009) in a coastal area of the North Aegean Sea (eastern Mediterranean). Concurrently collected hydrographic (temperature and salinity), plankton (chlorophyll *a*, microzooplankton and mesozooplankton) and fish parameters (somatic condition, sexual maturity and catch per unit effort of sardine, CPUE) were used to explain seasonal and inter-annual variability in feeding periodicity and daily ration. A piecewise regression fitted to the weight-length data indicated a significant inflexion point at a length of ~100 mm that was used to split the fish sample into adults and juveniles. The stomach fullness index (stomach content mass/fish mass) was strongly dependent on size, and a generalized linear model was used instead to standardize stomach content mass. During summer, sardine fed consistently during daytime with a prominent peak at around sunset. In winter, high feeding rates were recorded in the early night (first 6 h after sunset) but not in the second half of the night. Field estimates of gastric evacuation rate (*R*) ranged from 0.101 to 0.225 h<sup>-1</sup> and were strongly related to temperature (*T*) ( $R = 0.075e^{0.038T}$ ,  $r^2 = 0.785$ ). Daily rations were estimated by applying the Elliott-Persson and the Eggers models and varied from 2.02 to 3.67% total weight (TW) in adults and 4.18 to 5.36% TW in juveniles. A significant positive relationship emerged when daily ration was regressed against the ratio of mesozooplankton biomass to sardine CPUE, implying a density-dependent rate of food consumption.

**KEY WORDS:** Daily ration · Feeding periodicity · Sardine · *Sardina pilchardus* · Mediterranean Sea · Aegean Sea

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

## INTRODUCTION

Small pelagic fish such as herrings, sardines and anchovies are of great economic importance, comprising approximately 30% of the global fish catch (FAO 2008). Their high abundance in the World Ocean is mainly attributed to their ability to exploit lower trophic levels, i.e. plankton, very efficiently (van der Lingen et al. 2009), especially in highly productive, upwelling systems. They are a key component of the systems where they are present (Freon et

al. 2009), channeling the energy from low to high trophic levels (van der Lingen et al. 2009). In most ecosystems, sardines are primarily non-selective filter feeders (van der Lingen et al. 2009), although in laboratory studies they have been observed to exhibit prey size or prey type selectivity, particularly when particulate feeding (van der Lingen 1994, Garrido et al. 2007).

Food consumption in fish is considered to depend primarily on body size and water temperature (Jobling 1998). Consumption increases with body size fol-

lowing a power function and is usually expressed as a proportion of body weight consumed within a diel cycle (daily ration: grams of food consumed per gram of fish weight per day) (Jobling 1998). The response of consumption to water temperature is dome-shaped; feeding rates increase as temperature rises, reach a maximum at some intermediate temperature and further temperature increase leads to a drastic reduction in feeding rates (Jobling 1998). Recent attempts to couple small pelagic fish bioenergetics models with lower trophic level models (LTLs) have generally considered this size and temperature dependency of plankton consumption (e.g. Politikos et al. 2011). However, other factors may additionally affect food consumption (e.g. photoperiod, reproductive activity, previous days' consumption), but have been poorly investigated in fish (Jobling 1998 and references therein).

Sardine stocks (*Sardina pilchardus* and *Sardinops sagax*) are generally found in productive coastal upwelling regions along the eastern margins of the Atlantic and Pacific Oceans (Freon et al. 2009). In contrast, the Mediterranean Sea is one of the most oligotrophic areas of the world, with very low nutrient concentrations (Azov 1991) and intense thermal stratification during summer. In this basin, small pelagic fish stocks, including the sardine *Sardina pilchardus*, inhabit coastal areas typically associated with less saline waters (e.g. Ebro River delta in the Catalan Sea, Gulf of Lions, Po River in the Adriatic Sea, North Aegean Sea) which are characterized by relatively higher productivity (Somarakis et al. 2006). In recently developed trophic mass-balance models for the Mediterranean Sea, the importance of sardines has been highlighted in all systems considered, namely the Catalan Sea, the Adriatic Sea and the NE Aegean Sea (Tsagarakis et al. 2010).

Information on the diel variation and intensity of feeding of sardine in the Mediterranean is scarce and contradictory. Andreu (1969) suggests that sardines feed during daylight, but Gómez-Larrañeta (1960) claims that feeding continues throughout the night. In upwelling regions, sardines are considered continuous or daytime feeders (van der Lingen et al. 2008 and references therein). The main objective of the present study was to assess the pattern of diel periodicity, feeding intensity and consumption of sardines and, where possible, the principal characteristics of the water column that might control this pattern. The analysis was based on fish samples collected at a coastal site in the NE Aegean Sea (eastern Mediterranean) that covered the entire 24 h cycle in both summer (July 2007 and July 2008) and winter (December 2007 and February 2009). In particular, we were interested in answering the following questions: (1) Is there any peak in the feeding intensity of sardines or fish fed continuously throughout the diel cycle; (2) Does the daily ration change with ontogeny; (3) Does the daily ration differ between the reproductive (winter; Ganias et al. 2007) and growing/energy storage season (summer; Ganias et al. 2007); and (4) Do prey availability and/or physical conditions affect consumption rates?

## MATERIALS AND METHODS

### Data collection

Sardines *Sardina pilchardus* were sampled at a shallow (mean depth  $\approx 30$  m), coastal site in the North Aegean Sea (Fig. 1) in the vicinity of the mouth of the Nestos River. Sampling took place onboard the 25 m RV 'Philia' in July 2007 (S07), December 2007 (W07), July 2008 (S08) and February 2009 (W09). A small pelagic trawl with a 7 m vertical opening and 8 mm mesh size (knot-to-knot) in the cod-end was used. Sardines were captured in a total of 50 hauls. Tow duration was generally shorter than 30 min, to minimize stress and cod-end feeding of fish. Trawling depth was adjusted according to fish position in the water column, and it was variable during the day (the trawl was towed in a step-oblique manner) in order to catch both adults (distributed close to the bottom) and juveniles (more surface oriented) (Anonymous 2010). Trawling was carried out close to the surface at night, because sardines migrate to this layer at dusk where schools disperse (Giannoulaki et al. 1999). Given constraints in sampling over the 24 h onboard the small research vessel, trawling was car-

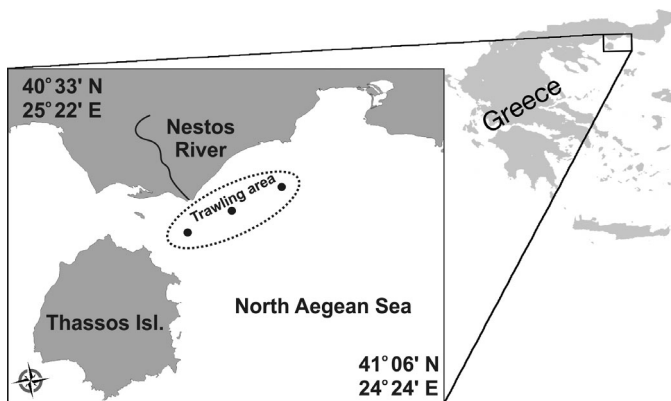


Fig. 1. Map of the study area indicating the trawling area and the 3 sampling stations where environmental parameters were collected



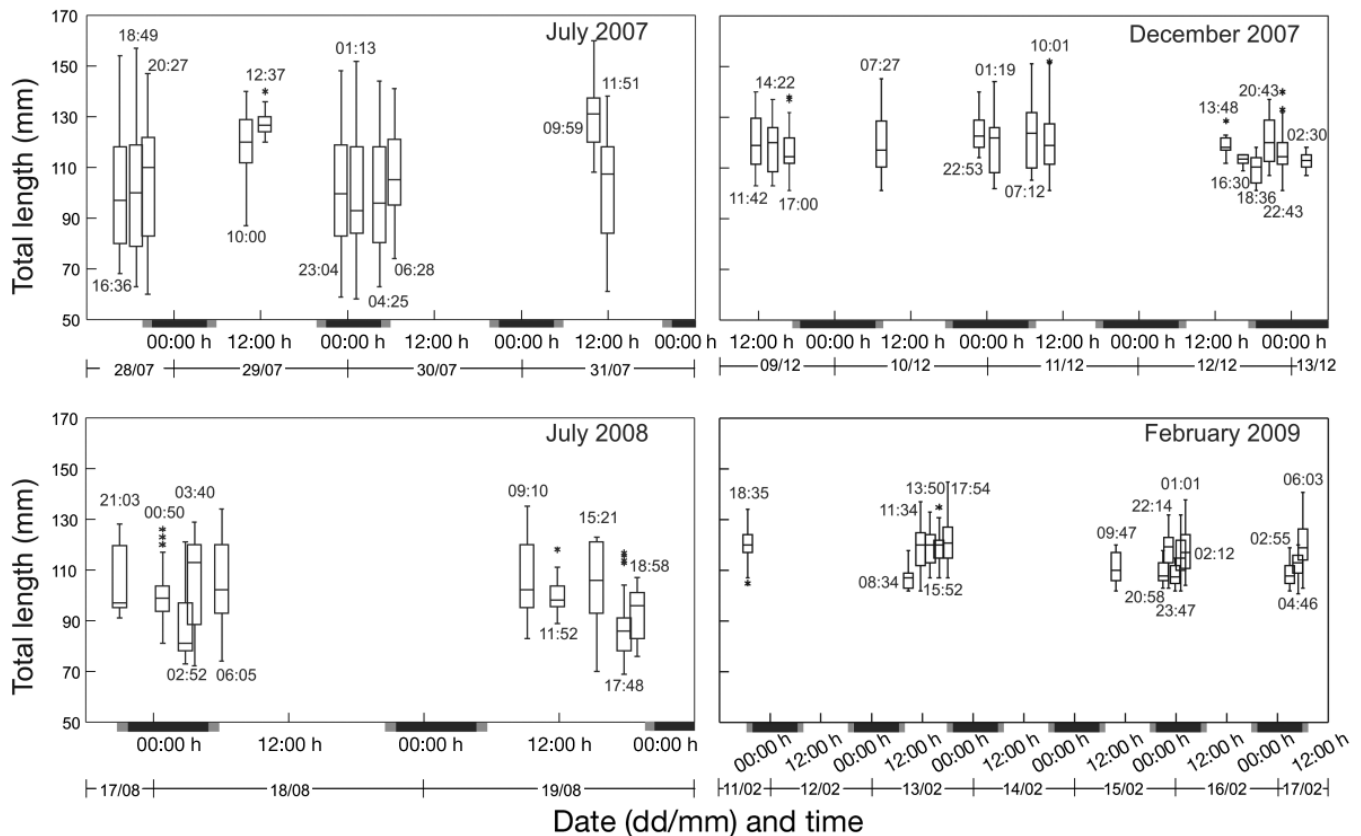


Fig. 2. *Sardina pilchardus*. Boxplots of sardine length for all hauls performed in each sampling period. Boxes represent interquartile ranges; internal horizontal bars represent the median; whiskers represent 1.5× the interquartile range, and asterisks are given for outliers. Mean sampling time is also indicated. Nautical twilight (grey bars) and nighttime (black bars) are also shown on the bottom axes

ried out at different times of day on consecutive days in an attempt to cover the entire 24 h cycle (Fig. 2). Occasionally, sampling was not possible due to bad sea conditions or the catch was negative for sardine. Hence, in order to examine the daily ration and feeding periodicity, samples from different dates (Fig. 2) were pooled and assigned to 8 consecutive 3 h time intervals representing an entire diel cycle (i.e. 23:00 to 02:00, 02:00 to 05:00, ..., 20:00 to 23:00 h).

A SBE 25 CTD profiler was used in each sampling period to record temperature, salinity and fluorescence at 3 stations covering the mean trawling path (Fig. 1). Mesozooplankton and microplankton samples were collected with vertical tows of a standard WP2 net (200  $\mu\text{m}$  mesh size) and a scaled-down version (25 cm diameter) of the same sampler (50  $\mu\text{m}$  mesh size). Only the size fractions from 50 to 200  $\mu\text{m}$  and from 200 to 2000  $\mu\text{m}$  were used for biomass estimations of microplankton and mesozooplankton, respectively, after sieving each sample through appropriate meshes to exclude organisms >200  $\mu\text{m}$  and >2000  $\mu\text{m}$ . Each fraction was filtered on pre-weighed

GF/C filters and dried at 60°C to constant weight. Depth-stratified water samples were also collected for chlorophyll *a* (chl *a*) determination.

After each haul, fish were immediately put in iced seawater, sorted into 4 size classes (40–80, 81–100, 101–120 and >120 mm) and at least 20 fish per size class (when possible) were frozen at –35°C. Two size classes were finally considered for analysis—juveniles (<100 mm) and adults ( $\geq$ 100 mm)—after merging the 40–80/81–100 and 101–120/>120 mm size classes due to insufficient numbers of fish in the original size class in each 3 h time interval (see ‘Results’).

In the laboratory, fish were thawed, and measurements of total length (TL, mm), total weight (TW, 0.01 g) and eviscerated weight (EW, 0.01 g) were taken. Gender, macroscopic maturity and gonad weight (GW, 0.1 mg) were also recorded. The digestive tracts were removed, stomachs were dissected and their contents were washed with distilled water, filtered on pre-weighed Whatman GF/C filters and dried at 60°C to constant weight. Only contents of the stomach (cardiac, cecum and pyloric part) were ana-

lyzed. Contents of the intestine were discarded to reduce bias caused by different rates of digestion and gut passage times (Hyslop 1980). Dry weight (DW) of stomach contents was considered in the present study. No signs of regurgitation due to sampling stress were recorded.

In addition to fish used in the stomach content analysis, additional specimens were collected randomly from the trawl catches and transferred to the laboratory for analyses. These random samples were pooled with those used in the stomach content analysis to calculate weight–length relationships for each sampling period.

### Data analysis

The EW–length (TL) relationship of sardine ( $n = 3041$ ) caught and measured during the summer cruises was examined first to assess whether a shift in allometric growth existed that could be used to separate the juvenile from the adult stage (Nikolioudakis et al. 2010). For this purpose, a piecewise regression was fit to the log-transformed data (natural logarithms):

$$\log(\text{EW}) = b_0 + b_1 \log(\text{TL}) + b_2 \{[\log(\text{TL}) - b_3] \times [\log(\text{TL}) \geq b_3]\} \quad (1)$$

where  $b_0$  is the  $y$ -intercept,  $b_1$  is the slope of the regression during the juvenile stage,  $b_2$  is the change in slope that results in the slope of the relationship during the adult stage, and  $b_3$  is the mean length at change from juvenile to adult (Nikolioudakis et al. 2010).

The average catch per unit effort (CPUE) of sardine (catch [kg]/haul duration [h]) in the hauls that had been carried out during the night was calculated as an index of sardine density in the sampling area. Nighttime hauls were considered more representative than the daytime hauls given the diel variation in aggregation patterns, vertical distribution of juveniles and adults and changing trawling depth (see above) during the day (Wilson et al. 1996).

The mean somatic condition (SC) of adult or juvenile fish in each sampling period (SP) was estimated from an analysis of covariance model (ANCOVA) (Somarakis et al. 2011):

$$\log(\text{SC}) = a + b_1 \log(\text{TL}) + b_2(\text{SP}) + b_3 \log(\text{TL})(\text{SP}) \quad (2)$$

Estimated marginal means in each sampling period at mean  $\log(\text{TL})$  represented the somatic condition (Somarakis et al. 2011). Multiple comparisons of somatic condition were made after Bonferroni adjust-

ments of significance levels. Differences in environmental parameters between periods were tested by ANOVAs or, when assumptions of ANOVA were not met, by Kruskal-Wallis tests. Student-Newman-Keul's or Dunn's tests were used for parametric and non-parametric multiple comparisons (Zar 1999).

A total of 1934 stomachs were used in the daily ration analysis. Empty stomachs were not considered, as recommended by Bromley (1994). For each fish, a stomach fullness index (SFI) was calculated by dividing the stomach content DW (measured to the nearest 0.1 mg) by EW [SFI = DW  $\times$  1000/EW]. SFI (and various modifications of it) is an index that has been used widely in studies of daily ration (e.g. Tudela & Palomera 1995, H eroux & Magnan 1996, van der Lingen 1998, Plounevez & Champalbert 2000). However, when the index was applied to sardines, a strong size-dependency was revealed (see 'Results'). Hence, we did not use this index in any subsequent analysis. Values of stomach content DW were used instead after adjusting for the effect of fish size using generalized linear models (GLMs; McCullagh & Nelder 1989). The predictor variables of GLMs were SP, sampling time (Time), fish EW and, in the case of adults, gender (G). The most appropriate link function and error model were chosen on the basis of residual plots. A log-link function along with a gamma error structure model was found to be adequate. Modeling was carried out using the R software (R Development Core Team 2009). All predictors and their first and second order interactions were initially included in the model. The stepAIC function (R package 'MASS', V7.3-5; Venables & Ripley 2002) was used to select the significant predictors and to estimate the coefficients of the models. Predictors were removed by backward elimination based on Akaike's information criterion (AIC). AIC balanced the degree of fit of a model with the number of variables, in order to find the most parsimonious model. Only those predictors which contributed significantly to the model were kept. Estimated marginal means of DW (fixed at mean EW) for each sampling period and time interval ('effects' package; Fox 2003) were used as inputs to the consumption models described below.

For estimating daily ration, 2 widely used consumption models were considered: (1) the Elliott & Persson (E-P) model (Elliott & Persson 1978) and (2) the Eggers model (Eggers 1979). In the Eggers model, feeding is considered continuous and constant during the feeding period ( $T_i$ ), while in the E-P model feeding is assumed to be constant only within each specific, consecutive sampling interval. Both models are based on the assumption that stomach contents

decline exponentially with time. Moreover, to perform accurately, the E-P model requires that sampling intervals be 3 h or shorter (Elliott & Persson 1978).

For the E-P model, consumption ( $C_t$ ) for each time interval ( $t = 3$  h) was estimated as:

$$C_t = [(S_t - S_0 e^{-R \times t}) R \times t] / (1 - e^{-R \times t}) \quad (3)$$

where  $S_0$  and  $S_t$  are the standardized stomach content at the beginning and end of each time interval  $t$  and  $R$  is the instantaneous gastric evacuation rate. The daily ration ( $C_{E-P}$ , daily ration) was calculated as the sum of partial consumptions over the assumed  $T_f$ . The feeding period was defined as the period from minimum to maximum standardized stomach content (Tudela & Palomera 1995). For the Eggers model, the daily ration was estimated as:

$$C_E = S_{avg} \times R \times T_f + (S_b - S_e) \quad (4)$$

where  $S_{avg}$  is the average stomach content DW over  $T_f$ , and  $S_e$  and  $S_b$  are the stomach content DW at the end and at the beginning of  $T_f$ , respectively. This model assumes that the weight of the stomach contents changes significantly between the beginning and end of  $T_f$ . The standard error for  $C_{E-P}$  was approximated following the  $\delta$  method as proposed by Worobec (1984).

The instantaneous gastric evacuation rate ( $R$ ) was estimated as recommended in Héroux & Magnan (1996): for all pairs of consecutive hauls performed during the same day a series of  $R$  values were calculated:

$$R = (\ln S_t - \ln S_0) / t_i \quad (5)$$

where  $t_i$  is the time elapsed between hauls. The gastric evacuation rate used was the maximum  $R$  ( $R_{max}$ ).  $R$  was estimated for each sampling period separately for adults and juveniles. The assumptions for using  $R_{max}$  were that stomach contents declined exponentially during the non-feeding period and that no feeding was taking place at that time.

For comparison with results of similar studies, daily ration was also calculated as a fraction of total wet weight (%TW) by converting DW to wet weight. For this conversion, we assumed a water content value of 87%, i.e. that of copepods of the genus *Acartia* (Borme 2006). Copepods are the most significant part of the diet (in terms of weight and carbon contribution) for the Mediterranean sardine (authors' unpubl. data, but see e.g. Garrido et al. 2008 for the Iberian sardine).

Finally, estimates of consumption in different sampling periods were compared with environmental

and fish parameters recorded during the surveys using appropriate regression and/or ANCOVA models. The density dependency of consumption was evaluated by comparing it with the ratio of mesozooplankton biomass to sardine CPUE.

## RESULTS

The residual plot of the weight-length relationship of fish *Sardina pilchardus* caught in summer (Fig. 3A) revealed a non-random (structured) distribution of residuals indicative of an ontogenetic transition (Nikolioudakis et al. 2010 and references therein). The piecewise regression fitted to the weight-length data [ $\log EW = -12.12 + 3.05 \times \log TL + 0.343 \times (\log TL - 4.62) \times (\log TL \geq 4.62)$ ],  $r^2 = 0.988$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 3041$ ) had a significant ( $p < 0.0001$ ) inflexion point at the length of 101.43 mm TL (95% confidence intervals: 99.03 to 103.90 mm) (Fig. 3B) and randomly distributed residuals. Fish size range in each haul is shown in Fig. 2. During the winter cruises, all sardines were  $>100$  mm (Fig. 2), with their gonads classified macroscopically as developing/mature (see also mean gonadosomatic index [GSI] values in Table 1). The weight-length relationship for winter had randomly distributed residuals (not shown).

The water column was well stratified in summers and mixed in winters (Fig. 4), with significantly higher temperatures and lower surface salinities in S07 and S08 (Table 1). Productivity was higher in winters as indicated by the increased chl *a*, microplankton and mesozooplankton, with mesozooplankton biomass being significantly higher only in W07 (Table 1). Sardine CPUE was higher in 2007, especially in S07. The somatic condition of adults was lower in winter, when GSIs were higher (sardine reproductive period) (Table 1).

Plots of the SFI against fish weight revealed that the SFI was often size dependent, especially in summer when both juvenile and adult sardines were sampled (e.g. July 2007; Fig. 5). Hence, use of the SFI was not appropriate for comparisons of samples with different fish sizes. We therefore adopted the GLM approach to standardize stomach contents for the effect of fish size.

