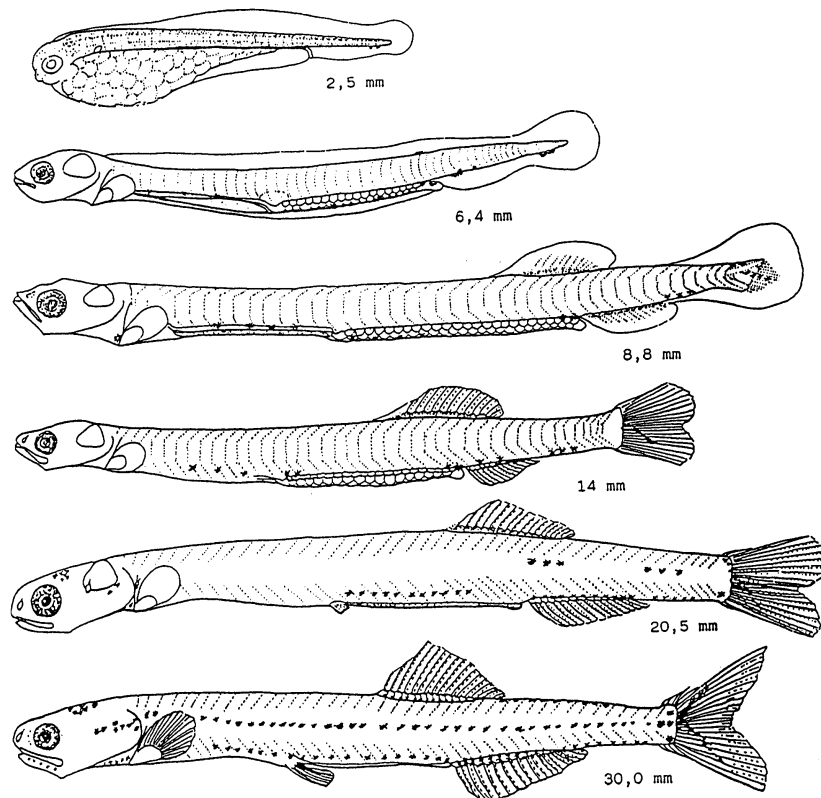


ΙΧΘΥΟΠΛΑΓΚΤΟ ΤΟΥ ΒΟΡΕΙΟ-ΑΝΑΤΟΛΙΚΟΥ ΑΙΓΑΙΟΥ ΜΕ  
ΕΜΦΑΣΗ ΣΤΟ ΓΑΥΡΟ, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)  
(ΙΟΥΝΙΟΣ 1993, 1994, 1995, 1996)

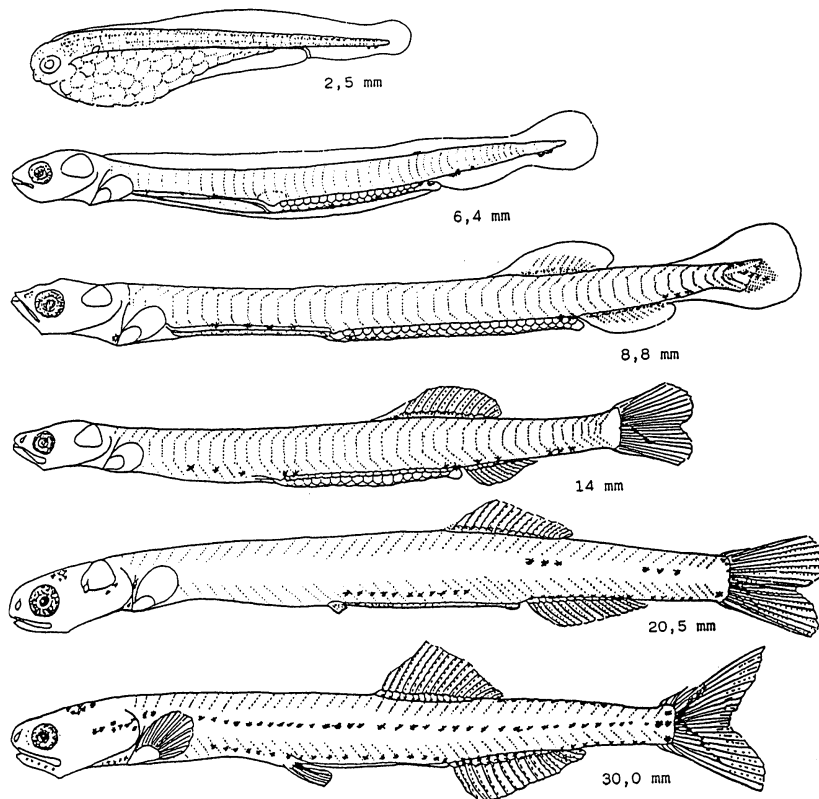
Διδακτορική Διατριβή  
Στυλιανός Σ. Σωμαράκης