The most parsimonious GLMs for juveniles ( $<100$  mm) and adults ( $\geq 100$  mm) explained 91.12 and 75.05% of the deviance, respectively (Table 2). In both cases, Time was the predictor that explained the largest proportion of deviance ( $\sim 77\%$  for juveniles and  $\sim 42\%$  for adults). Significant interactions of Cruise and Time with fish EW were interpretable in

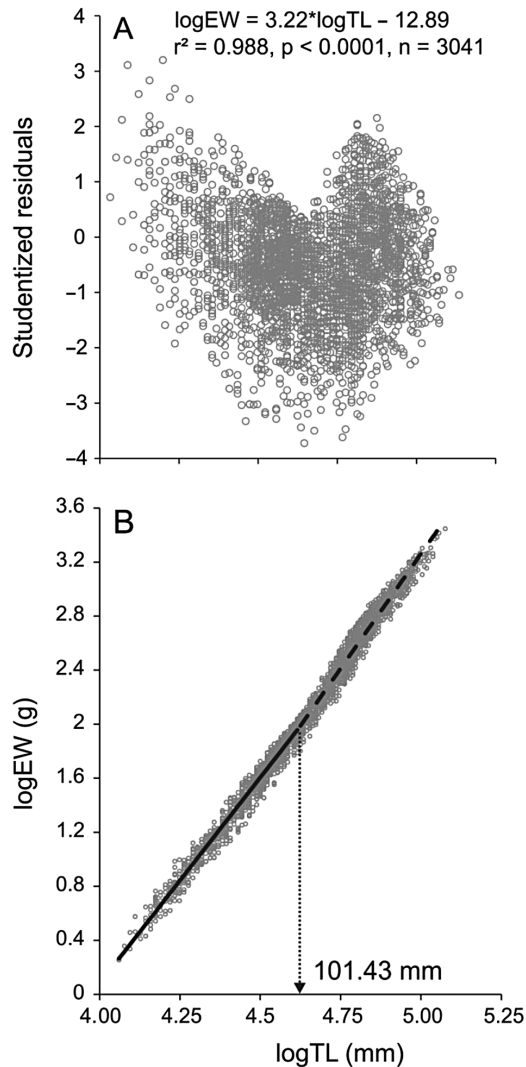


Fig. 3. *Sardinia pilchardus*. (A) Plot of the residuals of the single-stage, weight–length relationship of sardines captured during summers. (B) Piecewise regression fitted to the same dataset. The estimated inflection point (length at slope change) is indicated. EW: eviscerated weight; TL: total length

terms of changing slopes of the DW–EW relationship between cruises and time intervals (see also Fig. 4). With regards to adults, terms including gender (G) were not significant.

The estimated marginal means with 95% confidence intervals for the multiplicative effect of Cruise  $\times$  Time are shown in Fig. 6. Fish EW was fixed at 4.43 g for juveniles and 11.58 g for adults. A clear daytime feeding pattern was revealed in summer for both juveniles and adults. The lowest DWs occurred around sunrise, progressively increasing throughout the course of the day, to peak at around sunset (Fig. 6A,B,C,E). All stomachs analyzed in July were full at sunset, and prey items were intact. In winter, sardines were feeding throughout the day and continued to feed in the early night (Fig. 6D,F), which contrasted with summer, when feeding ceased at night. After the peak feeding time (during dusk in summer and after midnight in winter), the stomach DW dropped (Fig. 6). The degree of digestion of prey items in stomachs increased as the night progressed further, implying that the non-feeding period took place during the night.

The estimated gastric evacuation rates are given in Table 3. *R*-values of juveniles and adults in summers were similar. A significant relationship existed be-

Table 1. *Sardinia pilchardus*. Comparison of physical, biotic and fish parameters between different sampling periods in summer (S) and winter (W) of 2007, 2008 and 2009. Arithmetic means and *F*-values are provided, except for comparisons that did not meet the assumptions of the analysis of variance, for which medians and the Kruskal-Wallis statistic (*H*) are given. Asterisks indicate significant differences: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ . GSI: gonadosomatic index; (-): no data available

	S07	W07	S08	W09	Statistic
Surface temperature (°C)	26.45 <sup>a</sup>	14.11 <sup>b</sup>	26.86 <sup>a</sup>	11.16 <sup>c</sup>	$F = 15812.13^{***}$
Surface salinity	34.37 <sup>c</sup>	36.57 <sup>a</sup>	34.29 <sup>d</sup>	36.40 <sup>b</sup>	$H = 18.42^{***}$
Mean temperature in the water column (°C)	17.86 <sup>a,b</sup>	14.72 <sup>c</sup>	18.90 <sup>a</sup>	11.36 <sup>d</sup>	$H = 90.00^{***}$
Mean salinity in the water column	38.02	37.18	37.85	36.74	$H = 5.30$
Mesozooplankton biomass (mg m <sup>-3</sup> )	29.02 <sup>b</sup>	36.40 <sup>a</sup>	24.70 <sup>b</sup>	28.05 <sup>b</sup>	$F = 7.54^{***}$
Microplankton biomass (mg m <sup>-3</sup> )	32.18 <sup>c</sup>	91.04 <sup>b</sup>	22.70 <sup>c</sup>	130.73 <sup>a</sup>	$F = 76.43^{***}$
Mean chl a in the water column (µg l <sup>-1</sup> )	0.14 <sup>c</sup>	1.36 <sup>a</sup>	0.13 <sup>c</sup>	0.76 <sup>b</sup>	$F = 98.89^{***}$
Catch per unit effort (kg h <sup>-1</sup> )	47.45 <sup>a</sup>	26.45 <sup>a</sup>	5.27 <sup>b</sup>	7.68 <sup>a,b</sup>	$F = 3.40^*$
Condition of adults	1.07 <sup>b</sup>	1.03 <sup>c</sup>	1.09 <sup>a</sup>	1.02 <sup>d</sup>	$F = 4517.40^{***}$
GSI	0.21 <sup>c</sup>	3.91 <sup>b</sup>	0.23 <sup>c</sup>	4.30 <sup>a</sup>	$H = 338.30^{***}$
Condition of juveniles	0.62	–	0.61	–	$F = 1.49$

<sup>a>b>c>d</sup>Homogenous groups

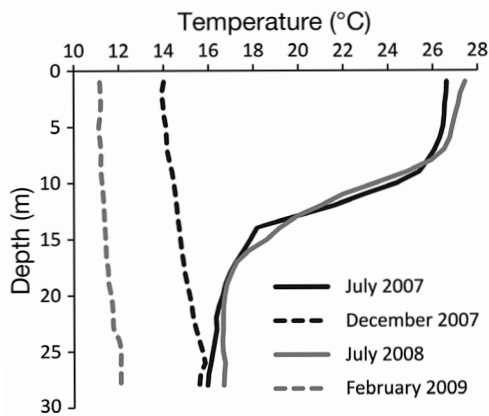


Fig. 4. Averaged profiles of water temperature in the sampling area

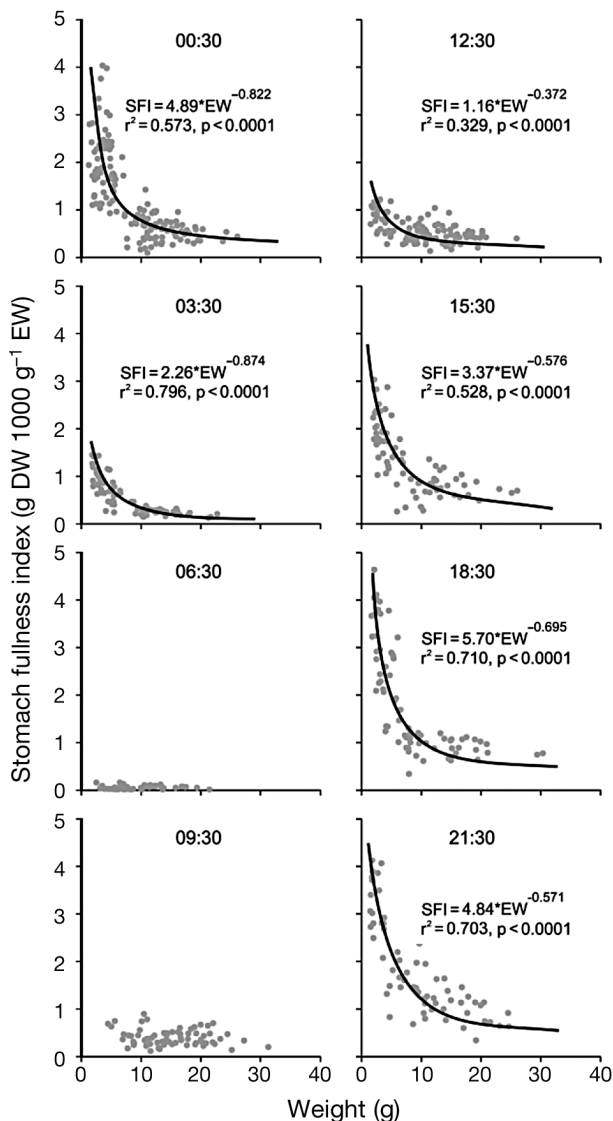


Fig. 5. *Sardina pilchardus*. Stomach fullness index (SFI) against eviscerated weight (EW) for each 3 h time interval in July 2007 (mean time is given, i.e. 00:30 represents 23:00 to 2:00 h). Significant power relationships are also given

tween  $R$  and surface (5 m) temperature ( $T$ ) ( $R = 0.075 \times e^{0.038T}$ ,  $n = 6$ ,  $r^2 = 0.785$ ,  $p < 0.05$ ).

Estimates of consumption by the models of Elliot-Persson and Eggers (Table 3) were highly correlated ( $r = 0.999$ ,  $p < 0.001$ ). Daily ration of juveniles in terms of percent TW was higher (4.25 and 5.36% for S07 and S08, respectively, based on  $C_{E-P}$ ) than that of adults (2.05 and 3.14% for S07 and S08, respectively, based on  $C_{E-P}$ ) in summer (Table 3), presumably because of their smaller size. In adults, daily ration was higher during S08 (3.14%) and W09 (3.67%), with lower consumption estimated in S07 (Table 3). Finally, consumption in W07 was higher than in S07. Higher consumption in S08 and W09 was coupled with lower sardine CPUEs (Table 1). When the ratio of mesozooplankton biomass to sardine CPUE [i.e.  $B_R = \log(\text{mesozooplankton biomass}/\text{CPUE})$ ] was related to daily ration, a significant relationship emerged: daily ration ( $C_{E-P}$ , %TW) estimated was significantly and linearly related to  $B_R$  when the size-class factor (juveniles or adults) was taken into account (Table 4, Fig. 7A). Indeed, mean weight of juveniles and adults (juveniles: 4.82 g TW, adults: 12.81 g TW) entered into the  $C_{E-P}$ -on- $B_R$  regression as a significant covariate (Fig. 7B), indicating that, if a linear decrease in food consumption with fish size is assumed, consumption in terms of %TW decreases by a factor of 0.255  $g^{-1}$  increase in TW.

## DISCUSSION

In contrast to upwelling areas, the Mediterranean Sea is highly oligotrophic and has often been characterized as a marine desert (Azov 1991). However, certain coastal areas under the influence of low-salinity waters are relatively productive and contain important habitats for small pelagic fish stocks in the Mediterranean (Palomera et al. 2007). In the present study, the sampling area (in the coastal area in the proximity of the Nestos River) is a 'hot-spot' for small pelagic fish stocks in the Aegean, with high concentrations of both adults and juveniles (Tsagarakis et al. 2010). In summer, sardine *Sardina pilchardus* populations are dominated by juvenile fish (Machias et al. 2008) that are mainly distributed in shallow waters, especially in the proximity of river mouths (Palomera et al. 2007, Tsagarakis et al. 2010).

The abrupt change in sardine allometric growth, indicated by the significant change in slope of the weight-length relationship at about 100 mm TL, seemed to be related to the ontogenetic transition from juvenile to adult. Indeed, during the winter sam-

Table 2. *Sardina pilchardus*. Analysis of deviance table for the gamma-based generalized linear model fitted to sardine stomach content dry weight. df: degrees of freedom; Time: sampling time; EW: eviscerated weight; \*\*\*p < 0.0001

Source of variation	df	Deviance	Explained deviance (%)	Residual df	Residual deviance	p-value
<b>Juveniles</b>						
Null				516	374.16	
Cruise	1	13.63	3.65	515	360.52	***
Time	7	288.22	77.03	508	72.31	***
EW	1	16.06	4.29	507	56.24	***
Cruise × Time	7	20.02	5.35	500	36.22	***
Time × EW	7	3.00	0.80	493	33.22	***
Total			91.12			
<b>Adults</b>						
Null				1416	1149.76	
Cruise	3	105.07	9.14	1413	1044.68	***
Time	7	486.16	42.28	1406	558.52	***
EW	1	59.68	5.19	1405	498.85	***
Cruise × Time	21	206.98	18.00	1384	291.87	***
Cruise × EW	3	5.02	0.44	1381	286.85	***
Total			75.05			

pling periods, all fish >100 mm were sexually mature, as indicated by the high GSIs (Table 1) and macroscopic staging of gonads. Furthermore, juvenile schools in summer differed in shape and vertical positioning when compared to adult schools (Anonymous 2010); the latter were mainly dense formations positioned near the sea bottom, whereas juvenile schools were ‘ribbon-shaped’ and distributed in mid-waters. The mean length at change from ribbon-shaped to regular sardine schools has been estimated at 105 mm (Anonymous 2010), which corresponds closely to the estimated change in the slope of the weight–length relationship. These observations justified the classification of sardine samples into adults

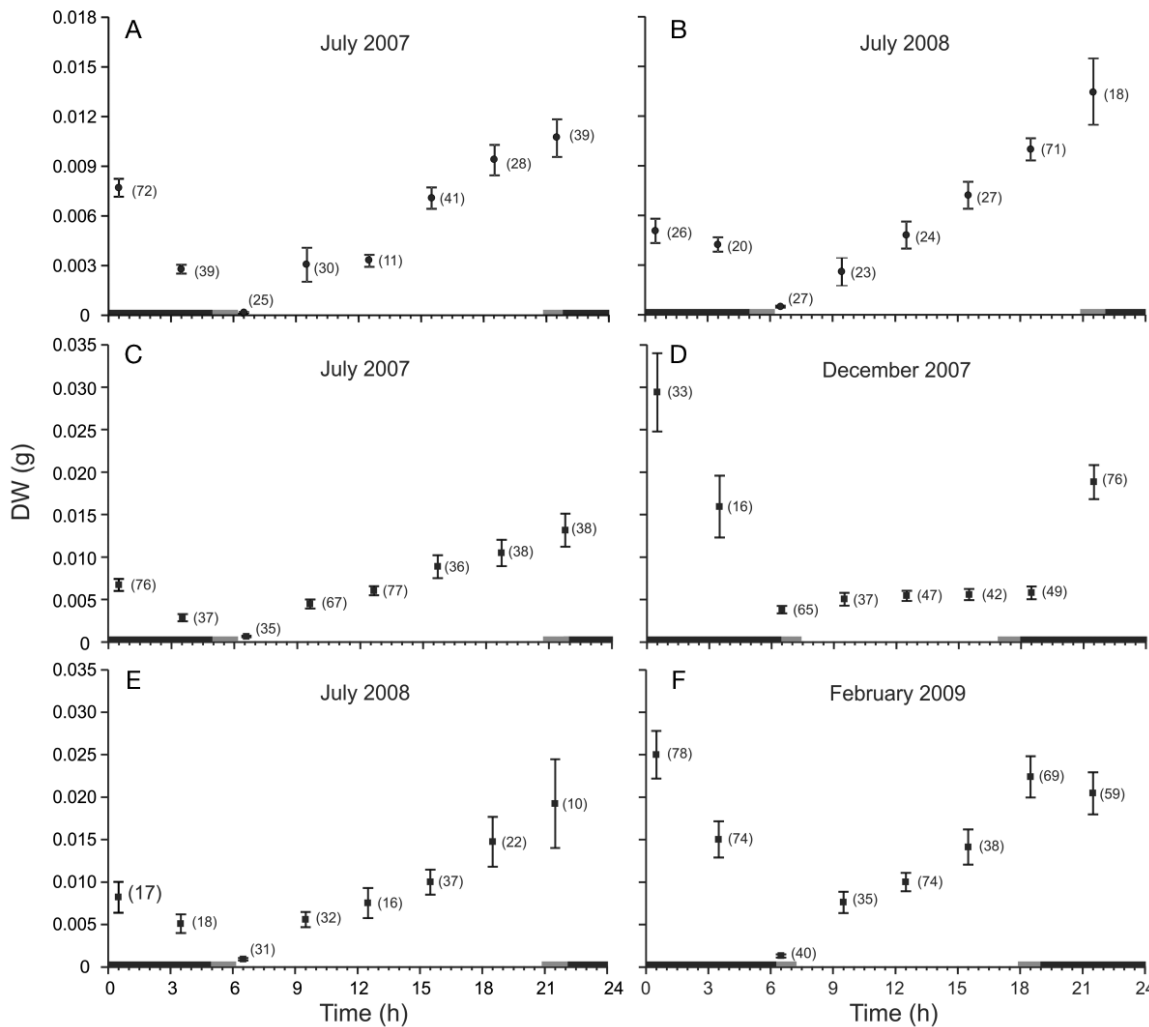


Fig. 6. *Sardina pilchardus*. Estimated marginal means of stomach content dry weight (DW, g), with 95% confidence intervals for juvenile (A & B) and (C to F) adult fish. The numbers of individuals analyzed are given in parentheses. Nautical twilight (grey bar) and nighttime (black bar) are also shown on the bottom axes

Table 3. *Sardina pilchardus*. Estimates of gastric evacuation ( $\text{h}^{-1}$ ) and consumption rates ( $\text{DW d}^{-1}$ ) for sardine. Consumption values are also expressed as percent total weight (%TW). S: summer; W: winter; A: adult sardines; J: juvenile sardines;  $R_{\text{max}}$ : gastric evacuation rate; DW: dry weight, standardized mean stomach content;  $C_{\text{E-P}}$ : daily ration according to the Elliott-Persson model;  $C_{\text{E}}$ : daily ration according to the Eggers model

Sampling period	Size class	$R_{\text{max}}$ ( $\pm$ SE)	DW	$C_{\text{E-P}}$ ( $\pm$ SE)	$C_{\text{E-P}}$ (%TW)	$C_{\text{E}}$	$C_{\text{E}}$ (%TW)
S07	J	0.197 (0.053)	0.0054	0.0266 (0.0029)	4.25	0.0262	4.18
S08	J	0.215 (0.099)	0.0065	0.0335 (0.0053)	5.36	0.0332	5.31
S07	A	0.196 (0.042)	0.0071	0.0342 (0.0031)	2.05	0.0337	2.02
W07	A	0.101 (0.038)	0.0181	0.0426 (0.0015)	2.56	0.0443	2.66
S08	A	0.225 (0.026)	0.0098	0.0524 (0.0053)	3.14	0.0520	3.12
W09	A	0.139 (0.060)	0.0145	0.0611 (0.0532)	3.67	0.0603	3.62

Table 4. *Sardina pilchardus*. Analysis of variance table for the ANCOVA model fitted to sardine consumption ( $C_{\text{E-P}}$ , as percent total weight).  $B_{\text{R}}$ :  $\log(\text{mesozooplankton biomass/Catch per unit effort, CPUE})$ . Adj.  $r^2 = 0.936$

Source	Sum of squares	df	Mean square	$F$	p-value
Model	6.892	2	3.446	37.647	0.008
Intercept	45.372	1	45.372	495.689	0.000
$B_{\text{R}}$	1.822	1	1.822	19.905	0.021
Size class	5.509	1	5.509	60.189	0.004
Error	0.275	3	0.092		
Total	80.877	6			
Corrected total	7.167	5			

( $\geq 100$  mm) and juveniles (<100 mm) in order to examine feeding periodicity and consumption. In the Pacific sardine in South Africa, smaller sardines (Age 0+) had larger daily rations than larger fish (Ages 1+, 2+, 3+, 4+) (van der Lingen 1998), implying that juvenile fish might have higher energy requirements.

Juvenile sardines in the Mediterranean invest primarily in growth during summer, with no visible mesenteric fat (Machias & Tsimenides 1995, authors' pers. obs.) in contrast to adult sardines which store lipids during summer, mainly to fuel egg production in winter (Ganias et al. 2007, Garrido et al. 2008). Adult sardines in the present study were in better somatic condition in summer, which agrees with the known cycles of energy storage and reproduction in this species (Ganias et al. 2007).

The SFI is widely applied in studies of food consumption in fishes; however, it should be used with caution. As with other ratio indices (e.g. the GSI [Somarakis et al. 2004a] and condition index [Bolger & Connolly 1989]), the SFI is valid for comparisons among samples only when the assumption of isometry between stomach content weight and body weight is met (H eroux & Magnan 1996, Somarakis et al. 2004a). In the present study, a strong dependency of the SFI on fish weight was identified which invalidated its use. A GLM approach was therefore fol-

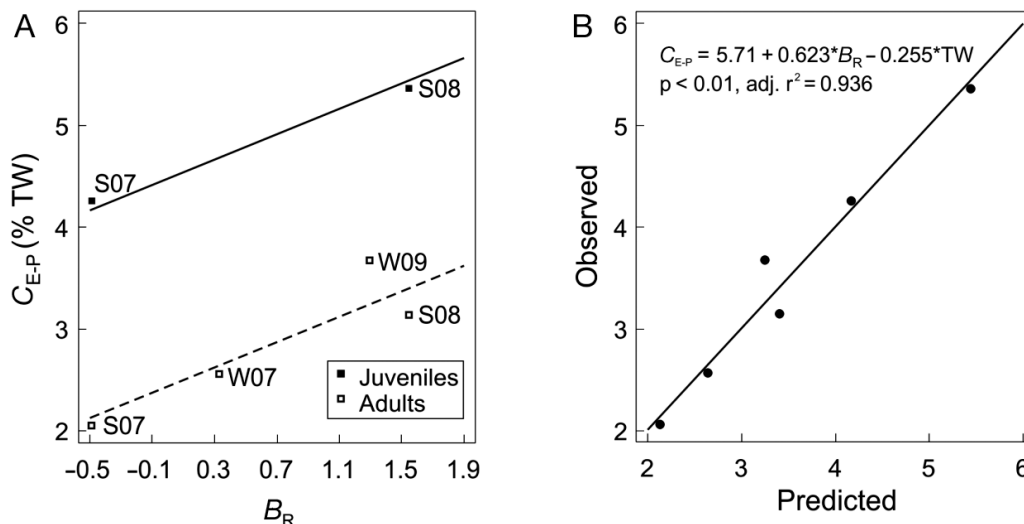


Fig. 7. *Sardina pilchardus*. (A) ANCOVA model of consumption ( $C_{\text{E-P}}$ ) versus mesozooplankton biomass/catch per unit effort ( $B_{\text{R}}$ ). (B) Observed versus predicted values of the multiple regression of  $C_{\text{E-P}}$  on  $B_{\text{R}}$  and fish total weight (TW)

lowed instead to standardize stomach content DWs.

In summer, both juveniles and adults fed during daytime, with a clear peak in feeding intensity at around sunset. In winter, the highest stomach contents were recorded after sunset, in the early night. Andreu (1969), based on opportunistic samples collected throughout the Mediterranean, suggested that sardine feeds during daytime. In the Adriatic Sea, the greatest feeding intensity was noted at dusk during the spring-to-autumn fishing season (Vučetić 1955). Gómez-Larrañeta (1960), however, claimed that sardine feeding goes on throughout the night.

In the present study, sardines exhibited high stomach fullness at dusk and in the early night when luminance levels were low. Feeding in low-light regimes is a general characteristic of clupeoid fish (Blaxter & Hunter 1982). Sardines can feed effectively at luminance levels  $<0.2$  mc (Muzinic 1964) and are able to use filter or particulate feeding over a broad prey size spectrum very efficiently (Garrido et al. 2007), shifting this feeding strategy according to prey concentration (van der Lingen 1994). Thus, a preliminary analysis of prey types in the stomachs of specimens in the sampling cruises of the present study (authors' unpubl. data) revealed that phytoplankton contributed numerically ~79% to sardine diet in winter, which suggested that filtering was probably the feeding mode employed at night. Some feeding activity was also recorded during the day, and this behavior has been observed for other small pelagic fish that are organized into schools (Fréon & Misund 1999 and references therein). Schooling behavior results in enhanced vigilance and reduced timidity, enabling individuals to allocate more time to feeding, even in the presence of predators (Fréon & Misund 1999 and references therein).

The high intensity of feeding of sardines during their ascent to surface waters could be linked with diel vertical migration (DVM) behavior. There are several factors that potentially affect (e.g. light, food, tides), and hypotheses that attempt to explain, the DVM behavior of fish (e.g. bioenergetic advantage, predation avoidance, optimization of different functions) (Neilson & Perry 2001). The visual stimulus required for the maintenance of schools (Blaxter & Hunter 1982, Fréon & Misund 1999, Bertrand et al. 2008) is reduced in the period before sunset when light is diminishing. This leads to the relaxation of sardine school formations and the parallel initiation of the DVM that takes place approximately 1 h before sunset in the Mediterranean (Giannoulaki et al. 1999). Sardine stomachs were full (summer) or almost full (winter) around sunset, suggesting that

the ascent towards surface waters and elevated feeding rates are probably synchronized. Maximization of food intake during the loosening of dense schools and initiation of DVM have also been reported for other small pelagic fish, e.g. Peruvian anchoveta *Engraulis ringens* (Bertrand et al. 2008). Mortality risks might also be reduced at low-luminance levels, as predators of small pelagic fish attack schools mainly during daytime (e.g. marine mammals, birds, fish predators) and based primarily on visual stimuli (Fréon & Misund 1999). Thus, the reduced luminance around sunset triggers the loosening of schools, while concurrently reducing predation risk. There is therefore an increased scope for food intake during dusk and at night.

One possible explanation for the different feeding patterns of sardines in summer and winter is the difference in thermal stratification. The high temperature of surface waters in summer relative to subsurface layers (Fig. 4) could explain the termination of feeding after sardines have ascended close to the surface at night. Food intake by fish increases with increasing temperature, reaches a peak and then falls more or less dramatically at supra-optimal temperature (Jobling 1998). In sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*, for example, a significant reduction in appetite and conversion efficiencies was noted at water temperatures from 20 to 24°C (Brett & Higgs 1970), possibly reflecting limitations in the capacity of the respiratory and circulatory systems to deliver oxygen to tissues under conditions of very high oxygen demand (Jobling 1997); such conditions are very likely to be met during searching, capturing and handling of prey. The high temperatures experienced by sardine above the thermocline in summer might therefore limit food intake.

Measurements of gastric evacuation rates in sardines and anchovies under controlled laboratory conditions have rarely been carried out, mainly due to difficulties in keeping small-sized clupeoid fish in experimental tanks (Blaxter & Hunter 1982). In our study, the  $R$  used for the calculation of daily ration was the highest evacuation rate ( $R_{\max}$ ) observed for all pairs of consecutive hauls performed during the same day (for similar approaches see, e.g. Boisclair & Leggett [1985] and Héroux & Magnan [1996]). The estimation of gastric evacuation rates in the field requires making a number of assumptions (e.g. no feeding takes place during the designated non-feeding period, captured fish have the same feeding history, temperature conditions do not change over the 24 h cycle) (Bernreuther et al. 2008). Additionally, the gastric evacuation rate in fish is known to be affected



by a variety of factors, including prey type and size, meal type, predator type and temperature (for a review see Bromley 1994).

In the present study, the increasing degree of digestion of prey items as the night progressed seemed to justify the definition of non-feeding periods. In summer, sardines experienced varying temperatures over the diel cycle owing to their DVM behavior and the thermal stratification of the water column. Hence, the  $R_{\max}$  values calculated during the non-feeding period at night (when fish were located close to the surface) could be higher than actual evacuation rates in the daytime, when fish were distributed below the thermocline. This, in turn, would lead to an overestimation of the consumption rates in summer. Similar exponential increase in  $R$  with increasing temperature, such as that reported in the present study, has also been found in a number of experimental studies (e.g. Elliott 1972, Bernreuther et al. 2008, 2009). When this relationship was used to recalculate the evacuation rate at the depth occupied by sardines during daytime in summer (i.e. below the thermocline), the resulting mean  $R$  values for S07 and S08 were lower by ~23 and ~34 % for juveniles and adults, respectively. Using the recalculated values of  $R$  in the consumption models, daily ration estimates were lower by ~15 and ~22 % for juveniles and adults, respectively (average of  $C_{E-P}$  in S07 and S08). However, in a number of studies, higher evacuation rates have been observed during the feeding period than in the non-feeding period (Richter et al. 2002 and references therein), but see also Bernreuther et al. (2008) for an exception in *Clupea harengus*. Hence, even if a temperature correction was applied for  $R$  in summer during daytime, it was likely that an increase of  $R$  during the feeding period would counteract the expected decrease in  $R$  due to low temperature below the thermocline. Finally, in sprat *Sprattus sprattus*, the general model describing the  $R$ - $T$  relationship predicts an increase of  $R$  with  $T$ , but a subsequent decrease at higher  $T$  (Bernreuther et al. 2009). If the latter is also the case for sardine above the thermocline, the calculated  $R_{\max}$  during nighttime could be a realistic value to implement in the consumption models.

Regarding other factors affecting  $R$ , the effect of fish size is debated, as in some studies no significant effect was noted (e.g. Persson 1979), whereas, in others, the effect of size was significant (e.g. Temming & Herrmann 2001, Bernreuther et al. 2009). Prey type is also known to affect  $R$  in Pacific sardines, with phytoplankton prey leading to higher  $R$  values than zooplankton (van der Lingen 1998). If such an effect

holds true for Mediterranean sardine as well, it could partially explain the higher  $R_{\max}$  values in W09 ( $0.139 \text{ h}^{-1}$ ) than in W07 ( $0.101 \text{ h}^{-1}$ ). Although temperature was significantly lower in W09 and  $R_{\max}$  was expected to be lower than that of W07, the numerical contribution of phytoplankton in sardine diet was ~83 % in W09, while the respective proportion during W07 was ~73 % (authors' unpubl. data).

Bearing in mind the above difficulties in estimating  $R$  from field data, the estimated values of the gastric evacuation rate obtained with the  $R_{\max}$  approach (Boisclair & Leggett 1985, Héroux & Magnan 1996) were considered the most appropriate for the present study. Gastric evacuation rates obtained for other clupeoids like Atlantic herring *Clupea harengus*, Pacific sardine *Sardinops sagax* and Baltic sprat *Sprattus sprattus* range from  $0.09$  to  $0.56 \text{ h}^{-1}$  (Arrhenius & Hansson 1994, van der Lingen 1998, Darbyson et al. 2003, Bernreuther et al. 2008, 2009). However, direct comparisons of gastric evacuation between species are probably meaningless due to the dependency of evacuation rate on temperature and food type (van der Lingen 1998) and whether  $R$  is calculated using DW or SFI values (Héroux & Magnan 1996).

Two widely used consumption models proposed by Elliott & Persson (1978) and Eggers (1979) were applied here for comparative purposes. The E-P model is generally considered to be accurate (Hayward 1991) and to perform better in filter feeders and grazers that demonstrate feeding periodicity (Richter et al. 2002). The Eggers model, on the other hand, is considered more appropriate for species that feed throughout the day on a wide range of prey types, exhibiting occasional feeding peaks and having no rigid feeding periodicities (Héroux & Magnan 1996). In the case of sardine, the 2 models produced very similar consumption estimates, as was also the case in other studies (Boisclair & Leggett 1988, Hayward 1991, Héroux & Magnan 1996, Richter et al. 2002). Although the key assumption of the Eggers model, i.e. continuous feeding, was not met in the present study, it provided very close estimates to the E-P model, suggesting that it could be used instead. The Eggers model is simpler but still robust, permitting lower sampling frequency than the E-P model (Boisclair & Leggett 1988, Héroux & Magnan 1996). However, it may overestimate daily ration, particularly at longer sampling intervals and at medium- and high-ration levels (Hayward 1991).

The estimated daily ration values for sardine exhibited seasonal and inter-annual variability. The feeding intensity of sardine has also been reported to vary between years and seasons, being higher when

productivity is high, especially during the spring and winter months off the Atlantic coasts of Portugal (Garrido et al. 2008). In our case, summer consumption values were lower than those of the following winter, when chl *a* and plankton biomass were both higher. Despite significant differences in mean zooplankton biomass and chl *a* concentration among seasons, consumption rates were not significantly correlated with either zooplankton or chl *a*. Daily ration is known to vary with type of food because of differences in gastric evacuation rates for different prey types (van der Lingen 1998). In Pacific sardine *Sardinops sagax*, field estimates of daily ration ranged from 0.99 to 2.52 and from 2.97 to 7.58% TW d<sup>-1</sup> for fish consuming zooplankton and phytoplankton, respectively (van der Lingen 1998). The latter author provided additional estimates of 1.73 to 5.18 and 2.31 to 6.93% TW for far eastern and Peruvian sardines, respectively. In laboratory experiments, the daily ration of 1 yr old Pacific sardines fed synthetic pellets ranged from 1.06 to 2.40% TW (Noguchi et al. 1990). Finally, from back-calculated growth data, Watanabe & Saito (1998) estimated that the daily requirements in carbon of juvenile sardines ranged from 5.6 to 9.6 mg C d<sup>-1</sup>, which, according to the conversion factors used in their study, corresponded to daily rations of 3.52 and 5.68% TW for fish of ~0.83 and ~0.30 g TW, respectively.

In the Mediterranean Sea, the only available daily ration estimates for small pelagic fish are those for European anchovy *Engraulis encrasicolus* (Tudela & Palomera 1995, 1997, Plounevez & Champalbert 2000). Using an evacuation rate of 0.423 ± 0.196 h<sup>-1</sup> (estimated in Tudela & Palomera 1995), adults of this species have been found to consume from 3.4 to 3.9% TW during the summer spawning period. Furthermore, anchovy studies in the Mediterranean (Tudela & Palomera 1995, 1997, Plounevez & Champalbert 2000, Borme et al. 2009) indicate a diel feeding intensity pattern similar to that of sardine in the present study during summer, i.e. daytime feeding, with peak intensity at around sunset.

One of the most interesting findings of the present study was the positive relationship between consumption and the index of per capita food availability, i.e. the biomass ratio, log(mesozooplankton biomass/CPUE) (Fig. 7). This relationship is indicative of a density-dependent effect, i.e. when per capita food availability is increased, daily ration is higher.

Density-dependence responses have increasingly been identified in small pelagic fish including expansion–contraction of habitats (e.g. Somarakis et al. 2004b) and changes in somatic condition, gonad

mass and length at maturity (van der Lingen et al. 2006). In the Aegean Sea, the daily specific fecundity of anchovy is strongly and positively related to the ratio of mesozooplankton biomass to fish biomass (Somarakis et al. 2011). This is to our knowledge the first time that a relationship between per capita food availability and consumption has been demonstrated. The implications are important, especially in coupled biogeochemical and fish bioenergetics models in which small pelagic fish consumption is modeled as a function of prey density (e.g. Politikos et al. 2011) without taking into consideration any density-dependent control.

*Acknowledgements.* The present study was part of the European Project SARDONE ('Improving assessment and management of small pelagic species in the Mediterranean', FP6-44294). The authors thank Dr. M. Giannoulaki, E. Schismenou, K. Tsagarakis and the captain and the crew of the RV 'Philia', for their invaluable help during sampling, as well as the technical staff of HCMR who assisted in the present study. Thanks are also due to the entire SARDONE 'feeding team' and to all the Sardone team participants that collaborated in the preparation of a common protocol and the design of feeding studies for small pelagic fish in the Mediterranean. Finally, we thank the 3 anonymous reviewers who helped improve our manuscript.

#### LITERATURE CITED

- Andreu B (1969) Las branquiaspinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb.). Inv Pesq 33:425–607 (in Spanish)
- Anonymous (2010) Improving assessment and management of small pelagic species in the Mediterranean. Final report to the European Commission Project FP6-44294, CNR-ISMAR, Ancona
- Arrhenius F, Hansson S (1994) *In situ* food consumption by young-of-the-year Baltic sea herring *Clupea harengus*: a test of predictions from a bioenergetics model. Mar Ecol Prog Ser 110:145–149
- Azov Y (1991) Eastern Mediterranean—a marine desert? Mar Pollut Bull 23:225–232
- Bernreuther M, Herrmann JP, Temming A (2008) Laboratory experiments on the gastric evacuation of juvenile herring (*Clupea harengus* L.). J Exp Mar Biol Ecol 363:1–11
- Bernreuther M, Temming A, Herrmann JP (2009) Effect of temperature on the gastric evacuation in sprat *Sprattus sprattus*. J Fish Biol 75:1525–1541
- Bertrand A, Gerlotto F, Bertrand S, Gutiérrez M and others (2008) Schooling behaviour and environmental forcing in relation to anchoveta distribution: an analysis across multiple spatial scales. Prog Oceanogr 79:264–277
- Blaxter JHS, Hunter JR (1982) The biology of the clupeoid fishes. Adv Mar Biol 20:1–223
- Boisclair D, Leggett WC (1985) Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. Can J Fish Aquat Sci 42:556–566
- Boisclair D, Leggett WC (1988) An *in situ* experimental evaluation of the Elliott and Persson and the Eggers models

- for estimating fish daily ration. *Can J Fish Aquat Sci* 45: 138–145
- Bolger T, Connolly PL (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J Fish Biol* 34:171–182
- Borme D (2006) Ecologia trofica dell'acciuga *Engraulis encrasicolus* in Adriatico settentrionale. PhD thesis, University of Trieste
- Borme D, Tirelli V, Brandt SB, Fonda Umani S, Arneri E (2009) Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Mar Ecol Prog Ser* 392:193–209
- Brett JR, Higgs DA (1970) Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon. *J Fish Res Board Can* 27:1767–1779
- Bromley PJ (1994) The role of gastric evacuation experiments in quantifying the feeding rates of predatory fish. *Rev Fish Biol Fish* 4:36–66
- Darbyson E, Swain DP, Chabott D, Castonguay M (2003) Diel variation in feeding rate and prey composition of herring and mackerel in the southern Gulf of St. Lawrence. *J Fish Biol* 63:1235–1257
- Eggers DM (1979) Comments on some recent methods for estimating food consumption by fish. *J Fish Res Board Can* 36:1018–1019
- Elliott JM (1972) Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshw Biol* 2:1–18
- Elliott JM, Persson L (1978) The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J Anim Ecol* 47:977–991
- FAO (Food and Agriculture Organization) (2008) FISHSTAT Plus: universal software for fishery statistical time series, Version 2.3. FAO Fisheries Department, Fishery Information, Data and Statistics Unit. Available at: [www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en](http://www.fao.org/fishery/statistics/software/fishstat/en) (accessed on 23 March, 2011)
- Fox J (2003) Effect displays in R for generalised linear models. *J Stat Softw* 8:1–27
- Fréon P, Misund OA (1999) Dynamics of pelagic fish distribution and behavior: effect on fisheries and stock assessment. Blackwell Publishing, London
- Fréon P, Arístegui J, Bertrand A, Crawford RJM and others (2009) Functional group biodiversity in Eastern Boundary Upwelling Ecosystems questions the wasp-waist trophic structure. *Prog Oceanogr* 83:97–106
- Ganias K, Somarakis S, Koutsikopoulos C, Machias A (2007) Factors affecting the spawning period of sardine in two highly oligotrophic seas. *Mar Biol* 151:1559–1569
- Garrido S, Marçalo A, Zwolinski J, van der Lingen CD (2007) Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser* 330:189–199
- Garrido S, Ben-Hamadou R, Oliveira PB, Cunha ME, Chicharro MA, van der Lingen CD (2008) Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Mar Ecol Prog Ser* 354: 245–256
- Giannoulaki M, Machias A, Tsimenides N (1999) Ambient luminance and vertical migration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser* 178:29–38
- Gómez-Larrañeta M (1960) Synopsis of biological data on *Sardina pilchardus* of the Mediterranean and adjacent seas. *FAO Fish Biol Synop* 9:137–173
- Hayward RS (1991) Bias associated with using the Eggers model for estimating fish daily ration. *Can J Fish Aquat Sci* 48:1100–1103
- Héroux D, Magnan P (1996) *In situ* determination of food daily ration in fish: review and field evaluation. *Environ Biol Fishes* 46:61–74
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411–429
- Jobling M (1997) Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. In: Wood CM, McDonald DG (eds) *Global warming: implications for freshwater and marine fish*. Cambridge University Press, Cambridge
- Jobling M (1998) Feeding and nutrition in intensive fish farming. In: Black KD, Pickering AD C (eds) *Biology of farmed fish*. Sheffield Academic Press, Sheffield
- Machias A, Tsimenides N (1995) Biological factors affecting the swimbladder volume of sardine (*Sardina pilchardus*). *Mar Biol* 123:859–867
- Machias A, Stergiou KI, Somarakis S, Karpouzi VS, Kapantagakis A (2008) Trends in trawl and purse seine catch rates in the north-eastern Mediterranean. *Med Mar Sci* 9:49–65
- McCullagh P, Nelder JA (1989) *Generalized linear models, monographs on statistics and applied probability* 37, 2nd edn. Chapman and Hall, London
- Muzinic R (1964) Some observations on the reactions of the sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) to light under experimental conditions. *Acta Adriat* 11:219–226
- Neilson JD, Perry RI (2001) Fish migration, vertical. In: Steele J, Thorpe S, Turekian K (eds) *Encyclopedia of ocean sciences*. Academic Press, London
- Nikolioudakis N, Koumoundouros G, Kiparissis S, Somarakis S (2010) Defining length-at-metamorphosis in fishes: a multi-character approach. *Mar Biol* 157:991–1001
- Noguchi M, Takahashi Y, Hirota Y (1990) The relationship between food consumption and growth of sardine *Sardinops melanostictus* by the feeding experiment. *Bull Jpn Sea Natl Fish Res Inst* 40:1–14 (in Japanese with English abstract)
- Palomera I, Olivar MP, Salat J, Sabatés A, Coll M, García A, Morales-Nin B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Prog Oceanogr* 74:377–396
- Persson L (1979) The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshw Biol* 9:99–104
- Plounevez S, Champalbert G (2000) Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanol Acta* 23:175–192
- Politikos D, Triantafyllou GN, Petihakis G, Tsiaras K, Somarakis S, Ito SI, Megrey BA (2011) Application of a bioenergetics growth model for European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) linked with a lower trophic level ecosystem model. *Hydrobiologia* 670:141–163
- R Development Core Team (2009) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Richter H, Lückstädt C, Schleichtrien C, Focken U, Becker K (2002) Evidence of violation of a basic assumption in models currently used for food consumption estimation in fish. *Arch Fish Mar Res* 49:171–188
- Somarakis S, Ganias K, Tserpes G, Koutsikopoulos C (2004a) Ovarian allometry and the use of the gonosomatic index: a case study in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus*. *Mar Biol* 146:181–189
- Somarakis S, Palomera I, Garcia A, Quintanilla L, Koutsikopoulos C, Uriarte A, Motos L (2004b) Daily egg produc-