UNIVERSITY OF CRETE  
DEPARTMENT OF BIOLOGY

ICHTHYOPLANKTON OF THE NORTHEASTERN AEGEAN SEA  
WITH EMPHASIS ON ANCHOVY, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)  
(JUNE 1993, 1994, 1995, 1996)

PhD Thesis  
Stylios S. Somarakis



Iraklio 1999

ΣΤΗΝ ΕΛΕΝΗ

### ΜΕΛΗ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ

Α. ΔΕΡΜΩΝ, Επικ. Καθηγήτρια Παν. Κρήτης  
Α. ΕΛΕΥΘΕΡΙΟΥ, Καθηγητής Παν. Κρήτης  
Μ. ΚΕΝΤΟΥΡΗ, Καθηγήτρια Παν. Κρήτης  
Κ. ΚΟΥΤΣΙΚΟΠΟΥΛΟΣ, Επικ. Καθηγητής Παν. Πάτρας  
Π. ΟΙΚΟΝΟΜΙΔΗΣ, Καθηγητής Αριστ. Παν. Θεσσαλονίκης  
Κ. ΣΤΕΡΓΙΟΥ, Επικ. Καθηγητής Αριστ. Παν. Θεσσαλονίκης  
Ν. ΤΣΙΜΕΝΙΔΗΣ, Καθηγητής Παν. Κρήτης

### ΜΕΛΗ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗΣ ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ

Ν. ΤΣΙΜΕΝΙΔΗΣ, Καθηγητής Παν. Κρήτης (Επιβλέπων)  
Μ. ΚΕΝΤΟΥΡΗ, Καθηγήτρια Παν. Κρήτης  
Α. ΟΙΚΟΝΟΜΟΥ, Ερευνητής Εθν. Κεντ. Θαλ. Επιστ.



## ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η εργασία αυτή έγινε εξ' ολοκλήρου στο Παν/μιο Κρήτης κατά την περίοδο από τον Ιούνιο του 1994 έως τον Ιούνιο 1997 και από το Μάρτιο 1999 έως τον Οκτώβριο του 1999, αφού μεσολάβησε η εκπλήρωση των στρατιωτικών μου υποχρεώσεων.

Η έναρξη της ενασχόλησης μου με το αντικείμενο του ιχθυοπλαγκτού οφείλεται στην προτροπή του Καθ. Ν. Τσιμενίδη και συνέπεσε με την παρουσία στο Εργαστήριο Αλιευτικής Βιολογίας, έστω και για μικρό χρονικό διάστημα, του «δασκάλου», του Δρ Αλκιβιάδη Οικονόμου. Ευχαριστώ θερμά και τους δύο που με ενθάρρυναν και με βοήθησαν να ασχοληθώ με ένα τόσο ενδιαφέρον αντικείμενο. Τον τελευταίο μάλιστα ευχαριστώ που, εκτός των άλλων, με δίδαξε και περί «επιστημονικού ήθους».

Με εμπιστοσύνη και αγάπη με αντιμετώπιζε πάντα ο κ. Τσιμενίδης και η προσπάθεια μου ήταν και δική του προσπάθεια. Η ανάπτυξη των ιχθυοπλαγκτονικών μελετών στην Ελλάδα ήταν ένα απ' τα οράματά του και με υποστήριξε με όλα τα μέσα και κάθε στιγμή. Ιδιαίτερη ευγνωμοσύνη του οφείλω και για την υποστήριξη της προσωπικής μου ζωής.