- tion of anchovy in European waters. ICES J Mar Sci 61: 944–958
- Somarakis S, Tsianis D, Machias A, Stergiou KI (2006) An overview of biological data related to anchovy and sardine stocks in Greek waters. In: Palomares MLP, Stergiou KI, Pauly D (eds) Fishes in databases and ecosystems. Fisheries Centre Reports 14, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, p 56–64
- Somarakis S, Schismenou E, Siapatis A, Giannoulaki M, Kallianiotis A, Machias A (in press) (2011) High variability in the daily egg production method parameters of an eastern Mediterranean anchovy stock: influence of environmental factors; fish condition and population density. Fish Res. doi:10.1016/j.fishres.2010.11.027
- Temming A, Herrmann JP (2001) Gastric evacuation in horse mackerel. I. The effects of meal size, temperature and predator weight. J Fish Biol 58:1230–1245
- Tsagarakis K, Coll M, Giannoulaki M, Somarakis S, Papaconstantinou C, Machias A (2010) Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. Estuar Coast Shelf Sci 88:233–248
- Tudela S, Palomera I (1995) Diel feeding intensity and daily ration in the anchovy *Engraulis encrasicolus* in the north-west Mediterranean Sea during the spawning period. Mar Ecol Prog Ser 129:55–61
- Tudela S, Palomera I (1997) Trophic ecology of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Catalan Sea (north-west Mediterranean). Mar Ecol Prog Ser 160:121–134
- van der Lingen CD (1994) Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard, *Sardinops sagax*. Mar Ecol Prog Ser 109:1–13
- van der Lingen CD (1998) Gastric evacuation, feeding periodicity and daily ration of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. S Afr J Mar Sci 19:305–316
- van der Lingen CD, Fréon P, Fairweather TP, van der Westhuizen JJ (2006) Density-dependent changes in reproductive parameters and condition of southern Benguela sardine *Sardinops sagax*. Afr J Mar Sci 28:625–636
- van der Lingen CD, Bertrand A, Bode A, Brodeur R and others (2009) Trophic dynamics. In: Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) Climate change and small pelagic fish. Cambridge University Press, Cambridge
- Venables WN, Ripley BD (2002) Modern applied statistics with S, 4th edn. Springer, New York, NY
- Vučetić T (1955) Contribution à la connaissance des habitudes alimentaires de la sardine adulte (*Sardina pilchardus* Walb.) dans l'Adriatique moyenne. Acta Adriat 7:3–15
- Watanabe Y, Saito H (1998) Feeding and growth of early juvenile Japanese sardines in the Pacific waters off central Japan. J Fish Biol 52:519–533
- Wilson MT, Brodeur RD, Hinckley S (1996) Distribution and abundance of age-0 walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the western Gulf of Alaska during September 1990. NOAA Tech Rep 126:11–24
- Worobec MN (1984) Field estimates of the daily ration of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum) in a southern New England salt pond. J Exp Mar Biol Ecol 77:183–196
- Zar JH (1999) Biostatistical analysis, 4th edn. Prentice Hall, Engelwood Cliffs, NJ

Editorial responsibility: Konstantinos Stergiou, Thessaloniki, Greece

Submitted: March 24, 2011; Accepted: June 18, 2011  
Proofs received from author(s): August 27, 2011

# An 'end-to-end' field study on sardine (*Sardina pilchardus*) diet

Running head: Sardine diet in the Mediterranean

N. Nikolioudakis<sup>1,2</sup>, S. Isari<sup>1</sup>, P. Pitta<sup>3</sup>, S. Somarakis<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>Institute of Marine Biological Resources, Hellenic Centre for Marine Research, Thalassocosmos, 71003 Heraklion, Crete, Greece

<sup>2</sup>Department of Biology, University of Crete, 71409 Heraklion, Crete, Greece

<sup>3</sup>Institute of Oceanography, Hellenic Centre for Marine Research, Thalassocosmos, 71003 Heraklion, Crete, Greece

\* Corresponding author: [niknikos@hcmr.gr](mailto:niknikos@hcmr.gr)

**ABSTRACT:** Sardine diet was analyzed from samples collected at a coastal site in the North Aegean Sea (eastern Mediterranean) in July 2007 and July 2008 (stratification periods), December 2007 (early phase of the mixing period) and February 2009 (late phase of mixing period). Concurrent measurements of environmental and plankton variables (from bacteria to mesozooplankton) were also carried out in an effort to infer major trophic pathways in the pelagic food web and how these are related with sardine prey selection. The bulk of dietary carbon in adults derived from calanoid copepods, >1 mm total length, although the diet was numerically dominated by phytoplankton. In juveniles, phytoplankton consumption was trivial. Diet composition and prey selection seemed to be driven by the availability of large/suitable prey. During summer, microbial processes prevailed (ratio of autotrophs <20 µm: >20 µm = 13-15, ratio autotrophic:heterotrophic pico- and nanoplankton biomass <0.5), the mean size of mesozooplankton was smaller and filter-feeding cladocerans and appendicularians were very abundant. In February 2009, autotrophs >20 µm dominated the carbon budget and the abundance of larger sized copepods (e.g. *Centropages*) was high. In December 2007, when waters were mixed but yet relatively warm, both the 'microbial' and 'classical' (herbivorous) trophic pathways seemed to be important. The mean size of mesozooplankton (copepods+cladocerans) in sardine stomachs was highly correlated with their mean size in the field, the latter being in turn highly and positively correlated with the concentration of diatoms. Finally, a strong negative relationship between the Shannon-Wiener diversity and average size of mesozooplankton prey in the stomachs was found which could be explained in terms of the interplay of feeding modes, i.e. filter (non-selective) and particulate (selective) feeding.

**KEY WORDS:** Sardine, *S. pilchardus*, diet, food web, end-to-end

## INTRODUCTION

Small pelagic fish (SPF) are highly opportunistic and flexible microphagous foragers (van der Lingen et al. 2009 and references therein). Their ability to switch between trophic modes (i.e., filter and particulate feeding [James 1988]) has been proposed as a reason for their high abundances, especially in upwelling areas (van der Lingen et al. 2006). In most systems (upwelling or non-upwelling), SPF are found in species pairs (e.g. anchovy/sardine) that show size-based partitioning of the zooplankton resource, which is primarily used to derive the required energy (James 1988, van der Lingen et al. 2009). The out-of-phase fluctuations in biomass observed for SPF in upwelling systems have been, at least partially, suggested to be trophically-mediated (Schwartzlose et al. 1999, van der Lingen et al. 2006) with a very recent study providing strong support to this theory (Ayón et al. 2011).

The Mediterranean Sea is generally oligotrophic with a “multivorous food web” (*sensu* Legendre & Rassoulzadegan 1995), i.e., there are multiple energy transfer pathways between the “classical” (herbivorous) food chain and the microbial loop (for a review see Siokou-Frangou et al. 2010). The main planktivorous fishes in this area are sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) (Palomera et al. 2007) that generally inhabit coastal areas with relatively higher productivity (Somarakis et al. 2004, Giannoulaki et al. in press). The North Aegean Sea is such an area, with increased productivity being largely attributed to the influence of the Black Sea water (Siokou-Frangou et al. 2010). Small copepods (mostly <1mm in total length) dominate mesozooplankton in this area both in terms of abundance and biomass (Isari et al. 2006; 2011, Zervoudaki et al. 2007). Microbial processes are enhanced in the food web, especially the carbon flow through microbial biomass (Siokou-Frangou et al. 2002) to filter-feeding mesozooplankters (e.g. cladocerans and appendicularians) (Isari et al. 2006; 2007).

The European sardine *Sardina pilchardus* is one of the most important fish resources in the North Aegean Sea (Antonakakis et al. 2011). Despite its importance for this ecosystem (Tsgarakis et al. 2010), there is no information on its feeding behavior. In the Atlantic, the same species exploits efficiently the lower part of the plankton size spectrum using filter or particulate feeding (Garrido et al. 2007a, 2008a). Zooplankton (especially smaller-sized copepods and cladocerans) is their main energy source (Bode et al. 2004, Garrido et al. 2008a). However, phytoplankton can also be important in the Iberian sardine diet (Garrido et al. 2008a). In the western Mediterranean, sardine has been considered to be mainly zooplanktivorous, consuming phytoplankton as well but in low numbers (Massuti & Oliver 1948, Andreu 1969).

Knowledge of the trophic ecology of pelagic species and, more specifically, prey selection (in terms of taxa or size) is of great importance in quantifying trophic interactions and energy flows and particularly relevant for end-to-end ecosystem modeling (Rose et al. 2010). In small pelagic fishes that can switch between filter (non-selective) and particulate (selective) feeding, the structure and function of the planktonic food web is likely to affect significantly prey selection by ultimately determining the size structure of meso-zooplankton, i.e., the availability of large copepods. van der Lingen et al. (2006; 2009) have hypothesized that cold-water, diatom-dominated systems favor large copepods, which can be exploited by anchovy using particulate feeding, whereas warm and stable waters, dominated by nano-flagellates, favor smaller-sized copepods and, consequently, sardines (that can use their finer filtering apparatus to exploit efficiently smaller preys). In temperate waters, the structure and function of the

planktonic food web changes seasonally, between the stratification (summer) and the mixing (winter) period (Cushing 1978), thus, patterns of prey selection (in terms of size and type) may also vary seasonally in SPF.

Only a few field studies have looked at the different components of the whole plankton assemblage, from bacteria to mesozooplankton, and further related this to abiotic variables (Isari et al. 2007, Fileman et al. 2011). Furthermore, no such study has included higher trophic levels (fish). The main aim of the present study was to analyze the diet of sardine in relation to the structure of the planktonic food web. Sampling was carried out at a coastal site of the North Aegean Sea with high abundance of both adults and juveniles (Nikolioudakis et al. 2011). This is to our knowledge the first study on sardine in the Mediterranean that assesses prey importance in terms of dietary carbon and prey sizes.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Fish sampling and handling**

Sardines were captured by means of a pelagic trawl at a shallow coastal area in the North Aegean Sea onboard the R/V 'PHILIA' (see Fig. 1 in Nikolioudakis et al. [2011]). Sampling was carried out in four periods (sampling periods), namely July 2007, December 2007, July 2008 and February 2009. Once on deck, the sardine catch was sorted into four size classes, namely 40-80 mm, 81-100 mm, 101-120 mm and >120 mm total length. Immediately after sorting, at least 20 fish per size class (when available) were frozen at -35 °C. More details regarding fish sampling are provided in Nikolioudakis et al. (2011). To describe dietary preferences, we used fish sampled at three different times of the same diel cycle in each sampling period, i.e., daytime, sunset and nighttime, as sardines initiated feeding soon after sunrise and continued to feed until the early hours of the night (Nikolioudakis et al. 2011).

In the laboratory, the fish were thawed, stomachs were excised and prey was stored in 4% borax-buffered formaldehyde solution for later examination. Only material contained in the stomachs was considered, whereas contents of the intestine and esophagus were discarded to reduce bias caused by different rates of digestion and gut passage times or cod-end feeding (Hyslop 1980). Unidentifiable material was present in most of the stomachs excised (mainly remains of phytoplankton and zooplankton) but this was not taken into account (van der Lingen 2002).

Pooling of stomach contents of fish caught in the same haul to describe the diet of small pelagic fish is a usual practice (e.g., Louw et al. 1998, van der Lingen 2002) because differences in individual diets are small. In this study, the stomach contents of fish of the same size class, haul and sampling period were pooled and diluted to a known volume of filtered seawater (0.2 µm). For mesozooplankton prey (>200 µm), 5-ml aliquots, taken with a Stempel pipette, were examined under a stereo-microscope until at least 10% of the sample was analyzed and preys were identified to the lowest possible taxonomic level. For microphytoplankton and microzooplankton prey (20-200 µm), three 1-ml aliquots were examined by inverted microscopy. Numbers of all identified taxa were standardized to numbers per stomach. Literature derived equations were used to convert size of preys to carbon content (see Table S1 in supplementary material online). Thirty randomly selected individuals (when available) from

each identified taxon were photographed and measured. Apart from the dimensions necessary for carbon content conversions, the maximum length of each prey was also measured. In total, 36 samples (July 2007: 12, December 2007: 6, July 2008: 12, February 2009: 6) were selected for the analysis of sardine diet.

### **Environmental variables and plankton**

A large set of both abiotic and biotic variables were measured at 3 stations covering the mean trawling path (see Fig.1 in Nikolioudakis et al. 2011). Vertical profiles of temperature and salinity were obtained at each station using a SBE-25 profiler. Depth-stratified water samples were also collected using Niskin bottles from five standard depths (1, 7, 14, 21 and 28 m) to estimate the concentration of dissolved inorganic nutrients ( $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SiO}_2$ ) and chlorophyll *a* (chl *a*), as well as the abundance of pico-, nano- and microplankton.

For chl *a* determination seawater (0.5 l) was filtered onto GF/F filters (47 mm, Whatman). Both the GF/F filters and the filtrate were immediately frozen at  $-35^\circ\text{C}$ . In the laboratory, chl *a* concentrations were determined fluorometrically (Yentsch & Menzel 1963) using a Turner TD-700 fluorometer, while the filtrate (see above) was analyzed for phosphates, silicates, nitrites and nitrates according to Strickland & Parsons (1972).

Water subsamples from Niskin bottles used to estimate the concentration of for pico- [autotrophic cyanobacteria *Synechococcus* spp. (Syn) and heterotrophic bacteria (HB)] and nanoplankton [autotrophic (ANF) and heterotrophic (HNF) nanoflagellates] were preserved in borax-buffered formalin (final concentration 2%). Subsequently, they were stained with DAPI, filtered on black polycarbonate filters (25 mm, Poretics) of porosity  $0.2\ \mu\text{m}$  (10 ml or both HB and Syn) and  $0.6\ \mu\text{m}$  (30 ml for both ANF and HNF), and counted under epifluorescence microscopy (Porter & Feig 1980). ANF and HNF cells were also distinguished into size classes, namely  $<5\ \mu\text{m}$ ,  $5\text{-}10\ \mu\text{m}$  and  $10\text{-}20\ \mu\text{m}$ . Abundances of picoplankton were converted into carbon biomass using  $20\ \text{fgC cell}^{-1}$  for HB (Lee and Fuhrman 1987) and  $250\ \text{fgC cell}^{-1}$  for Syn (Kana & Glibert 1987). Abundances of ANF and HNF were first converted into biovolume after measuring all dimensions and using simple geometric formulae and subsequently converted to carbon biomass using  $183\ \text{fgC}\ \mu\text{m}^{-3}$  (Caron et al. 1995). For diatoms, dinoflagellates and ciliates (loricate and aloricate) samples were preserved in acid Lugol's solution (2%) and identified by inverted microscopy after sedimentation of 10-100 ml depending on sample density to the lowest possible taxonomic level. Distinction of dinoflagellates into autotrophs and heterotrophs (autotrophic dinoflagellates: AD, heterotrophic dinoflagellates: HD) was done using literature-based feeding modes of each identified taxon (Tomas 1996). Abundances of diatoms and ADs were first converted into biovolume using equations from Hillebrand et al. (1999) and subsequently converted to carbon biomass using equations from Menden-Deuer & Lessard 2000 (Table A1).

Finally, vertical tows of plankton nets were performed to collect mesozooplankton and microplankton as described in Nikolioudakis et al. (2011). Upon retrieval, the sample was split in half. The first subsample was used for biomass estimations. The second subsample was preserved in 4% borax-buffered formaldehyde solution. In the laboratory, the fraction  $50\text{-}200\ \mu\text{m}$  (obtained after sieving the microplankton sample through a  $200\ \mu\text{m}$  sieve) was used to estimate the abundance of copepod nauplii, whereas the fraction  $>200\ \mu\text{m}$  (mesozooplankton sample), was used for taxonomic



identification and abundance estimation of the major mesozooplankton taxa (e.g., copepods, cladocerans, doliolids, appendicularians, etc.). Copepods and cladocerans were identified down to the species level when possible.

### Data analysis

Analysis of Variance was used to compare each of the abiotic and biotic variables measured between the four sampling periods, after logarithmic transformation (Zar 1999). When assumptions of ANOVA were not met the non-parametric Kruskal-Wallis test was used. Bonferroni or Dunn's tests were used for parametric and non-parametric multiple comparisons respectively (Zar 1999).

Multivariate techniques were applied to sardine diet data using the PRIMER v6 (Clarke & Gorley 2006) and the PERMANOVA+ PRIMER add-on package (Anderson et al. 2008). Prey compositions (numbers per stomach) recorded for each haul, size class and sampling period were standardized and square root transformed prior to analysis. A similarity matrix based on the Bray-Curtis similarity index was then constructed and subjected to hierarchical agglomerative clustering (group average linkage) and MDS ordination (Field et al. 1982, Clarke & Warwick 1994). Null hypotheses of no differences among the groups defined by both the cluster analysis and ordination were tested using Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) tests (Anderson et al. 2008). Unrestricted permutations (9999) of the raw data were used and pair-wise tests were subsequently performed when appropriate. In each test, the null hypothesis of no significant differences between groups was rejected if the probability was  $<0.05$ . In cases that PERMANOVA detected significant differences, the Similarity Percentages (SIMPER) routine was utilized to identify which species made the greatest contributions to the observed differences (Clarke & Warwick 1994). Fish  $\leq 100$  mm and fish  $>100$  mm were juveniles (captured only in summer, i.e., July 2007 and July 2008) and adults respectively (see Nikolioudakis et al. [2011]).

Diet overlap (S) was quantified between juvenile and adult fish within each summer period and between adult fish for all sampling periods using Schoener's formula  $S=1-0.5\sum|P_{xi}-P_{yi}|$ , where  $P_{xi}$  and  $P_{yi}$  are the proportion of prey  $i$  found in the diet of groups  $x$  and  $y$  (Schoener 1970). This index ranges from 0 (no diet overlap) to 1 (all food items in equal proportions). Index values  $<0.33$  indicate a low overlap while values  $>0.67$ , high overlap (Moyle & Senanayake 1984). The S index was calculated based on both numbers ( $S_{(n)}$ ) and carbon content ( $S_{(C)}$ ) of all preys identified in the stomachs. Specific selection for a given prey from those present in the ambient environment was assessed using the Ivlev's selectivity index:  $E = (r_i - p_i)/(r_i + p_i)^{-1}$ , where  $r_i$  is the relative concentration of prey category  $i$  (%n) in the stomachs of sardine and  $p_i$  is the field concentration of that prey estimated from the plankton samples (Ivlev 1961). E ranges from  $-1$  to  $+1$ ; negative values indicate avoidance and positive values, selection for a prey. Values close to zero indicate neutral selectivity. Only mesozooplankton prey with numerical contribution  $>1\%$  in the diet were included in the prey selectivity analysis.

Size-frequency histograms of prey were constructed based on both prey numbers and prey carbon content. Chain forming diatoms were assigned to the size class corresponding to the maximum dimension of single cells, as the chain length was unknown. Separate size-frequency histograms were also constructed for copepods and cladocerans in both the stomachs of adult sardines and the field. These groups were used as they comprised the major mesozooplankton groups in the field during all sampling periods and were always present in the stomachs of adult sardines while contributing  $>1\%$  to

dietary carbon. The weighted mean size ( $size_{diet}$ ) of ingested copepods and cladocerans in each sampling period was then calculated as the sum of the product of the number of individuals in each prey size class with the mean size corresponding to the size class, divided by the total number of preys in all size classes. The respective mean size was also calculated for the field ( $size_{field}$ ). Finally, the Shannon-Wiener diversity index ( $H'$ ) was calculated for the copepod-cladoceran preys in the stomachs of adult sardine.

## RESULTS

### Sardine diet

In total, 603 stomachs of sardines were analyzed and forty seven (47) taxa were identified belonging to eleven (11) prey groups (see Table S2 in supplementary material online). Mean prey numbers in the stomachs were highly variable ranging from 83 to 3334 preys stomach<sup>-1</sup>. A preliminary cluster analysis and MDS ordination, based on numbers of preys, demonstrated a clear differentiation in the diet composition of summer samples ( $n = 24$ ) of fish  $\leq 100$  mm TL from fish  $>100$  mm TL at the 38% similarity level (Fig. 1A). A PERMANOVA test ( $F=22.28$ ,  $p=0.0001$ ) and subsequent pairwise comparisons (Table 1) revealed significant differences in diet composition between juveniles ( $<100$  mm TL) and adults ( $>100$  mm TL) (Nikolioudakis et al. 2011). The same analysis for the samples of the mixing periods ( $n = 12$ ) of fish  $>100$  mm TL showed no significant differences between the 101-120 mm and the  $>120$  mm size classes (PERMANOVA:  $F=0.066$ ,  $p=0.969$ ). The percent numerical (%n) and carbon (%C) contribution of all identified preys for each sampling period and ontogenetic stage can be found in Table S2 in Supplementary material online.

Regarding major groups of ingested organisms, juvenile sardines were feeding heavily on copepods in both summers (on average 83%), ingesting only negligible amounts of phytoplankton (on average ~5%) (Fig. 2). By contrast, the diet of adults was numerically dominated by diatoms and autotrophic dinoflagellates (ADs). SIMPER analysis revealed that the discrimination of the diet between adults and juveniles was due to the diatoms *Guinardia* and *Coscinodiscus*, the dinoflagellates *Protoperidinium* and *Neoceratium* and the ciliate *Eutintinnus tubulosus* (Tintinnida), i.e., the dominant preys in adult stomachs (see Table S3 in supplementary material online). Juveniles were feeding mainly on the relatively large calanoid copepods *Temora stylifera* and *Acartia clausi*, the harpacticoid *Euterpina acutifrons* and the cyclopoid genus *Oncaea* (see Table S2 in supplementary material online), showing also highly selectivity (E) for specific taxa with low abundance in the field (e.g., *Microsetella rosea*, cirriped larvae, etc., Table 2). Although, the diets of juveniles and adults exhibited low overlap (in terms of prey numbers,  $S_{(n)}_{July\ 2007}=0.23$ ,  $S_{(n)}_{July\ 2008}=0.35$ ), when carbon content of prey was considered (see Fig. 2 for major groups and Table S2 in supplementary material online for all prey taxa), diet overlap was quite high ( $S_{(C)}_{July\ 2007}=0.73$ ,  $S_{(C)}_{July\ 2008}=0.86$ ). In terms of carbon content, the calanoids *A. clausi*, *T. stylifera*, *Centropages* spp. and the group of Clauso-Paracalanidae were important preys for both juveniles and adults in summer (Table S2 in supplementary material online).

Regarding adult sardines (Fig. 1B), the major differentiation in the diet was between the stratification (July 2007, July 2008) and the mixing (December 2007, February 2009) periods. The PERMANOVA ( $F=16.024$ ,  $p=0.0001$ ) and subsequent pair-wise comparisons revealed significant

differences in the diet composition between all sampling periods (Table 1). SIMPER analysis showed that differences in the diet were due to both copepod species (mainly *A. clausi*, *Oncaea* spp., *E. acutifrons*, *T. stylifera* and *Centropages* spp) and phytoplankton genera (*Chaetoceros*, *Pseudonitzschia*, and *Neoceratium*) (see Table S4 in supplementary material online). In the mixing periods, phytoplankton numerical contribution was higher (average: 78%) than in stratification periods (average: 54%) (Fig. 2; see Table S2 in supplementary material online). Copepods contributed less to dietary carbon in the stratification (76.5%) than in the mixing periods (97.4%). In the former, other zooplankton groups also contributed considerably to the dietary carbon (e.g. the cladocerans and gastropod larvae, Fig. 2, see Table S2 in supplementary material online). The most important copepods in terms of carbon were the relatively large calanoid copepods (*A. clausi*, *T. stylifera* and *C. typicus*) (see Table S2 in supplementary material online). There was strong overlap in the diet of adult sardines between July 2007 - July 2008 and between December 2007 - February 2009 ( $S_{(C)} > 0.67$ ), in contrast to low overlap ( $< 0.33$ ) between any stratification vs mixing period comparison (e.g.  $S_{(C)} \text{ July 2007-December 2007} = 0.19$ ). Furthermore, Ivlev's selectivity index (E) was highly positive for many more species in July than in December/February (Table 2). The most abundant copepod group (Clauso-Paracalanidae) had always very low E values, except in February 2009, implying avoidance and/or low catchability of this prey (Table 2). The diversity ( $H'$ ) of copepods and cladocerans in the stomachs of adults was higher in the stratification than in the mixing periods ( $F=31.12$ ,  $p<0.0001$ ).

### Ambient environment

Means of the sampled biotic and abiotic variables and significant differences between sampling periods are presented in Table 3. Temperature and salinity profiles, variability for selected variables, as well as the main trophic pathways in the pelagic ecosystem (Siokou-Frangou et al. 2010), are summarized in Fig. 3. In July 2007 and July 2008 stratification was intense, whereas in December 2007 the water column was mixed but significantly warmer than in February 2009 (Fig. 3, Table 3). Dissolved inorganic phosphorus and nitrogen were lower in both stratification periods compared to the mixing periods (Fig. 3, Table 3). Silicates were significantly lower in only February 2009 (Fig 3, Table 3). Chl *a* was significantly higher in the mixing periods largely due to the high abundance of diatoms (Pearson correlation coefficient between chl *a* and diatom abundance:  $r=0.999$ ,  $p<0.0001$ ). The abundance of autotrophic dinoflagellates (ADs) was significantly lower in February 2009. Pico- and nanoplankton abundances did not exhibit common patterns of variation or consistent trends between the stratification and mixing periods (Fig. 3, Table 3). The abundances of ciliates and heterotrophic dinoflagellates (microzooplankton) were significantly higher during the mixing periods. Copepods were always the dominant group in the mesozooplankton collections (Table 4), with abundances ranging from 1040 (February 2009) to 2170 (July 2007) individuals  $m^{-3}$  (Fig. 3, Table 3). The inverse pattern was observed for copepod nauplii. The abundance of cladocerans and appendicularians was higher in summer but also significantly higher in December (warmer waters) than in February (Fig. 3 Table 3, 4). Finally, mesozooplankton biomass was significantly higher in December 2007 compared to other sampling periods whereas microplankton biomass was significantly higher in both mixing periods in relation to the stratification periods (Fig. 3, Table 3).

The Clauso-Paracalanidae was always the most abundant copepod group in the field (see Fig. S1 in supplementary material online), especially in the summer periods. In February 2009 however, the large calanoid copepod *C. typicus* had similar abundances (~30%) to the Clauso-Paracalanidae group

(see Fig. S1 in supplementary material online). Other abundant copepods were the calanoids *T. stylifera* and *A. clausi* in summer and *Oithona* spp. and copepodites of *Calanus* sp. in the mixing periods (see Fig. S1 in supplementary material online). Regarding cladocerans, the abundance of *Penilia avirostris* was very high in summer, followed by *Evadne spinifera* and *Pseudoevadne tergestina* (see Fig. S1 in supplementary material online).

### Field and prey size frequency distributions

Adult sardines mainly retained smaller particles than juveniles in both summers (Table 5). When numerical contribution of prey was considered, adults exhibited two modes (1-200  $\mu\text{m}$  and 401-1000  $\mu\text{m}$ ) with the 1-200  $\mu\text{m}$  class being important in all sampling periods (Table 5). The latter corresponded to diatoms, dinoflagellates, ciliates and nauplii of copepods, whereas the 401-1000  $\mu\text{m}$  range comprised small- and medium-sized copepods, cladocerans, cirriped nauplii, gastropod larvae and pteropods (see Table S1 in supplementary material online). The frequency distributions in juveniles (%n) exhibited two main modes (400-600  $\mu\text{m}$  and 800-1000  $\mu\text{m}$ ) as well. In terms of %C, however, the 801-1000  $\mu\text{m}$  size class contributed the most for both juveniles and adults in July (~48-57 %C). The latter was dominated by the calanoid copepods *Temora stylifera* and *Acartia clausi*. Smaller size classes (401-600 and 601-800  $\mu\text{m}$ ) had also some contribution to dietary carbon, owed to smaller-sized copepods (*Euterpina acutifrons*, *Oncaea* spp., Clauso-Paracalanidae) as well as gastropod and cirriped larvae (for mean prey sizes see Table S1 in supplementary material online).

The differences between the %n and the %C contribution were striking in the mixing periods (Table 5). The %n contribution of the 1-200  $\mu\text{m}$  size class (mainly phytoplankton) was on average 78% (Table 5) whereas that of copepods ~8%. In both mixing periods however the bulk of the dietary carbon was from the 1001-1200  $\mu\text{m}$  size class (~77%, Table 5), i.e., the calanoid copepod *C. typicus*. Finally, the contribution of the largest size class (>2000  $\mu\text{m}$ ), i.e., decapod larvae (mysis), was always low (<3.5 % C, Table 5).

The comparison of size frequency distributions of copepods and cladocerans between the field and the stomachs of adult sardines showed a broad overlap in both summers, in terms of both %n and %C (Fig. 4). In both July 2007 and 2008, the 801-1000  $\mu\text{m}$  class accounted for 55-70% of dietary carbon whereas in the field the main carbon contributing size class was the 601-800  $\mu\text{m}$ . In December 2007 and February 2009 the size frequency distributions exhibited smaller overlaps and the bulk of dietary carbon derived from the 1001-1200  $\mu\text{m}$  class.

### Reflections of food web structure in sardine diet

In July 2007 and 2008, the carbon budget of autotrophic cells <20  $\mu\text{m}$  was 13 to 15 times higher than that of the >20  $\mu\text{m}$  (mainly diatoms and ADs) (Fig. 5A). In February 2009, when the water column was mixed and temperature lower than in other sampling periods, large phytoplankters (>20  $\mu\text{m}$ ) dominated the study area with carbon content of diatoms and ADs being ~60 times higher than autotrophic pico- and nanoplankton (Fig. 5A). In December 2007, with mixed but warmer waters (initial phase of the mixing period), the carbon ratio of autotrophs >20  $\mu\text{m}$  to <20  $\mu\text{m}$  was 1.2 (Fig. 5A). Furthermore, the carbon ratio of the autotrophic (Syn and ANF) to heterotrophic (HB and HNF) pico-

and nanoplankton communities was  $<1$  in both summers (0.439 and 0.472 in July 2007 and July 2008, respectively) whereas this ratio was 2.07 and 0.828 in December 2007 and February 2009, respectively.

When compared to summers, the difference in the weighted mean size of copepods and cladocerans between the stomachs of adults and the field was larger in the mixing periods (Fig 4). The carbon-based copepod and cladoceran mean size in the field ( $size_{field}$ ) was highly correlated with the density of diatoms (Fig. 5B), implying that the prevalence of the classical food chain could be an important factor regulating the weighted mean size of the mesozooplankton community. When larger preys were more abundant in the field, this was also reflected in the diet of adult sardines (Fig. 5C). Furthermore, there was a negative relationship between mesozooplankton prey diversity in the stomachs and average prey size (Fig. 5D).

## DISCUSSION

### Sardine diet

In a number of studies regarding sardine diet, in which the ambient environment has been sampled concurrently, it has been argued that sardines are essentially filter-feeders with diets reflecting local plankton compositions (e.g., Garrido et al. 2008a, van der Lingen et al. 2009). This is largely due to the non-selective filtering mechanism that retains preys according to size rather than type. Laboratory studies in *Sardinops sagax* (van der Lingen 1994) and *S. pilchardus* (Garrido et al. 2007a) have shown that sardines are capable of retaining even nanoplankton prey ( $<20\ \mu\text{m}$ ). This ability is attributed to their numerous elongated gill rakers which, combined with the miniature denticles that grow unidirectionally, aligned along the entire gill raker length, equip sardines with a very fine filtering apparatus (Andreu 1969; King & Macleod 1976). Filtration however, is not the only feeding mode. *Sardinops sagax* is known to switch from filter to particulate feeding at a prey size of  $1230\ \mu\text{m}$  (van der Lingen 1994) whereas switching to particulate feeding occurs at a smaller prey size in *S. pilchardus* from the Atlantic (filter feeding on prey  $<724\ \mu\text{m}$  and particulate feeding on prey  $>780\ \mu\text{m}$  [Garrido et al. 2007a]). Apart from prey size, another important difference between these two species is that, when large prey is encountered, the feeding mode employed is controlled by prey density in *S. sagax* (van der Lingen 1994) but not in *S. pilchardus* (Garrido et al. 2007a).

The role of zooplankton, and particularly copepods, in sardine diet has been emphasized in many studies including upwelling and non-upwelling systems (e.g. van der Lingen 2002, Espinoza et al. 2009, Garrido et al. 2008a, this study). Calanoid copepods of the genera *Acartia*, *Temora* and *Centropages* comprise the main source of dietary carbon with secondary contributions from cyclopoid (e.g. *Oncaea* spp.) and harpacticoid (e.g. *Euterpina acutifrons*) copepods (Cunha et al. 2005, Garrido et al. 2008a). Other zooplankton groups (e.g. decapod, gastropod and cirriped larvae) also contribute to dietary carbon of *S. pilchardus* in both the Atlantic (Garrido et al. 2008a) and the Mediterranean (present study). In the western Mediterranean and adjacent Atlantic waters, however, the contribution of cladocerans and appendicularians has been reported as insignificant (Massuti & Oliver 1948, Varela et al. 1990, Garrido et al. 2008a) which contrasts our findings in the eastern Mediterranean. Additionally, fish eggs were not detected in our samples whereas in the Atlantic their contribution on an annual basis ranged from 17.4 to 30% of total dietary carbon. The preference for zooplankton has also been verified

by isotopic studies showing that most of the nitrogen-forming structural muscle proteins in adults originate from the assimilation of zooplankton, while only a small portion of carbon could be derived from phytoplankton (Bode et al. 2004).

The contribution of phytoplankton to the dietary carbon of adult sardines in the North Aegean Sea was trivial (always <3% in all samples examined) even though numerically dominating in the stomachs. Adult sardines worldwide ingest large numbers of phytoplankton cells (van der Lingen et al. 2009) which led to their characterization as phytoplanktophagus in the past (e.g., King & MacLeod 1976). This conclusion was however erroneous and resulted from the use of numerical or frequency-of-occurrence data that bias results in favor of small, abundant prey (James 1987). This view changed dramatically when prey importance was assessed in terms of carbon content, revealing the key role of zooplankton in sardine diet (van der Lingen 2002, Garrido et al. 2008a, Espinoza et al. 2009). Still, phytoplankton contribution has been estimated to be as high as 19% of the mean annual dietary carbon of *S. pilchardus* in the Atlantic (Garrido et al. 2008a). The difference in the %C between the two areas, i.e. North Aegean Sea and the Atlantic coasts, could be explained by the smaller number of preys in the stomachs of sardines from the N. Aegean Sea (maximum number = 3334 preys) compared with Portugal (maximum number =  $\sim 7.5 \times 10^6$ ).

The role of phytoplankton in sardine diet remains rather unclear. It has been suggested that phytoplankton comprises the main source of lipids (including poly-unsaturated fatty acids) for *S. pilchardus* (Garrido et al. 2007b, 2008b). Furthermore, more herbivorous diet in sardines (compared to anchovies) may be related to their greater ability to utilize carbohydrates (van der Lingen 1995). Finally, sardine has been proposed to act as potential vector of toxins to higher trophic levels due to the consumption of large amounts of toxin-producing diatoms (*Pseudo-nitzschia*) and/or dinoflagellates (*Dinophysis*) (Costa & Garrido 2004, Garrido et al. 2008a). The numbers of toxin-producing diatoms and dinoflagellates were low in our samples compared to the Iberian sardine (Garrido et al. 2008a), hence, sardine-mediated transfer of toxins to upper trophic levels is probably not important in the Aegean Sea.

### **Ontogenetic differences in diet**

Contrasting the diet of adults that is numerically dominated by phytoplankton, juveniles of both *Sardina* and *Sardinops* can be considered as zooplanktophagous (Louw et al. 1998, Watanabe & Saito 1998, this study). In the present study, juveniles ingested only few phytoplankton cells and consumed mesozooplankton almost exclusively. The main explanation for this ontogenetic dietary change is the yet incomplete development of the feeding apparatus in the juvenile stage (Andreu 1969, King & Macleod 1976). Both the number and the separating distance of the gill rakers and their denticles are functions of body size in *S. pilchardus* (Andreu 1969). When sardines reach the first year of life, the filtering apparatus is fully developed having the necessary porosity to capture small-sized prey (Andreu 1969).

### **Feeding modes and selectivity**

Sardines originating from the Mediterranean Sea have fewer and more widely separated gill rakers than sardines from Atlantic waters (Andreu 1969). This differentiation was explained by Andreu (1969) as an adaptation to the higher plankton abundances found in the Atlantic that would favor filter

feeding, while Mediterranean sardines would preferentially capture individual prey. The size frequency distributions of sardine preys from the North Aegean Sea seem to support Andreu's hypothesis. The two modes in number-based size frequency histograms of preys (Table 5) indicate that sardines are capable of both filter and particulate feeding. The  $<200 \mu\text{m}$  mode included small (phytoplankton, microzooplankton and nauplii of copepods) whereas the  $800\text{-}1000 \mu\text{m}$  or  $1000\text{-}1200 \mu\text{m}$  (depending on season) mode included larger organisms (e.g. *A. clausi*, *T. stylifera* and *C. typicus*). However, carbon-based size frequency distributions clearly showed that smaller preys had small contribution to dietary carbon (mainly in the stratification periods), whereas the larger-sized organisms, although in low abundances in the field, they were strongly selected (Table 1) and responsible for the bulk of dietary carbon. Hypothesizing a similar prey size for switching to particulate feeding as for *S. pilchardus* in the Atlantic (Garrido et al. 2007a), the smaller preys found in adult stomachs were most probably taken by filter feeding, while particulate feeding was used to capture larger prey (e.g. larger-sized copepods and decapod larvae).

*S. pilchardus* presents selectivity for prey types when particulate feeding (Garrido et al. 2007a). Fish eggs were preferred compared to other prey types when sardines were fed on cultured, mixed prey assemblages and copepods and decapods were selected over other zooplankton taxa when fed wild-collected, mixed prey assemblages (Garrido et al. 2007a). In our study area, certain prey groups (e.g. the Clauso-Paracalanidae) were detected in very low numbers in the stomachs compared to respective densities in the field and had low values for Ivlev's Selectivity index. The mean size of Clauso-Paracalanidae ( $721\pm 135 \mu\text{m}$ ) suggests that these copepods could be consumed by both filter and particulate feeding (according to results of Garrido et al. 2007a), consequently, this prey type would be expected to occur in high numbers in sardine stomachs. A possible explanation for their negative selection could be for instance the weird swimming behaviour exhibited by the genus Clausocalanus, involving a rapid and continuous movement in convoluted small loops (Mazzocchi & Paffenhofer 1999). This motion strategy is considered to be unique among small copepods and could possibly render the group of Clauso-Paracalanidae 'inaccessible' or energetically costly prey for sardines. On the contrary, the swimming behavior of copepods that were preferentially ingested (e.g., *A. clausi*, *T. stylifera* and *C. typicus*) is more predictable (e.g., Tiselius & Jonnson 1990, Hwang & Turner 1995, van Duren & Videler 1995) probably making them an easier prey to pursuit and capture. Finally, other 'preferred' small-sized copepods (e.g., the cyclopoid genus *Oncaea* as well as the harpacticoids *M. rosea* and *E. acutifrons*), known for their tendency to associate with detritus and/or gelatinous zooplankton (e.g. Green & Dagg 1997, Diaz et al. 2003) could result into patches of abundant prey for sardines, especially when the latter employ filtering as the feeding mode.

### **Dietary response to changes in the planktonic food web**

The oligotrophic conditions of the Eastern Mediterranean Sea were also evident in the coastal area of this study, especially in the stratification periods (July), when very low chl *a* values ( $<0.2 \mu\text{g l}^{-1}$ ) were recorded (Fig. 3). In these periods, indications that the food web was mainly based on microbial processes were found, i.e., prevalence of small autotrophic cells (as shown by their carbon budget, Fig. 5A) as well as high heterotrophic pico- and nanoplankton biomass compared to the autotrophic fraction. We may hypothesize that the prevalence of the small autotrophic cells during summer could have resulted from the combined effect of the high temperatures recorded and/or the reduced grazing pressure by ciliates, the abundance of which was low (Fig. 3). High temperature has been considered to have a

positive effect on picoplankton (Agawin et al. 2000), while ciliates are known to efficiently exploit pico- and nanoplankton (Rassoulzadegan et al. 1988) channeling energy to higher trophic levels (Pierce and Turner 1992). Low ciliate abundances could have resulted from strong top-down control exerted on them by copepods, as the latter are known to comprise an important part of copepod diet when phytoplankton concentrations are low (Calbet & Saiz 2005). In this study, smaller-sized copepods (e.g., Clauso-Paracalanidae) that had higher abundance in the stratification than the mixing periods are known to be very efficient in exploiting the microbial food web components (Turner 2004). Finally, further support to our hypothesis is provided by the high abundances of cladocerans and appendicularians in summer that have been shown to efficiently exploit pico- and nanoplankton through filter-feeding (e.g., Katechakis et al. 2004, Sommer & Sommer 2006). To compensate for the low abundance of energy-rich prey (large copepods) during summer, sardines seemed to broaden their trophic niche by including other zooplankton prey (e.g., cladocerans, appendicularians, cirriped and gastropod larvae) in their diet, that were probably easier to capture by the less energy-demanding filtration mode (van der Lingen 1995). Filter-feeding on breeding aggregations of mature, houseless appendicularians, grouped near surface waters to spawn, has been reported as an alternative energy source for another SPF, the Peruvian anchovy (*Engraulis ringens*) (Capitanio et al. 2005).

On the contrary, in February 2009 (late phase of the mixing period), the carbon of autotrophs  $>20 \mu\text{m}$  ( $\sim 300 \text{ mg C m}^{-3}$ ) was  $\sim 60$ -fold higher than smaller autotrophs because diatoms and ADs were highly abundant (Fig. 3). This was indicative of the prevalence of the ‘classical’ food web, according to which, larger-sized copepods mediate between diatoms and fish (Cushing 1978). The high abundance of the larger-sized ( $>1 \text{ mm}$  total length) *Centropages* spp. ( $\sim 30\%$  of total mesozooplankton abundance, see Fig. S1 in supplementary material online) in this particular period seems to concur with this hypothesis (see also Fig. 5B). Additionally, the higher abundance of ciliates in this period could be attributed to a possible decrease in the grazing pressure exerted on them, i.e., their contribution to copepod diet is expected to be lower when large phytoplankters are highly abundant ( $>50 \text{ mg C m}^{-3}$ ) (Calbet & Saiz 2005). Sardine diet, in this period encompassed mainly the larger-sized calanoid copepods *Centropages* spp. (75% C), with lesser contribution from Clauso-Paracalanidae ( $\sim 9\%$  C). The consumption of the latter group during this period could be the result of night-time filter feeding since stomach fullness remained high in the early night (Nikolioudakis et al. 2011).

Finally, in December 2007 (initial phase of mixing), an intermediate condition between those described previously for July and February seemed to occur, as indicated by the high chl *a* values, the similar carbon budget of small and large autotrophic cells and the dominance of autotrophic over heterotrophic biomass in pico- and nanoplankton. A transition from the highly oligotrophic conditions encountered during the stratification period seemed to be taking place in December 2007, towards the ‘classical’ (herbivorous) food web. Both ‘classical’ and ‘microbial’ trophic pathways appeared to be active, possibly due to mixing but yet relatively high temperatures. The high abundances of ciliates, appendicularians, cladocerans and smaller-sized copepods recorded in December 2007 indicated that the microbial food web would sustain them, whereas the herbivorous pathway was able to support the larger-sized copepods (e.g. *C. typicus*, *T. stylifera* and *Calanus* spp.) that showed increased abundances as well (compared to July, see Fig. S1 in supplementary material online). However, despite the multiple trophic pathways in place, sardines obtained the bulk of dietary carbon from energy-rich, larger-sized prey, such as *C. typicus* and *Calanus* spp., most likely selected with particulate feeding.



Summarizing, the changes observed in the food web (prevalence of small sized autotrophic cells versus large phytoplankters (e.g. diatoms) appeared to control the mean size of mesozooplankton as implied by Fig. 5B. This in turn was depicted in the diet of sardines (Fig. 5C). Even in the stratification periods (Figure 4) fish tended to select the larger of the available/suitable prey. The strong negative relationship between diversity ( $H'$ ) of preys in sardine stomachs and the mean size of the respective preys (Fig. 5D), suggests that the filter feeding mode is used more (higher prey diversity) than particulate feeding (selective feeding leading to lower prey diversity) when larger-sized prey are less available (i.e., stratification periods). As observed in other areas of the world (van der Lingen et al. 2009), sardine in the oligotrophic Mediterranean Sea exhibits high plasticity and flexibility in its feeding behavior that permits the exploitation of a wide range of the prey size spectrum.