Τα αποτελέσματα που παρουσιάζονται εδώ είναι το προϊόν συλλογικής εργασίας ολόκληρου του Εργαστηρίου Αλιευτικής Βιολογίας του Παν/μίου Κρήτης και του Ινστιτούτου Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης. Ο κατάλογος των ατόμων, ερευνητών, τεχνικών και φοιτητών, που έλαβαν μέρος ενεργά τόσο στις δειγματοληψίες όσο και στην εργαστηριακή ανάλυση των δειγμάτων είναι μεγάλος και ευχαριστώ ιδιαίτερα τους ανθρώπους αυτούς για την ποιότητα της δουλειάς τους.

Στις δειγματοληψίες έλαβαν μέρος οι Δημήτρης Βάτσος, Μαριάννα Γιαννουλάκη, Αργύρης Καπανταγάκης, Δημήτρης Κληρονόμος, Σωτήρης Κυπαρίσης, Γιάννης Κωστίκας, Λεωνίδας Μανουσάκης, Θανάσης Μαχιάς, Νεκτάριος Σπυριδάκης, Βαρβάρα Φιλίππου και Ντίνα Χωρέμη.

Στην εργαστηριακή ανάλυση των δειγμάτων συμμετείχαν οι Δημήτρης Βάτσος, Barbara Catalano, Φώφη Καλλιανιώτη, Γιάννης Κωστίκας, Ελένη Μαραβέγια, Νύτα Περιστεράκη, Marleen Renckens, Χρύσα Τσιμενίδου, Βαρβάρα Φιλίππου και Ντίνα Χωρέμη.

Ιδιαίτερως, οφείλω ευγνωμοσύνη στο Δρ Θανάση Μαχιά για τη ανεκτίμητη βοήθεια του στις δειγματοληψίες και την κ. Χρύσα Τσιμενίδου που πρωτοστάτησε στην επίπονη και μακροχρόνια προσπάθεια στο Εργαστήριο.

Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω τους αξιωματικούς και το πλήρωμα του Ε/Σ «ΦΙΛΙΑ» που όλοι μαζί δουλέψαμε σκληρά για την επιτυχή κατάληξη των δειγματοληψιών και ιδιαίτερα τον πλοίαρχο Μανώλη Κοκκό και το Μιχάλη Σουβλά για τη βοήθειά τους σε τεχνικά και άλλα θέματα.

Κατά τη διάρκεια της εκπόνησης και κατά τη συγγραφή της διατριβής η καθοδήγηση και η υποστήριξη της Τριμελούς Συμβουλευτικής Επιτροπής, του επιβλέποντα καθ. Ν. Τσιμενίδη, της καθ. Μ. Κεντούρη και του Δρ Α. Οικονόμου ήταν ανεκτίμητη, ενώ οφείλω τις ιδιαίτερες ευχαριστίες μου και στα υπόλοιπα μέλη της Επταμελούς Εξεταστικής Επιτροπής, τους καθηγητές/τριες Α. Δερμών, Α. Ελευθερίου, Κ. Κουτσικόπουλο, Π. Οικονομίδα και Κ. Στεργίου, για το ενδιαφέρον που έδειξαν και την πραγματικά ιδιαίτερη συμβολή τους στη βελτίωση της διατριβής.

Την τεχνική επιμέλεια του κειμένου έκανε η σύζυγός μου Ελένη Μαραβέγια, την οποία ευχαριστώ και της αφιερώνω τη διατριβή.

## ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

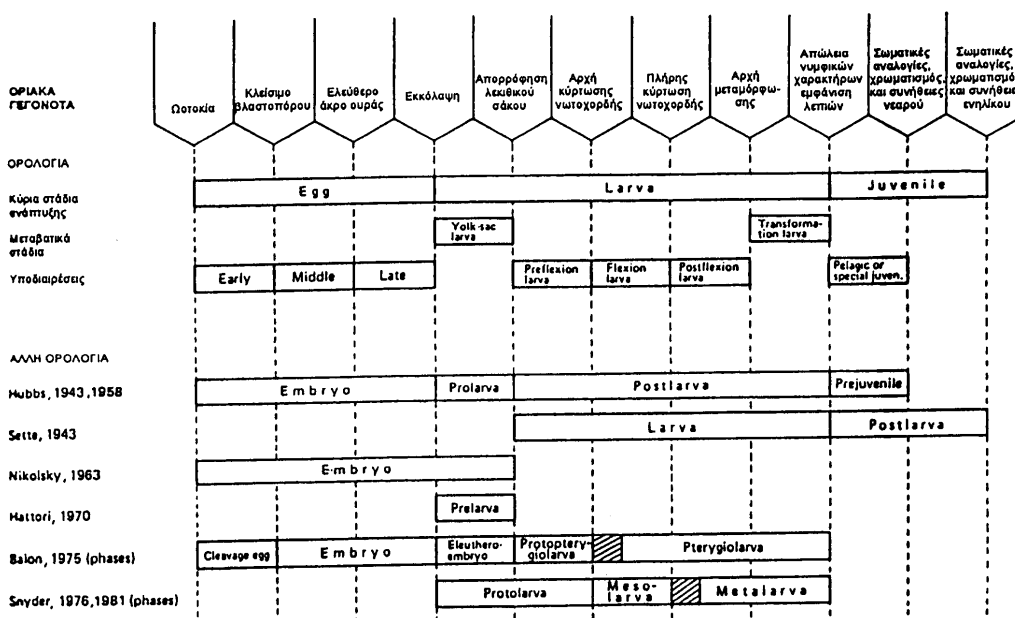
<b>1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ</b>	1
1.1. Μορφολογία ιχθυοπλαγκτού	2
1.2. Ιχθυοπλαγκτονικές μελέτες	5
1.3. Ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις	5
1.4. Ιχθυοπλαγκτονικές μέθοδοι εκτίμησης ιχθυοαποθεμάτων	6
1.5. Διακυμάνσεις στη στρατολόγηση	9
1.6. Μικροδομή των ωτολίθων και αύξηση των ιχθυονυμφών	13
1.7. Ευρωστία των ιχθυονυμφών	14
1.8. Ο ευρωπαϊκός γαύρος, <i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	14
1.9. Σκοπός της διατριβής	17
<b>2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ</b>	19
2.1. Δειγματοληψία ιχθυοπλαγκτού	19
2.2. Γενική εργαστηριακή ανάλυση των δειγμάτων	20
2.3. Καθορισμός της αφθονίας	21
2.4. Ανάλυση υδρολογικών δεδομένων	21
2.5. Ανάλυση ιχθυονυμφικών συναθροίσεων	21
2.5.1. Μεταξύ των ετών διακύμανση στη δομή των συναθροίσεων	21
2.5.2. “Μέση” δομή και κατανομή των συναθροίσεων	23
2.6. Παραγωγή αυγών γαύρου	23
2.6.1. Διαχωρισμός των αυγών σε στάδια εμβρυονικής ανάπτυξης	23
2.6.2. Κατανομή και αφθονία των αυγών γαύρου	27
2.6.3. Απόδοση ηλικίας στα αυγά	28
2.6.4. Εκτίμηση της εμβρυϊκής θνησιμότητας	30
2.6.5. Υπολογισμός όγκου αυγών	30
2.6.6. Γονιμότητα και Συχνότητα ωοτοκίας-Εκτίμηση αναπαραγόμενου αποθέματος	30
2.7. Παραγωγή ιχθυονυμφών γαύρου	34
2.7.1. Κατανομή και αφθονία	34
2.7.2. Μικροδομή των ωτολίθων και αύξηση των ιχθυονυμφών	34
2.7.3. Αναπτυξιακή αστάθεια. Ανάλυση της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας	36
2.7.4. Εκτίμηση της θνησιμότητας των ιχθυονυμφών	37
<b>3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ</b>	39
3.1. Περιβαλλοντικές συνθήκες	39
3.2. Ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις	51
3.2.1. Διαφορές μεταξύ των ετών	51
3.2.2. Ομαδοποιήσεις σταθμών-ειδών	53
3.2.3. Μέση δομή των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων	59
3.3. Παραγωγή αυγών	64
3.3.1. Κατανομή και αφθονία	64
3.3.2. Ανάλυση σταδίων αυγών	70
3.3.3. Θνησιμότητα εμβρύων	76
3.3.4. Μέγεθος αυγών	77
3.3.5. Παράμετροι ενηλίκων και εκτίμηση αναπαραγόμενου αποθέματος	77
3.4. Παραγωγή ιχθυονυμφών	80
3.4.1. Κατανομή και αφθονία	80
3.4.2. Αύξηση	91
3.4.3. Διακυμαινόμενη ασυμμετρία	96
3.4.4. Θνησιμότητα	97
<b>4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ</b>	99
4.1. Περιβαλλοντικές συνθήκες	99
4.2. Ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις	100
4.3. Παραγωγή αυγών γαύρου	102
4.4. Παραγωγή ιχθυονυμφών γαύρου	107
<b>5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ</b>	112
<b>6. ΠΕΡΙΛΗΨΗ</b>	114