The information obtained from this and similar studies can be very useful in end-to-end modeling approaches, specifically for the parameterization of the plankton-fish interactions (Rose et al. 2010). The size-partitioned contribution of prey to the diet (e.g. Table 5) can be included in such models to more accurately represent consumption of plankton by SPF and link the lower trophic level with the fish bioenergetic models. Future work on Mediterranean sardine should be directed towards controlled tank experiments to (a) verify that both feeding modes are employed, (b) to determine the exact prey size at which the switching between the two modes occurs, and (c) to test whether density of prey controls the choice of feeding mode.

#### **ACKNOWLEDGEMENTS**

The present study was part of the European Project SARDONE (Improving assessment and management of small pelagic species in the Mediterranean, FP6-44294). The authors would like to thank Dr. A. Machias, Dr. M. Giannoulaki, E. Schismenou, K. Tsagarakis and the Captain and the crew of the R/V *Philia*, for their invaluable help during sampling, as well as the technical staff of HCMR that assisted in the present study. Thanks are also due to the entire ARDONE team participants that collaborated in the preparation of a common protocol and the design of feeding studies for small pelagic fish in the Mediterranean.

## LITERATURE CITED

- Anderson MJ, Gorley RN, Clarke KR (2008) PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth
- Agawin NSR, Duarte CM, Agusti S (2000) Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol Oceanogr* 45:591-600
- Andreu B (1969) Las branquispinas en la caracterización de las poblaciones de *Sardina pilchardus* (Walb.). *Inv Pesq* 33:425-607 (in Spanish)
- Antonakakis K, Giannoulaki M, Machias A, Somarakis S, Sanchez S, Ibaibariaga L, Uriarte A (2011) Assessment of the sardine (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792) fishery in the eastern Mediterranean basin (North Aegean Sea). *Medit Mar Sci* 12:333-357
- Ayón P, Swartzman G, Espinoza P, Bertrand A (2011) Long-term changes in zooplankton size distribution in the Peruvian Humboldt Current System: Conditions favouring sardine or anchovy. *Mar Ecol Prog Ser* 422:211-222
- Bode A, Álvarez-Ossorio MT, Carrera P, Lorenzo J (2004) Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Sci Mar* 68:165-178
- Calbet A, Saiz E (2005) The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat Microb Ecol* 38:157-167
- Capitanio FL, Pájaro M, Esnal GB (2005) Appendicularians: An important food supply for the Argentine anchovy *Engraulis anchoita* in coastal waters. *J Appl Ichthyol* 21:414-419
- Caron DA, Dam HG, Kremer P, Lessard EJ, Madin LP, Malone TC, Napp JM, Peele ER, Roman MR, Youngbluth MJ (1995) The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep-Sea Res I* 42:943-972
- Clarke KR, Warwick RM (1994) Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- Clarke KR, Gorley RN (2006) PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth
- Costa PR, Garrido S (2004) Domoic acid accumulation in the sardine *Sardina pilchardus* and its relationship to *Pseudo-nitzschia* diatom ingestion. *Mar Ecol Prog Ser* 284:261-268
- Cunha ME, Garrido S, Pissarra J (2005) The use of stomach fullness and colour indices to assess *Sardina pilchardus* feeding. *J Mar Biol Assoc UK* 85:425-431
- Cushing DH (1978) Upper trophic levels in upwelling areas. In: Boje R, Tomczak M. (eds.) *Upwelling ecosystems*. Springer-Verlag, New York
- Diaz E, Cotano U, Villate F (2003) Reproductive response of *Euterpina acutifrons* in two estuaries of the Basque Country (Bay of Biscay) with contrasting nutritional environment. *J Exp Mar Biol Ecol* 292:213-230

- Espinoza P, Bertrand A, van der Lingen CD, Garrido S, Rojas de Mendiola B (2009) Diet of sardine (*Sardinops sagax*) in the northern Humboldt Current system and comparison with the diets of clupeoids in this and other eastern boundary upwelling systems. *Prog Oceanogr* 83:242-250
- Field JG, Clarke KR, Warwick RM (1982) A Practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar Ecol Prog Ser*, 8:37-52
- Fileman ES, Fitzgeorge-Balfour T, Tarran GA, Harris RP (2011) Plankton community diversity from bacteria to copepods in bloom and non-bloom conditions in the Celtic Sea in spring. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 93: 403-414
- Garrido S, Marçalo A, Zwolinski J, van der Lingen CD (2007a) Laboratory investigations on the effect of prey size and concentration on the feeding behaviour of *Sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser* 330:189-199
- Garrido S, Rosa R, Ben-Hamadou R, Cunha ME, Chícharo MA, van der Lingen CD (2007b) Effect of maternal fat reserves on the fatty acid composition of sardine (*Sardina pilchardus*) oocytes. *Comp Biochem Phys B* 148:398-409
- Garrido S, Ben-Hamadou R, Oliveira PB, Cunha ME, Chícharo MA, van der Lingen CD (2008a) Diet and feeding intensity of sardine *Sardina pilchardus*: Correlation with satellite-derived chlorophyll data. *Mar Ecol Prog Ser* 354:245-256
- Garrido S, Rosa R, Ben-Hamadou R, Cunha ME, Chícharo MA, van der Lingen CD (2008b) Spatio-temporal variability in fatty acid trophic biomarkers in stomach contents and muscle of Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) and its relationship with spawning. *Mar Biol* 154:1053-1065
- Giannoulaki M, Pyrounaki MM, Liorzou B, Leonori I, Valavanis VD, Tsagarakis K, Bigot JL, Roos D, De Felice A, Campanella F, Somarakis S, Arneri E, Machias A (2011) Habitat suitability modelling for sardine juveniles (*Sardina pilchardus*) in the Mediterranean Sea. *Fish Oceanog*. doi: 10.1111/j.1365-2419.2011.00590.x
- Green EP, Dagg MJ (1997) Mesozooplankton associations with medium to large marine snow aggregates in the northern Gulf of Mexico. *J Plankton Res* 19:435-447
- Hillebrand H, Dürselen CD, Kirschtel D, Pollinger U, Zohary T (1999) Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *J Phycol* 35:403-424
- Hwang J-S, Tumer JT (1995) Behaviour of cyclopoid, harpacticoid, and calanoid copepods from coastal waters of Taiwan. *Mar. Ecol* 16:207-216
- Hyslop EJ (1980) Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17:411-429
- Isari S, Ramfos A, Somarakis S, Koutsikopoulos C, Kallianiotis A, Fragopoulou N (2006) Mesozooplankton distribution in relation to hydrology of the Northeastern Aegean Sea, Eastern Mediterranean. *J Plankton Res* 28:241-255

- Isari S, Psarra S, Pitta P, Mara P, Tomprou MO, Ramfos A, Somarakis S, Tselepides A, Koutsikopoulos C, Fragopoulou N (2007) Differential patterns of mesozooplankters' distribution in relation to physical and biological variables of the northeastern Aegean Sea (eastern Mediterranean). *Mar Biol* 151:1035-1050
- Isari S, Somarakis S, Christou ED, Fragopoulou N (2011) Summer mesozooplankton assemblages in the north-eastern Aegean Sea: The influence of Black Sea water and an associated anticyclonic eddy. *J Mar Biol Assoc UK* 91:51-63
- Ivlev VS (1961) *Experimental ecology of the feeding of fishes*. Yale University Press, New Haven
- James AG (1987) Feeding ecology, diet and field-based studies on feeding selectivity of the Cape anchovy *Engraulis capensis* Gilchrist. In: Payne AIL, Gulland JA, Brink KH (eds) *The Benguela and Comparable Ecosystems*. *S Afr J Mar Sci* 5:673-692
- James AG (1988) Are clupeoid microphagists herbivorous or omnivorous? A review of the diets of some commercially important clupeids. *S Afr J Mar Sci* 7:161-177
- Kana T, Glibert PM (1987) Effect of irradiances up to 2000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on marine *Synechococcus* WH7803: I. Growth, pigmentation, and cell composition. *Deep Sea Res* 34:479-495
- Katechakis A, Stibor H, Sommer U, Hansen T (2004) Feeding selectivities and food niche separation of *Acartia clausi*, *Penilia avirostris* (Crustacea) and *Doliolum denticulatum* (Thaliacea) in Blanes Bay (Catalan Sea, NW Mediterranean). *J Plankton Res* 26:589-603
- King DPF, Macleod PR (1976) Comparison of the food and filtering mechanism of pilchard *Sardinops ocellata* and anchovy *Engraulis capensis* off South West Africa, 1971–1972. *Investl. Rep. Sea Fish. Brch. S. Afr.* 111: 1-29
- Lee S, Fuhrman JA (1987) Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl Environ Microb* 53:1298-1303
- Legendre L, Rassoulzadegan F (1995) Plankton and nutrient dynamics in marine waters, *Ophelia* 41:153-172
- Louw GG, van der Lingen CD, Gibbons MJ (1998) Differential feeding by sardine *Sardinops sagax* and anchovy *Engraulis capensis* recruits in mixed shoals. *S Afr J Mar Sci*:227-232
- Massuti M, Oliver M (1948) Estudio de la biometría y biología de la sardina de Mahón (Balears), especialmente de su alimentación. *Bol Inst Esp Oceanogr* 3:1-15 (in Spanish)
- Mazzocchi MG, Paffenhöfer G-A (1999) Swimming and feeding behaviour of the planktonic copepod *Clausocalanus furcatus*. *J Plankton Res* 21:1501-1518
- Menden-Deuer S, Lessard EJ (2000) Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol Oceanogr* 45:569-579
- Moyle PB, Senanayake FR (1984) Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *J Zool* 202:195-223

- Nikolioudakis N, Palomera I, Machias A, Somarakis S, (2011) Diel feeding intensity and daily ration of the sardine *Sardina pilchardus*. *Mar Ecol Prog Ser*. doi: 10.3354/meps09275
- Palomera I, Olivar MP, Salat J, Sabatés A, Coll M, García A, Morales-Nin B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Prog Oceanogr* 74:377-396
- Pierce RW, Turner JT (1992) Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Aquat Sci* 6:139-18
- Porter KG, Feig YS (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol Oceanogr* 25:943-948
- Rassoulzadegan F, Laval-Peuto M, Sheldon RW (1988) Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. *Hydrobiologia* 159:75-88
- Rose KA, Allen JI, Artioli Y, Barange M, Blackford J, Carlotti F, Cropp R, Daewel U, Edwards K, Flynn K, Hill SL, HilleRisLambers R, Huse G, Mackinson S, Megrey B, Moll A, Rivkin R, Salihoglu B, Schrum C, Shannon L, Shin Y-J, Smith SL, Smith C, Solidoro C, St. John M, Zhou M (2010): End-to-end models for the analysis of marine ecosystems: Challenges, issues, and next steps. *Mar. Coastal Fish: Dyn, Man, Ecosys Sci* 2:115-130
- Schoener TW (1970) Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* 51: 408-418
- Schwartzlose RA, Alheit J, Bakun A, Baumgartner TR, Cloete R, Crawford RJM, Fletcher WJ, Green-Ruiz Y, Hagen E, Kawasaki T, Lluch-Belda D, Lluch-Cota SE, MacCall AD, Matsuura Y, Nevárez-Martínez MO, Parrish RH, Roy C, Serra R, Shust KV, Ward MN, Zuzunaga JZ (1999) Worldwide large-scale fluctuations of sardine and anchovy populations. *S Afr J Mar Sci* 21:289-347
- Siokou-Frangou I, Bianchi M, Christaki U, Christou ED, Giannakourou A, Gotsis O, Ignatiades L, Pagou K, Pitta P, Psarra S, Souvermezoglou E, Van Wambeke F, Zervakis V (2002) Carbon flow in the planktonic food web along a gradient of oligotrophy in the Aegean Sea (Mediterranean Sea). *J Marine Syst* 33-34:335-353
- Siokou-Frangou I, Christaki U, Mazzocchi MG, Montresor M, Ribera D'Alcala M, Vaque D, Zingone A (2010) Plankton in the open Mediterranean Sea: A review. *Biogeosciences* 7:1543-1586
- Somarakis S, Palomera I, Garcia A, Quintanilla L, Koutsikopoulos C, Uriarte A, Motos L (2004) Daily egg production of anchovy in European waters. *ICES J Mar Sci* 61:944-958
- Sommer U, Sommer F (2006): Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia* 147:183-194
- Strickland JDH, Parsons TR (1972) A manual for sea water analysis. *Bull Fish Res Board Can* 167
- Tiselius P, Jonsson PR (1990) Foraging behavior of 6 calanoid copepods – Observations and hydrodynamic analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 66:23-33
- Tomas CR (1996) Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press Limited, London

- Tsagarakis K, Coll M, Giannoulaki M, Somarakis S, Papaconstantinou C, Machias A (2010) Food-web traits of the North Aegean Sea ecosystem (Eastern Mediterranean) and comparison with other Mediterranean ecosystems. *Est Coast Shelf Sci* 88:233-248
- Turner JT (2004) The importance of small planktonic copepods and their roles in pelagic marine food webs. *Zool Stud* 43:255-266
- van Duren LA, Videler JJ (1995). Swimming behaviour of developmental stages of the calanoid copepod *Temora longicornis* at different food concentrations. *Mar Ecol Prog Ser* 126:153-161
- van der Lingen CD (1994) Effect of particle size and concentration on the feeding behaviour of adult pilchard, *Sardinops sagax*. *Mar Ecol Prog Ser* 109:1-13
- van der Lingen CD (1995) Respiration rate of adult pilchard *Sardinops sagax* in relation to temperature, voluntary swimming speed and feeding behaviour. *Mar Ecol Prog Ser* 129:41-54
- van der Lingen CD (2002) Diet of sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. *S Afr J Mar Sci* 24:301-316
- van der Lingen CD, Hutchings L, Field JG (2006) Comparative trophodynamics of anchovy *Engraulis encrasicolus* and sardine *Sardinops sagax* in the southern Benguela: Are species alternations between small pelagic fish trophodynamically mediated? *African J Mar Sci* 28:465-477
- van der Lingen C, Bertrand A, Bode A, Brodeur R, Cubillos L, Espinoza P, Friedland K, Garrido S, Irigoien X, Miller T, Möllmann C, Rodriguez-Sanchez R, Tanaka H, Temming A (2009) Trophic dynamics. In: Checkley DM, Alheit J, Oozeki Y, Roy C (eds) *Climate change and small pelagic fish*. Cambridge University Press, Cambridge
- Varela M, Alvarez-Ossorio MT, Valdés L (1990) Método para el estudio cuantitativo del contenido estomacal de la sardina. Resultados preliminares. *Bol Inst Esp Oceanogr* 6:117-126 (in Spanish)
- Watanabe Y, Saito H (1998) Feeding and growth of early juvenile Japanese sardines in the Pacific waters off central Japan. *J Fish Biol* 52:519-533
- Yentsch CS, Menzel DW (1963) A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research* 10:221-231
- Zervoudaki S, Christou ED, Nielsen TG, Siokou-Frangou I, Assimakopoulou G, Giannakourou A, Maar M, Pagou K, Krasakopoulou E, Christaki U, Moraitou-Apostolopoulou M (2007) The importance of small-sized copepods in a frontal area of the Aegean Sea. *J Plankton Res* 29:317-338
- Zar, JH (1999) *Biostatistical analysis*. 4th ed. Prentice Hall, New Jersey

## TABLES & FIGURES

**Table 1.** Pairwise comparisons of diet composition between size classes in summer, and between sampling periods for adults.

	Groups	t	p	No. of unique permutations
Size classes	40-80 vs 81-100	1.30	0.116	462
	40-80 vs 101-120	3.32	0.002	462
	40-80 vs >120	4.44	0.002	462
	81-100 vs 101-120	2.87	0.002	462
	81-100 vs >120	3.57	0.002	462
	101-120 vs >120	1.12	0.257	462
Sampling periods	July 2007 vs December 2007	4.22	0.002	461
	July 2007 vs July 2008	2.33	0.003	462
	July 2007 vs February 2009	3.05	0.002	462
	December 2007 vs July 2008	5.35	0.002	462
	December 2007 vs February 2009	5.42	0.001	461
	July 2008 vs February 2009	5.26	0.002	462

**Table 2.** Ivlev's selectivity index for mesozooplankton taxa with >1% numerical contribution to sardine diet. Values  $\leq -0.5$  or  $\geq 0.5$  are shown in bold.

Taxon	July 2007		December 2007	July 2008		February 2009
	juveniles	adults	adults	juveniles	adults	adults
<i>Acartia clausi</i>	<b>0.734</b>	<b>0.623</b>	0.045	0.120	-0.477	-0.288
Appendicularians	<b>-0.756</b>	<b>-0.711</b>		0.185	0.353	
<i>Calanus</i> spp.						0.097
<i>Centropages</i> spp.	0.141	-0.082	<b>0.834</b>	0.034	0.067	0.196
Cirriped larvae	<b>0.952</b>				<b>0.829</b>	
<i>Clytemnestera</i> spp.		<b>0.986</b>		<b>0.956</b>	<b>0.970</b>	
Copepod nauplii	<b>0.894</b>			<b>0.699</b>	<b>0.663</b>	
Corycaeidae	0.264	<b>0.722</b>		<b>0.870</b>	<b>0.874</b>	<b>0.587</b>
<i>Euterpina acutifrons</i>	<b>0.971</b>	<b>0.935</b>		<b>0.967</b>	<b>0.963</b>	
<i>Evadne spinifera</i>					<b>-0.773</b>	
Gastropod larvae		<b>0.539</b>				
Harpacticoids		<b>0.877</b>				
Lamellibranchia larvae	<b>0.881</b>	<b>0.966</b>		<b>0.741</b>		
<i>Microsetella rosea</i>	<b>0.982</b>	<b>0.976</b>		<b>0.950</b>	<b>0.978</b>	
<i>Oithona</i> spp.	0.151	0.330	-0.437	0.073	-0.230	
<i>Oncaea</i> spp.	<b>0.881</b>	<b>0.802</b>	0.201	<b>0.953</b>	<b>0.942</b>	<b>0.761</b>
Clauso-Paracalanidae	<b>-0.601</b>	-0.467	<b>-0.797</b>	<b>-0.699</b>	<b>-0.677</b>	-0.043
<i>Penilia avirostris</i>				<b>-0.793</b>	<b>-0.625</b>	
<i>Podon</i> spp.	<b>0.559</b>	0.293		<b>0.714</b>	<b>0.709</b>	<b>0.755</b>
<i>Pseudoevadne tergestina</i>					-0.066	
<i>Temora stylifera</i>	<b>0.612</b>	<b>0.764</b>	0.375	0.45	0.466	

**Table 3.** Comparison of physical and biotic variables between sampling periods. Arithmetic means and F-values are provided except for comparisons that did not meet the assumptions of the Analysis of Variance for which medians and the Kruskal-Wallis statistic (H) are given. For non-parametric tests medians are shown.

	July 2007	December 2007	July 2008	February 2009	Statistic
Heterotrophic bacteria-HB ( $\times 10^{11}$ cells $m^{-3}$ )	14.82 <sup>a</sup>	6.96 <sup>b</sup>	2.31 <sup>c</sup>	6.96 <sup>b</sup>	F = 1694.18 <sup>***</sup>
Autotrophic bacteria-Syn ( $\times 10^{10}$ cells $m^{-3}$ )	3.48 <sup>b</sup>	0.894 <sup>d</sup>	1.56 <sup>c</sup>	4.02 <sup>a</sup>	F = 590.36 <sup>***</sup>
Autotrophic nanoflagellates-ANF ( $\times 10^8$ cells $m^{-3}$ )	19.01 <sup>b</sup>	69.45 <sup>a</sup>	9.44 <sup>c</sup>	5.25 <sup>d</sup>	F = 121.56 <sup>***</sup>
Heterotrophic nanoflagellates-HNF ( $\times 10^8$ cells $m^{-3}$ )	22.43 <sup>a</sup>	14.50 <sup>b</sup>	18.50 <sup>a,b</sup>	6.33 <sup>c</sup>	F = 36.13 <sup>***</sup>
Ciliates ( $\times 10^6$ cells $m^{-3}$ )	0.170 <sup>c</sup>	1.57 <sup>a</sup>	0.276 <sup>b</sup>	1.51 <sup>a</sup>	F = 131.38 <sup>***</sup>
Diatoms ( $\times 10^6$ cells $m^{-3}$ )	0.484 <sup>d</sup>	134.18 <sup>a</sup>	1.58 <sup>c</sup>	65.77 <sup>b</sup>	F = 448.76 <sup>***</sup>
Heterotrophic dinoflagellates-HD ( $\times 10^5$ cells $m^{-3}$ )	0.533 <sup>b</sup>	6.07 <sup>a</sup>	0.677 <sup>b</sup>	5.70 <sup>a</sup>	F = 56.52 <sup>***</sup>
Autotrophic dinoflagellates-AD ( $\times 10^5$ cells $m^{-3}$ )	0.870 <sup>b</sup>	1.53 <sup>b</sup>	1.62 <sup>b</sup>	3.87 <sup>a</sup>	F=13.70 <sup>**</sup>
Copepod nauplii ( $\times 10^3$ cells $m^{-3}$ )	9.46 <sup>b</sup>	8.38 <sup>a,b</sup>	15.61 <sup>a,b</sup>	17.20 <sup>a</sup>	F=6.84 <sup>*</sup>
Copepods ( $\times 10^3$ cells $m^{-3}$ )	2.17 <sup>a</sup>	1.59 <sup>a,b</sup>	1.08 <sup>b</sup>	1.04 <sup>b</sup>	F=7.40 <sup>*</sup>
Appendicularians (cells $m^{-3}$ )	137.89 <sup>a,b</sup>	218.41 <sup>a</sup>	237.82 <sup>a</sup>	35.73 <sup>b</sup>	F=7.03 <sup>*</sup>
Cladocerans ( $\times 10^3$ cells $m^{-3}$ )	0.333 <sup>b</sup>	0.247 <sup>b</sup>	1.47 <sup>a</sup>	0.005 <sup>c</sup>	F = 49.51 <sup>***</sup>
Mean chl <i>a</i> in the water column ( $\mu g l^{-1}$ )	0.140 <sup>c</sup>	1.36 <sup>a</sup>	0.126 <sup>c</sup>	0.758 <sup>b</sup>	F = 98.89 <sup>***</sup>
Mean Temperature in the water column ( $^{\circ}C$ )	17.86 <sup>a</sup>	14.72 <sup>b</sup>	18.90 <sup>a</sup>	11.36 <sup>c</sup>	H = 90.00 <sup>***</sup>
Mean Salinity in the water column	38.02	37.18	37.85	36.74	H = 5.30
Mesozooplankton biomass (mg $m^{-3}$ )	29.02 <sup>b</sup>	36.40 <sup>a</sup>	24.70 <sup>b</sup>	28.05 <sup>b</sup>	F = 7.54 <sup>***</sup>
Microplankton biomass (mg $m^{-3}$ )	32.18 <sup>c</sup>	91.04 <sup>b</sup>	22.70 <sup>c</sup>	130.73 <sup>a</sup>	F = 76.43 <sup>***</sup>
P-PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> ( $\mu M$ )	0.035 <sup>b</sup>	0.088 <sup>a</sup>	0.017 <sup>b</sup>	0.075 <sup>a</sup>	F=13.74 <sup>**</sup>
Si-SiO <sub>2</sub> ( $\mu M$ )	3.30 <sup>a</sup>	4.17 <sup>a</sup>	3.08 <sup>a</sup>	1.25 <sup>b</sup>	F=14.15 <sup>**</sup>
N-(NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> +NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) ( $\mu M$ )	0.370 <sup>b</sup>	2.28 <sup>a</sup>	0.821 <sup>b</sup>	2.15 <sup>a</sup>	F=27.46 <sup>***</sup>

Asterisks indicate significant differences: \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$

<sup>a>b>c>d</sup> Homogenous groups

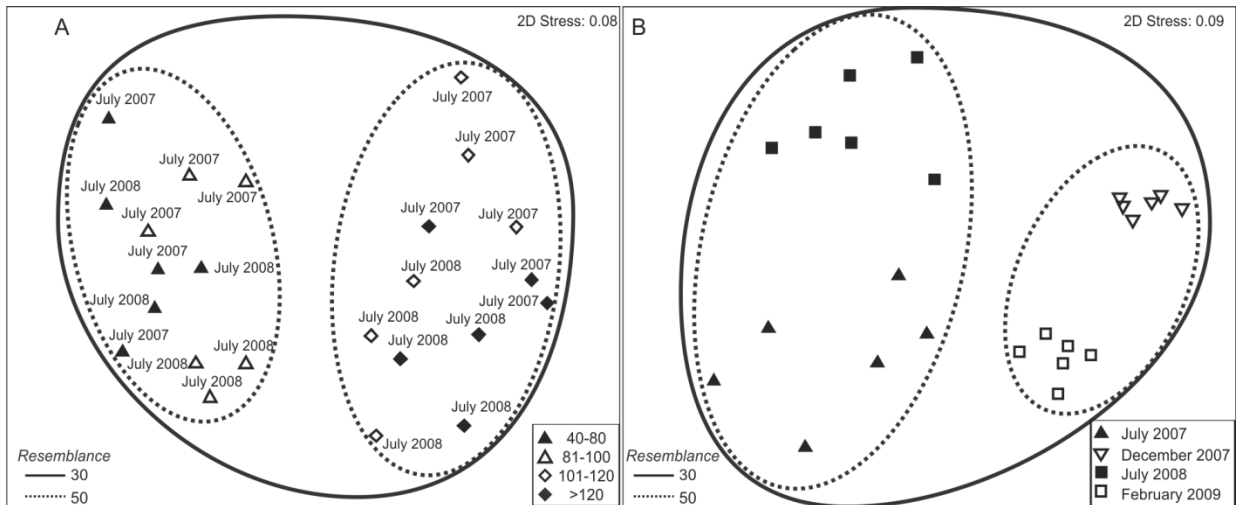
**Table 4.** Field collected mesozooplankton samples. Percent numerical contribution of major groups.

Group	July 2007	December 2007	July 2008	February 2009
Amphipods	0.06	0	0.08	0
Appendicularians	7.90	3.47	5.45	0.25
Chaetognaths	0.73	2.40	0.54	0.25
Cirriped larvae	0.03	0.96	0.11	0.18
Cladocerans	24.81	7.12	35.54	1.10
Copepods	63.43	80.57	54.34	96.07
Decapod larvae	0.31	0.32	0.26	0.08
Doliolids	1.47	1.24	0.75	0.32
Echinoderm larvae	0.14	1.12	0.04	0.05
Euphausiids	0.10	0.03	0.02	0.01
Gastropod larvae	0.45	0.59	2.35	0.69
Isopods	0.01	0.02	0	0
Lamellibranchia larvae	0.08	0.07	0.22	0.16
Medusae	0.18	0.32	0.12	0.47
Mysids	0	<0.01	0	0
Ostracods	0	0.2	0	0.08
Polychaet larvae	0.03	1.35	0.05	0.17
Pteropods	0.26	0.18	0.11	0.04
Siphonophores	0.01	0.04	0.02	0.08

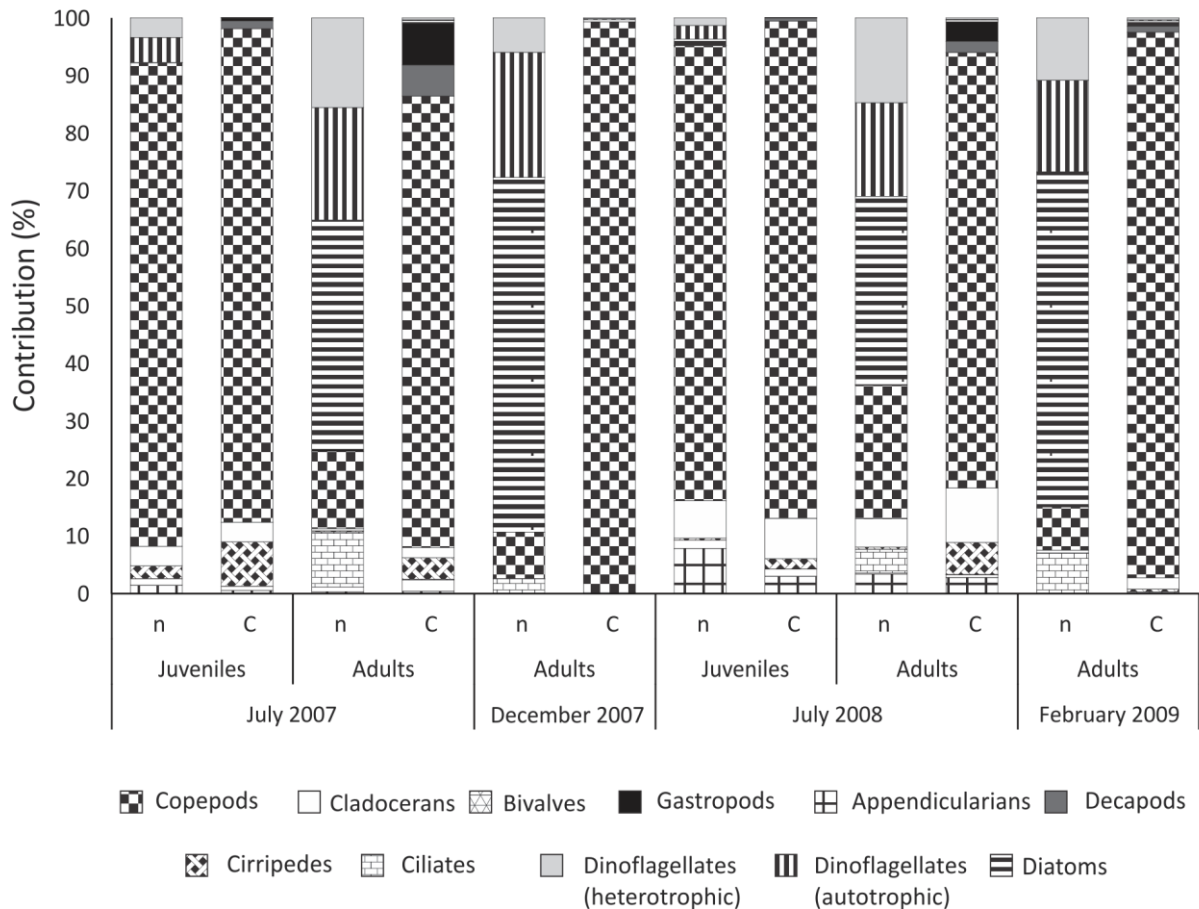


**Table 5.** Percent numerical (%n) and carbon (%C) contribution to diet per size-class of prey.

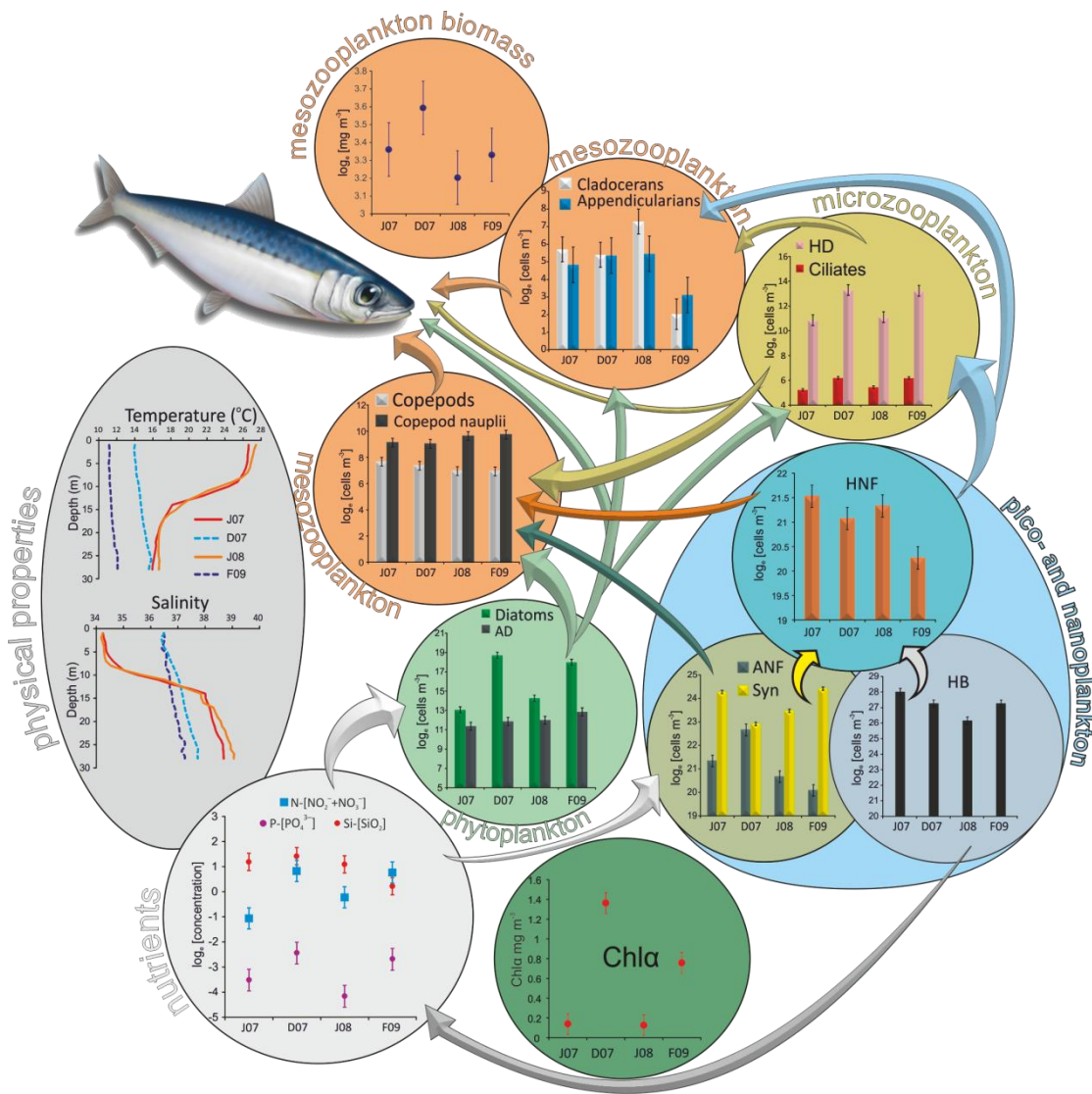
Size-class ( $\mu\text{m}$ )	July 2007				December 2007		July 2008		February 2009			
	juveniles		adults		adults		juveniles		adults		adults	
	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C	% n	% C
001-200	10.25	0.26	77.99	1.04	87.59	0.38	12.02	0.76	68.24	1.17	76.32	0.79
201-400	2.19	0.82	0.95	1.87	0	0	8.84	2.97	3.87	3.14	0	0
401-600	35.37	16.01	4.17	14.05	0.46	0.42	42.85	18.49	15.4	21.83	1.01	2.15
601-800	15.9	12.78	10.05	13.35	4.6	1.3	10.89	10.89	6.06	15.07	18.33	12.83
801-1000	31.78	50.58	6.34	57.43	0.99	8.7	23.69	55.71	5.88	48.23	0.53	2.28
1001-1200	4.49	17.67	0.49	8.55	5.93	76.96	1.35	6.77	0.5	6.91	3.7	77.18
1201-1400	0	0	0	0	0.34	8.86	0.35	3.57	0.04	1.11	0.09	3.86
1401-1600	0.01	0.21	0	0.3	0.04	1.1	0	0.16	0	0.23	0.01	0.37
1601-1800	0	0	0	0	0.03	0.23	0	0	0	0	0	0
1801-2000	0	0	0	0	0.02	2.05	0	0	0	0	0	0
2001-2200	0.01	1.67	0.01	3.41	0	0	0.01	0.68	0.01	2.31	0.01	0.54



**Fig. 1.** MDS ordination plots of (A) the samples used to analyze sardine diet in summer (July 2007 and July 2008) with symbols denoting different size classes, and (B) of the samples of adult (>100 mm) sardines with symbols denoting sampling periods. Groups defined by the respective cluster analyses (at 30% and 50% resemblance levels) are also indicated.



**Fig. 2.** Percentages of prey categories per fish stomach in terms of numbers (n) and dietary carbon (C).



**Fig. 3.** Mean values and 95% Bonferroni-corrected confidence intervals of selected abiotic and biotic variables measured during the four sampling periods. Vertical profiles of temperature and salinity are also shown. Arrows indicate main trophic flows among components of the pelagic food web. Note that the size of arrows does not quantify energy flow. HB: heterotrophic bacteria. Syn: Synechococcus (autotrophic bacteria). ANF: autotrophic nanoflagellates. HNF: heterotrophic nanoflagellates. AD: autotrophic dinoflagellates. HD: heterotrophic dinoflagellates. J07: July 2007. D07: December 2007. J08: July 2008. F09: February 2009.

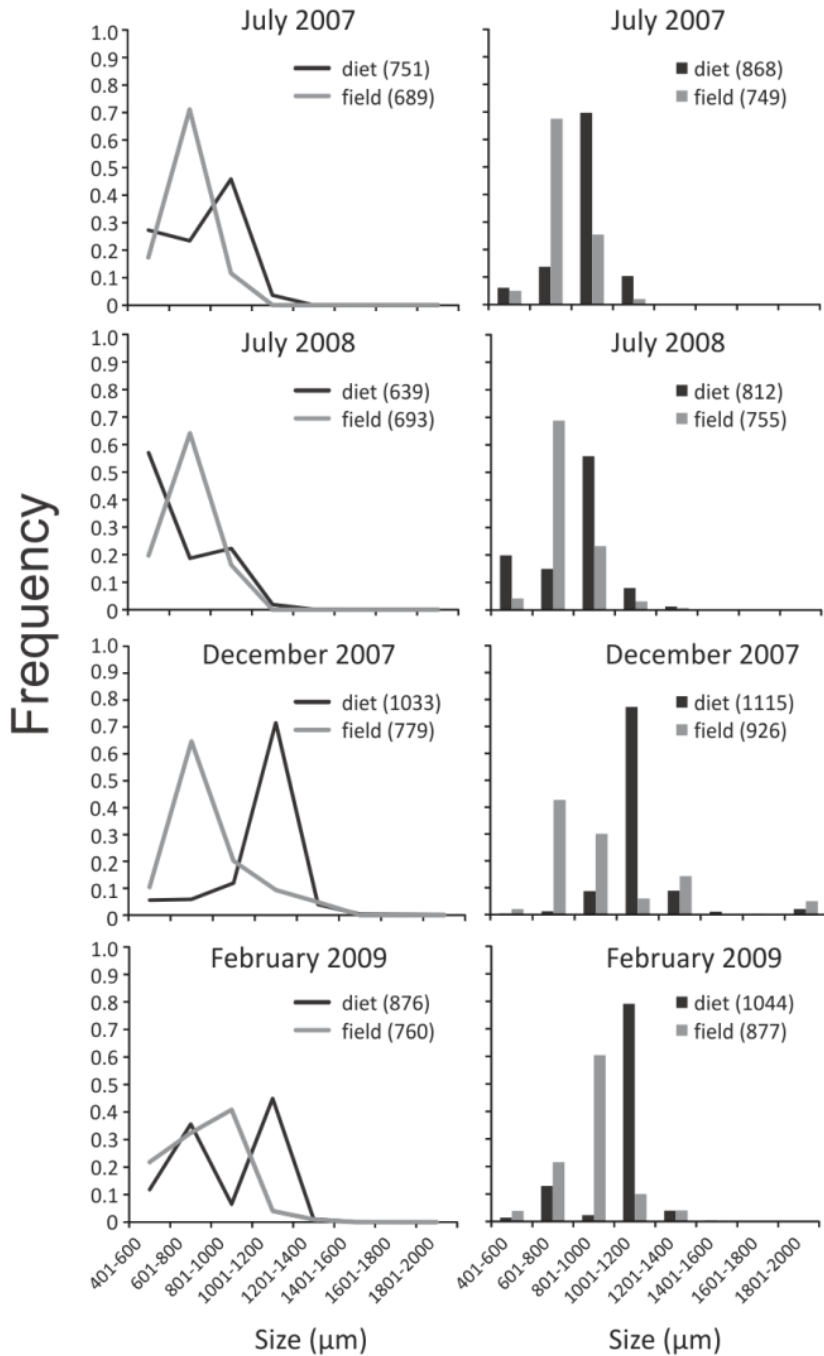


Fig. 4. Size-frequency distribution of copepods and cladocerans in the stomachs and the field in terms of numbers (lines) and dietary carbon (bars). Weighted mean sizes in the diet and the field (in µm) are shown in parentheses.

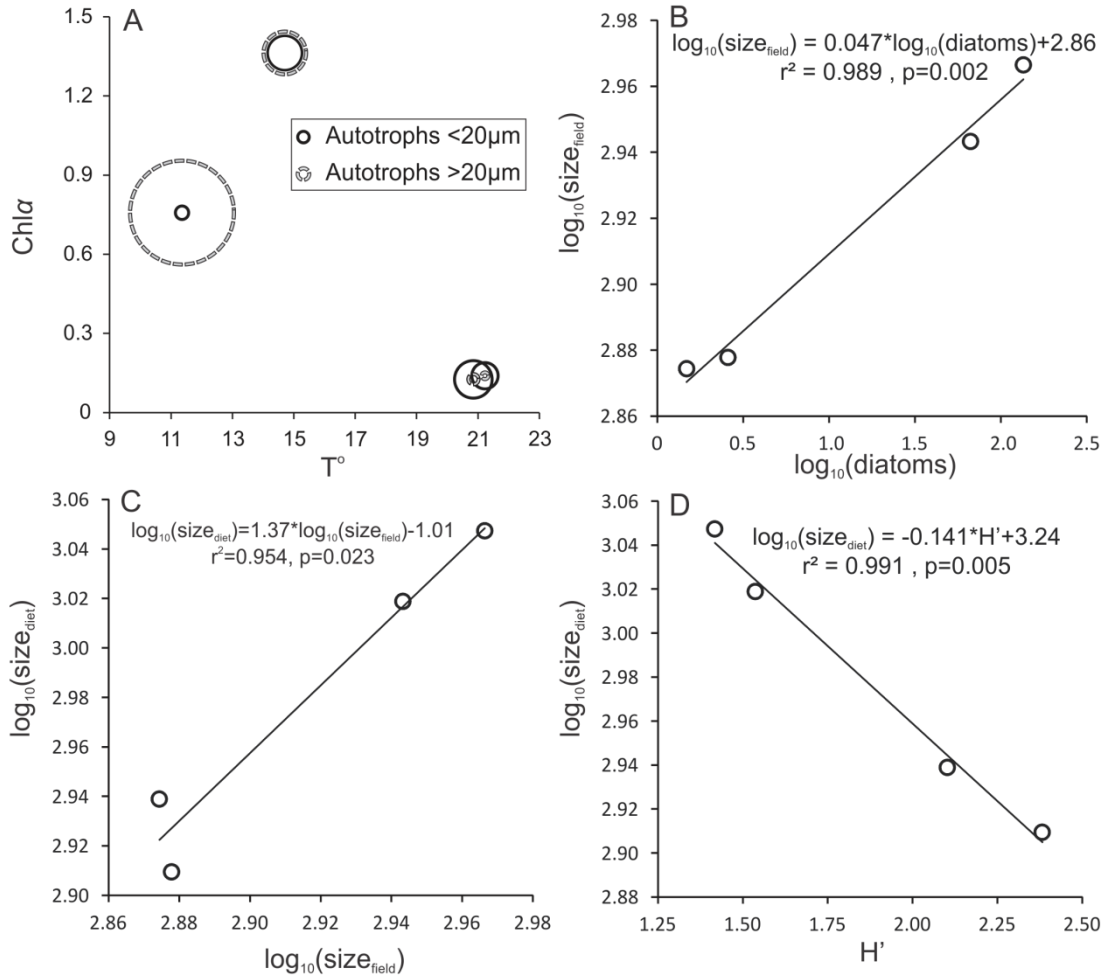


Fig. 5. (A) Carbon content of the autotrophic community  $>20\mu\text{m}$  and  $<20\mu\text{m}$  in relation to chl *a* and temperature ( $T$ ). Area of circles is proportional to carbon content (area of circle in legend corresponds to  $5\text{mg C m}^{-3}$ ). (B) Relationship between diatom concentration ( $\text{cells m}^{-3}$ ) and carbon-based weighted mean size of copepods and cladocerans in the field ( $\text{size}_{\text{field}}$ ,  $\mu\text{m}$ ). (C) Relationship between  $\text{size}_{\text{field}}$  and carbon-based weighted mean size ( $\text{size}_{\text{diet}}$ ,  $\mu\text{m}$ ) of copepods and cladocerans in the stomachs of adult sardine. (D) Relationship between  $\text{size}_{\text{diet}}$  and the Shannon-Weiner diversity index ( $H'$ ) of copepods and cladocerans in the stomachs of adult sardine.