<b>7. ABSTRACT</b>	115
<b>8. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ</b>	116
<b>ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι</b>	
Εργαστηριακή ανάλυση γονάδων γαύρου	Π-1
<b>ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙ</b>	
Χάρτες κατανομής και αφθονίας των ιχθυονυμφών	Π-4
<b>ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙΙ</b>	
Ιστολογική περιγραφή των ωοθηλακίων γαύρου	Π-35
<b>ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙV</b>	
Συναθροιστικότητα των ιχθυονυμφών γαύρου	Π-42
<b>ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ V</b>	

# 1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η πλειονότητα των θαλασσιών τελεόστεων είναι ωοτόκοι και παράγουν αβγά, τα οποία γονιμοποιούνται εξωτερικά, αναπτύσσονται στο ανώτερο στρώμα της στήλης του νερού (πελαγικά αβγά), ή αποτίθενται και αναπτύσσονται στο υπόστρωμα (βενθικά αβγά). Απ' την εκκόλαψη προκύπτει ένα σχετικά αδιαφοροποίητο στάδιο, με μάτια που στερούνται χρωστικών, στόμα μη σχηματισμένο και ένα μεγάλο λεκιθικό σάκο. Η ανάπτυξη των λεκιθοφόρων αυτών ιχθυονυμφών (yolk-sac larvae) βασίζεται στα ενεργειακά αποθέματα της λεκίθου, είναι ταχύτατη και καταλήγει στην παραγωγή ιχθυονυμφών, ικανών να τραφούν με μικρούς πλαγκτονικούς οργανισμούς. Σε πολλά είδη με βενθικά αβγά (π.χ. Gobiidae), η ανάπτυξη κατά το στάδιο του αβγού προχωράει πολύ και οι νεο-εκκολαπτόμενες ιχθυονύμφες είναι προηγμένες αναπτυξιακά και αμέσως ικανές να διατραφούν. Οι εξωγενώς τρεφόμενες ιχθυονύμφες διαβιούν στο ανώτατο στρώμα της στήλης του νερού, όπου εξακολουθούν να αναπτύσσονται και να αυξάνονται και τελικά μεταμορφώνονται σε ιχθύδια (juveniles). Η διάρκεια του ιχθυονυμφικού σταδίου χαρακτηρίζεται από τεράστια δια-ειδική ποικιλότητα, κυμαινόμενη από μερικές μέρες έως αρκετούς μήνες και στο τέλος του σταδίου, τα βενθικά (demersal) είδη εγκαθίστανται στο πυθμένα, ενώ τα πελαγικά είδη παραμένουν στη στήλη του νερού.

Τα νεαρά στάδια της ζωής των ψαριών έχουν κατά καιρούς χωριστεί σε διάφορα στάδια με βάση σημαντικά και κατά το δυνατό οριακά γεγονότα της οντογένεσης (Σχήμα 1.1). Κατά την πορεία της οντογένεσης, η μορφολογία του ψαριού (όπως και των περισσότερων ζώων) αλλάζει με μη γραμμικό τρόπο. Περίοδοι ομαλής αύξησης διαχωρίζονται απ' τη μεσολάβηση ξαφνικών μορφολογικών 'αλμάτων', δηλ., απότομων αναδιατάξεων σε ένα ή περισσότερα μέρη του σώματος. Σύμφωνα με το Fuiman (Fuiman & Magurran 1994, Fuiman 1994) η εμβρυϊκή περίοδος είναι η περίοδος των μεγάλων δομικών και φυσιολογικών αλλαγών (οντογένεση). Κατά την περίοδο του ιχθυιδίου κυριαρχεί η αύξηση. Η ενήλικη φάση είναι κυρίως η φάση της αναπαραγωγής και η γήρανση (senescence) χαρακτηρίζεται από τον εκφυλισμό. Η ιχθυονυμφική φάση αποτελεί μια μεταβατική αλλά διακριτή περίοδο κατά την οποία τόσο η αύξηση όσο και η οντογένεση προκαλούν σημαντικές αλλαγές στη δομή, τη φυσιολογία, το μέγεθος και το σχήμα. Οι αλλαγές αυτές τροποποιούν τις ικανότητες φυσιολογίας και συμπεριφοράς ("εκτελεστικές" ικανότητες - performance abilities) και κατ' επέκταση την ικανότητα επιβίωσης.