## SUPPLEMENT.

**Table S1.** Identified prey in the stomachs of sardine and equations used for conversion of size to carbon content (C). TL: Maximum dimension of prey ( $\mu\text{m}$ ). V: volume ( $\mu\text{m}^3$ ). TrL: Trunk length. BL: Body length without spine. PL: Prosome length. CL: Carapace length.

Group	Taxon	TL $\pm$ SD	Size (indicated in parenthesis) used for conversion to C	Equations used to convert size to dry weight (DW)	Equations used to convert size or DW to C
Appendicularians	Appendicularians	1681 $\pm$ 158	304 $\pm$ 60(TrL)		$C=7.33*10^{-8}*(\text{TrL})^{2.63}$ (a)
Bivalves	Lamellibranchia larvae	337 $\pm$ 60	337 $\pm$ 60(TL)		$C=3.06*10^{-8}*(\text{TL})^{2.88}$ (b)
Ciliates (order Tintinnida)	<i>Eutintinnus tubulosus</i>	110 $\pm$ 10	37699(V) <sup>(j)</sup>		$C=445.5+0.053 V$ (c)
Cirripedes	Cirripedes nauplii	578 $\pm$ 95	578 $\pm$ 95(BL)	$\text{DW}=80.627*\text{TL}^{4.27}$ (d)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
Cladocerans	<i>Evadne spinifera</i>	565 $\pm$ 45	565 $\pm$ 45(TL)	$\text{DW}=3.946*(\text{TL}*10^{-3})^{2.436}$ (d)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Penilia avirostris</i>	576 $\pm$ 58	576 $\pm$ 58(TL)		$\log_{10}(C)=4.51*\log(\text{TL}*10^{-3})-12.74$ (f)
	<i>Podon intermedius</i>	675 $\pm$ 81	675 $\pm$ 81(TL)		$\log_{10}(C)=3.46*\log(\text{TL}*10^{-3})-9.34$ (f)
	<i>Pseudoevadne tergestina</i>	515 $\pm$ 14	515 $\pm$ 14(TL)	$\text{DW}=3.946*(\text{TL}*10^{-3})^{2.436}$ (d)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
Copepods	<i>Acartia clausi</i>	911 $\pm$ 191	645 $\pm$ 143(PL)	$\log(\text{DW})=4.088*\log(\text{PL}*10^3)-11.174$ (g)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Calanus</i> spp.	1356 $\pm$ 336	1136 $\pm$ 90(PL)	$\log(\text{DW})=2.69*\log(\text{PL}*10^3)-6.883$ (h)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Calocalanus</i> spp.	572 $\pm$ 71	424 $\pm$ 25(PL)	$\log(\text{DW})=2.738*\log(\text{PL}*10^3)-6.934$ (i)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Candacia</i> spp.	1598 $\pm$ 108	1160 $\pm$ 39(PL)	$\log(\text{DW})=2.451*\log(\text{PL}*10^3)-6.103$ (i)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Centropages</i> spp.	1163 $\pm$ 232	809 $\pm$ 158(PL)	$\log(\text{DW})=2.451*\log(\text{PL}*10^3)-6.103$ (i)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	Clauso-Paracalanidae*	721 $\pm$ 135	526 $\pm$ 93(PL)	$\ln(\text{DW})=2.74*\ln(\text{PL}*10^3)-16.41$ (h)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Clytemnestra</i> spp.	759 $\pm$ 86	549 $\pm$ 94(PL)	$\ln(\text{DW})=1.96*\ln(\text{PL}*10^3)-11.64$ (j)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	Copepod nauplii	177 $\pm$ 28	177 $\pm$ 28(PL)	$\log(\text{DW})=2.848*\log(\text{TL}*10^3)-7.265$ (k)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	Corycaeidae	894 $\pm$ 214	582 $\pm$ 165(PL)	$\ln(\text{DW})=1.96*\ln(\text{PL}*10^3)-11.64$ (j)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
	<i>Euchaeta</i> spp.	1810 $\pm$ 84	1462 $\pm$ 42(PL)		$\log_{10}(C)=2.45*\log(\text{TL}*10^3)-6.25$ (f)
	<i>Euterpina acutifrons</i>	559 $\pm$ 78	387 $\pm$ 65(PL)	$\ln(\text{DW})=1.96*\ln(\text{PL}*10^3)-11.64$ (j)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)
Harpacticoids	499 $\pm$ 193	330 $\pm$ 115(PL)	$\ln(\text{DW})=1.96*\ln(\text{PL}*10^3)-11.64$ (j)	$C=0.424*\text{DW}$ (e)	

	<i>Microsetella rosea</i>	655±186	461±113(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ <sup>(h)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	<i>Oithona</i> spp.	516±140	312±77(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ <sup>(j)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	<i>Oncaea</i> spp.	514±99	318±71(PL)	$\ln(DW)=1.96*\ln(PL*10^3)-11.64$ <sup>(j)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	Pontellidae	1800±230	1370±90(PL)	$DW=3.77*10^{-8}*PL^{2.637}$ <sup>(l)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
	<i>Temora stylifera</i>	963±230	642±153(PL)	$\log(DW)=2.710*\log(TL*10^3)-3.685$ <sup>(l)</sup>	$C=0.424*DW$ <sup>(e)</sup>
Decapods	Crab (zoe)	1500±248	932±147(CL)		$C=(4.01*10^{-12})*CL^{4.33}$ <sup>(m)</sup>
	Shrimp (mysis)	2069±204	1475±283(CL)		$C=(4.01*10^{-12})*CL^{4.33}$ <sup>(m)</sup>
Gastropods	Gastropod larvae	471±27	471±27(TL)		$C=2.31*10^{-5}*TL^{2.05}$ <sup>(n)</sup>
	Pteropods	750±58	750±58(TL)		$C=3.06*10^{-8}*(TL)^{2.88}$ <sup>(b)</sup>
Dinoflagellates (Heterotrophic)	<i>Protoperidinium</i> spp.	80±10	89730(V)		$C=0.288*V^{0.939}$ <sup>(o)</sup>
Dinoflagellates (Autotrophic)	<i>Neoceratium</i> spp.	300±50	44300(V)		$C=0.288*V^{0.939}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Dinophysis</i> spp.	90±5	120139(V)		$C=0.288*V^{0.939}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Ornithocercus</i> spp.	88±5	130125(V)		$C=0.288*V^{0.939}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Prorocentrum</i> spp.	42±2	12953(V)		$C=0.288*V^{0.939}$ <sup>(o)</sup>
Diatoms	<i>Asteriolenopsis</i> spp.	81±4	1492(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Bacteriastrum</i> spp.	84±3	7542(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Chaetocerus</i> spp.	64±3	8120(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Coscinodiscus</i> spp.	142±19	71227(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Guinardia</i> spp.	140±15	17880(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Hemiaulus</i> spp.	86±4	21205(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Navicula</i> spp.	93±4	5944(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Plagiotropis</i> spp.	116±11	6250(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Pleurosigma</i> spp.	141±13	7524(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Pleurosira</i> spp.	45±4	10995(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	63±3	1165(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Rhizosolenia</i> spp.	762±132	268375(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>
	<i>Thalassiosira</i> spp.	38±8	10828(V)		$C=0.288*V^{0.811}$ <sup>(o)</sup>

<sup>a</sup>King 1980; <sup>b</sup>Fotel et al. 1999; <sup>c</sup>Verity & Langdon 1984; <sup>d</sup>James 1987; <sup>e</sup>Van der Lingen 1998; <sup>f</sup>Uye 1982; <sup>g</sup>Christou & Verriopoulos 1993; <sup>h</sup>Chisholm & Roff 1990; <sup>i</sup>Hay et al. 1991; <sup>j</sup>Van der Lingen 2002; <sup>k</sup>Durbin & Durbin 1978; <sup>l</sup>Ara 2001; <sup>m</sup>Hirota & Fukuda 1985; <sup>n</sup>Hansen & Ockelmann 1991; <sup>o</sup>Menden-Deuer & Lessard 2000

\*Individuals belonging to the genera Clausocalanus and Paracalanus and the species Ctenocalanus vanus were classified as the ‘Clauso-Paracalanidae’ group.

**Table S2.** Percent contribution by numbers (%n) and carbon content (%C) of preys to sardine diet.

Category	Taxon	July 2007		July 2007		December 2007		July 2008		July 2008		February 2009	
		juveniles		adults		adults		juveniles		adults		adults	
		%n	%C	%n	%C	%n	%C	%n	%C	%n	%C	%n	%C
Appendicularians	Appendicularians	0.92	0.25	0.21	0.24			7.07	2.37	3.77	3.25		
Bivalves	Lamellibranchia larvae	1.06	0.67	0.73	1.94			1.30	1.03	0.17	0.34		
Ciliates (order Tintinnida)	<i>Eutintinnus tubulosus</i>			9.28	0.14	2.69	0.03			4.37	0.05	7.21	0.11
Cirripedes	Cirripedes nauplii	1.15	5.16	0.11	2.17			0.34	1.90	0.37	5.36	0.04	0.75
Cladocerans	<i>Evadne spinifera</i>									0.35	0.57	0.01	0.02
	<i>Penilia avirostris</i>	0.07	0.04	0.02	0.05			2.68	1.86	1.99	3.55		
	<i>Podon intermedius</i>	3.32	3.76	0.32	1.54	0.3	1.08	3.01	4.26	1.09	3.96	0.53	2.08
Copepods	<i>Pseudoevadne tergestina</i>	0.33	0.11							1.86	2.00		
	Unidentified cladoceran	0.07	0.04	0.09	0.90			2.30	1.57				
	<i>Acartia clausi</i>	17.72	12.64	2.19	8.61	0.14	0.36	9.43	11.09	0.97	2.94	0.30	1.21
	<i>Calanus</i> spp.					0.33	9.09	0.33	4.09	0.04	1.27	0.09	3.38
	<i>Calocalanus</i> spp.							0.20	0.21	0.13	0.35		
	<i>Candacia</i> spp.					0.03	1.13					0.01	0.29
	<i>Centropages</i> spp.	4.06	17.71	0.48	9.45	5.92	74.52	1.28	7.76	0.51	7.63	3.69	76.8
	Clauso-Paracalanidae	9.86	9.67	2.70	10.16	0.43	1.15	4.4	5.38	1.78	5.57	2.32	8.76
	<i>Clytemnestra</i> spp.	0.07	0.06					1.17	1.38	0.64	1.96		
	Copepod nauplii	2.75	0.26	0.72	0.29	0.05	0.01	7.23	0.86	2.34	0.71	0.05	0.02
	Corycaeidae	1.00	1.06	0.67	3.03	0.05	0.15	2.8	3.71	1.08	3.66	0.24	1.08
	<i>Euchaeta</i> spp.					0.02	2.11						
	<i>Euterpina acutifrons</i>	14.22	5.78	1.18	2.37	0.05	0.06	10.95	6.53	3.55	5.44	0.05	0.11
	Harpacticoids	0.51	0.18	0.36	0.54	0.02	0.02	0.85	0.37	0.04	0.04		
	<i>Microsetella rosea</i>	1.12	0.75	0.16	0.45	0.03	0.06	1.73	1.46	1.51	3.25	0.08	0.24
<i>Oithona</i> spp.	2.77	0.86	0.76	1.00	0.17	0.15	2.3	0.9	0.46	0.46	0.05	0.06	
<i>Oncaea</i> spp.	12.92	4.19	1.39	1.91	0.22	0.2	23.25	8.99	6.94	7.23	0.86	1.20	
Pontellidae					0.03	0.23							
<i>Temora stylifera</i>	10.06	25.12	3.39	37.71	0.79	5.9	10.2	31.00	3.94	32.13			
Unidentified copepod	9.39	9.02	1.53	2.51	0.27	3.2	3.02	2.52	1.01	2.31	0.14	2.34	



Decapods	Crab (zoe)	0.01	0.24		0.35				0.18		0.26		0.08
	Shrimp (mysis)	0.01	1.86		3.98				0.78		2.65		0.55
Gastropods	Gastropod larvae	0.07	0.54	0.23	7.50								
	Pteropods			0.03	2.27					0.04	2.49		
Dinoflagellates (Heterotrophic)	<i>Protoperidinium</i> spp.	3.78	0.02	14.6	0.31	6.00	0.08	1.24	0.01	14.44	0.23	10.6	0.23
Dinoflagellates (Autotrophic)	<i>Neoceratium</i> spp.	2.76	0.01	5.19	0.04	10.26	0.05	1.19	0.01	9.44	0.06	9.15	0.08
	<i>Dinophysis</i> spp.			2.52	0.02	2.47	0.01			0.47			
	<i>Ornithocercus</i> spp.			2.52	0.02	3.17	0.02			2.43	0.02		
	<i>Prorocentrum</i> spp.			8.26	0.03	5.80	0.01			3.73	0.01	6.45	0.02
Diatoms	<i>Asteriolenopsis</i> spp.			1.44									
	<i>Bacteriastrum</i> spp.					2.66	0.03			0.94	0.01		
	<i>Chaetocerus</i> spp.					16.09	0.01			1.12		14.95	0.02
	<i>Coscinodiscus</i> spp.			5.32	0.08	6.00	0.06	1.73	0.01	8.51	0.09	4.54	0.07
	<i>Guinardia</i> spp.			13.45	0.27	2.35	0.03			8.09	0.12	11.92	0.24
	<i>Hemiaulus</i> spp.			1.44	0.01	3.57	0.01			4.49	0.01		
	<i>Navicula</i> spp.			1.44									
	<i>Plagiotropis</i> spp.			1.36						0.94			
	<i>Pleurosigma</i> spp.					1.67	0.01			1.25	0.01		
	<i>Pleurosira</i> spp.			5.26						0.47			
	<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.			3.96		17.52	0.02			2.72		11.34	0.01
	<i>Rhizosolenia</i> spp.			6.69	0.11	4.10	0.04			1.12	0.01	15.38	0.25
	<i>Thalassiosira</i> spp.					6.80	0.01			0.89			

---

1 **Table S3.** Taxa detected by SIMPER as distinguishing the diet of juvenile and adult sardines in  
2 both summer periods considered. Any particularly high (>1.5) ratios of dissimilarity to standard  
3 deviation (Diss/SD) have been highlighted in bold and the % contribution of each taxon to the  
4 dissimilarity between the compositions in each ontogenetic group are also given.

Species	Juveniles	Adults	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund			
<i>Protooperidium</i> sp.	4.85	136.51	<b>3.09</b>	13.03	13.03
<i>Guinardia</i> sp.	0.00	87.27	<b>1.96</b>	9.33	22.37
<i>Ceratium</i> sp.	4.03	80.51	<b>1.59</b>	7.31	29.68
<i>Coscinodiscus</i> sp.	2.91	73.89	<b>1.84</b>	6.44	36.12
<i>Oncaea</i> spp.	48.69	54.28	1.23	5.98	42.10
<i>Eutintinus tubulosus</i>	0.00	51.19	<b>2.00</b>	5.90	48.00
<i>Prorocentrum</i> sp.	0.00	44.39	1.07	5.36	53.36
<i>Euterpina acutifrons</i>	28.87	28.73	1.42	3.32	56.68
<i>Temora stylifera</i>	24.57	36.06	1.22	3.07	59.76
<i>Acartia clausi</i>	28.87	11.66	0.89	2.87	62.63
<i>Rhizosolenia</i> sp.	0.00	21.88	0.65	2.86	65.49
Appendicularians	12.60	28.39	0.84	2.75	68.24
<i>Hemiaulus</i> sp.	0.00	36.21	1.03	2.75	70.99
<i>Pleurosira</i> sp.	0.00	14.16	0.77	2.65	73.64
<i>Nitzschia</i> sp.	0.00	28.17	0.91	2.63	76.27
<i>Ornithocercus</i> sp.	0.00	23.10	0.76	2.15	78.42
Copepod nauplii	14.21	18.84	1.17	1.99	80.41
Para-Clauso-Cteno	14.65	18.63	1.14	1.82	82.22
<i>Bacillaria</i> sp.	0.00	21.89	0.79	1.68	83.91
<i>Plagiotropis</i> sp.	0.00	9.75	0.44	1.27	85.18
<i>Penilia avirostris</i>	4.58	14.82	1.07	1.24	86.41
<i>Dinophysis</i> sp.	0.00	8.61	0.55	1.22	87.63
<i>Podon intermedius</i>	7.50	8.73	1.03	1.00	89.78
<i>Pseudoevadne tergestina</i>	0.24	13.80	0.88	0.96	90.74

5

6

7

8

9

10 **Table S4.** Taxa detected by SIMPER as distinguishing the diet of adult sardines between  
 11 summer and winter. Any particularly high (>1.5) ratios of dissimilarity to standard deviation  
 12 (Diss/SD) have been highlighted in bold and the % contribution of each taxon to the  
 13 dissimilarity between the compositions in each season are also given.

Species	Summer	Winter	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund			
<i>Chaetocerus</i> sp.	8.32	311.64	<b>3.24</b>	16.25	16.25
<i>Nitzschia</i> sp.	28.17	280.20	<b>2.20</b>	13.07	29.32
<i>Rhizosolenia</i> sp.	21.88	170.08	1.32	8.58	37.89
<i>Ceratium</i> sp.	80.51	193.94	1.44	7.15	45.04
<i>Guinardia</i> sp.	87.27	121.96	1.15	4.79	49.83
<i>Centropages</i> spp.	4.75	99.27	0.99	4.73	54.56
<i>Protoperidinium</i> sp.	136.51	154.94	1.41	4.73	59.29
<i>Prorocentrum</i> sp.	44.39	119.69	<b>1.52</b>	4.49	63.77
<i>Thalassiosira</i> sp.	6.58	80.61	0.80	3.79	67.56
Tintinnids	51.19	88.77	1.19	3.76	71.32
<i>Coscinodiscus</i> sp.	73.89	107.01	<b>1.60</b>	3.67	74.99
<i>Hemiaulus</i> sp.	36.21	42.36	1.18	2.38	77.37
<i>Oncaea</i> spp.	54.28	9.40	0.96	2.22	79.59
<i>Ornithocercus</i> sp.	23.10	37.63	1.16	1.97	81.56
<i>Temora stylifera</i>	36.06	9.42	1.26	1.57	83.13
<i>Bacteriastrum</i> sp.	6.99	31.60	0.97	1.56	84.69
<i>Dinophysis</i> sp.	8.61	29.32	1.03	1.46	86.15
<i>Euterpina acutifrons</i>	28.73	0.98	1.08	1.25	87.41
Para-Clauso	18.63	23.34	0.76	1.21	88.62
Appendicularians	28.39	0.00	0.62	1.18	89.80
<i>Pleurosigma</i> sp.	9.25	19.81	0.94	1.11	90.91

14

15

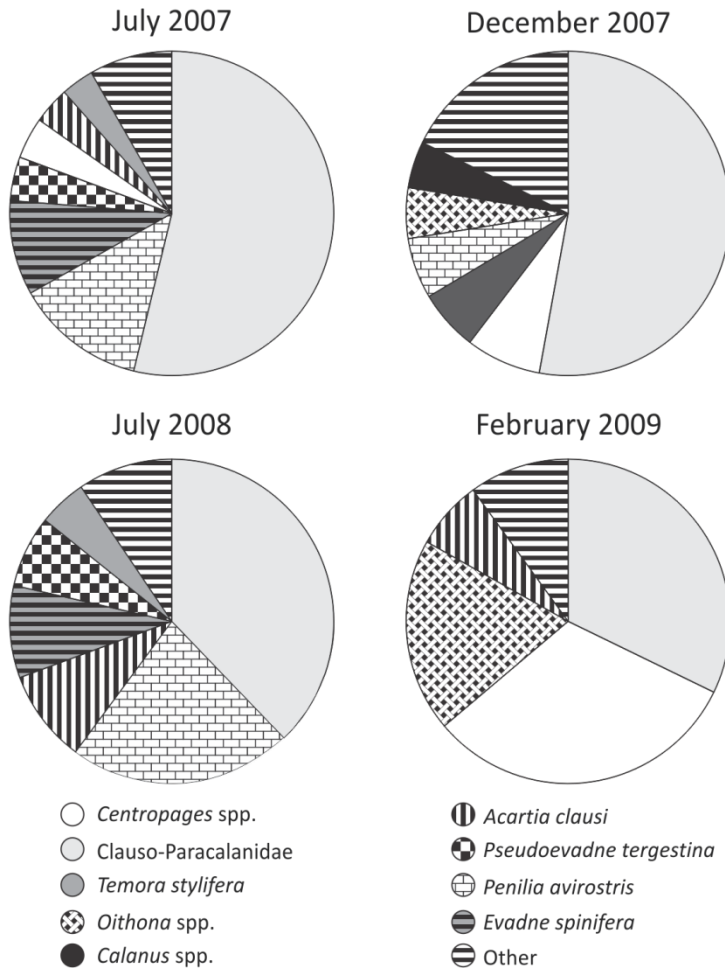
16

17

18

19

20



21

22 **Fig. S1. Field collected mesozooplankton samples.** Percent numerical contribution of  
 23 copepods and cladocerans in each sampling period. Taxonomic resolution is the same as in  
 24 stomach content analysis.

25