**Σχήμα 1.1.** Ορολογία των πρώτων οντογενετικών σταδίων της ζωής των ψαριών (από Kendall et al. [1984], τροποποιημένο από τη Φιλίππου [1997]).

Η επίδραση της αύξησης στην "εκτελεστική" ικανότητα έχει δειχθεί από φυσιολόγους και λειτουργικούς μορφολόγους, οι οποίοι έχουν αναπτύξει σχέσεις με το μέγεθος (scaling relationships) για διάφορα λειτουργικά συστήματα (Calder 1984, Schmidt-Nielsen 1984). Οι σχέσεις αυτές έχουν εφαρμογή σε άτομα τα οποία διαφέρουν στο μέγεθος αλλά όχι στη δομή, δηλαδή σε ιχθύδια και ενήλικα.

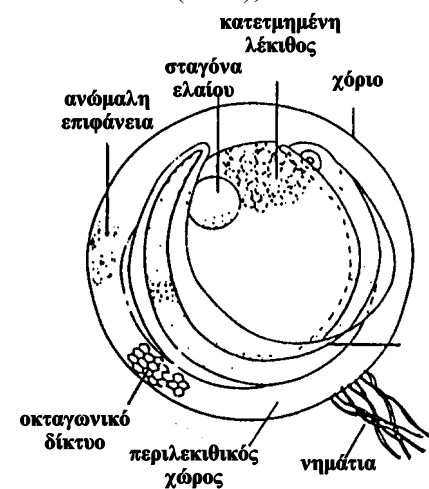
Η οντογένεση, που στις ιχθυονύμφες συμπίπτει με την αύξηση, δημιουργεί συνέχεια νέες δομές και επανοργανώνει ή εξαφανίζει παλιές, επομένως, η συνθήκη της δομικής ομοιότητας παύει να ισχύει. Το γεγονός αυτό προσθέτει ένα ακόμα επίπεδο πολυπλοκότητας στις αλλαγές στην “εκτελεστική” ικανότητα των ιχθυονυμφών.

Το μοντέλο της αλματώδους οντογένεσης του Balon (“saltatory ontogeny”: Balon 1975, 1981, 1984) προτείνει ένα ιεραρχικό σύστημα διαδοχής, αποτελούμενο από τέσσερις ή πέντε περιόδους («periods»), ανάλογα με το είδος: (α) έμβρυο, (β) ιχθυονύμφη, (γ) ιχθύδιο, (δ) ενήλικο, και (ε) γηρασμένο άτομο. Οι ουδοί («thresholds») που διαχωρίζουν τις περιόδους είναι περισσότερο διακριτές απ’ αυτές που χωρίζουν τα μικρότερα διαστήματα της οντογένεσης, τα λεγόμενα βήματα («steps»). Οι πρώτες είναι μεγάλης σημαντικότητας και αποτελούν “αποφασιστικά γεγονότα” της οντογένεσης. Η θεωρία του Balon προβλέπει ότι οι ουδοί χαρακτηρίζονται από ταυτόχρονες αλλαγές στη μορφή, την ικανότητα, την κίνηση, τη φυσιολογία, τη συμπεριφορά και το ενδιαίτημα (π.χ. Kawamura et al. 1984, Paine & Balon 1984, Blaxter 1986, Holland 1986, Luecke 1986, Kawamura & Munekiyo 1989, Kawamura & Washiyama 1989, Copp 1990, Sandlund et al. 1992, Magalhaes 1993, Luczkovitch et al. 1995, Norton et al. 1995, Sempeski & Gaudin 1995a,b, Copp & Kovac 1996, Sagnes et al. 1997).

Οι ουδοί μεταξύ ορισμένων περιόδων είναι σχετικά καλά καθορισμένες. Για παράδειγμα, η ουδός μεταξύ της εμβρυϊκής και της ιχθυονυμφικής περιόδου χαρακτηρίζεται από την έναρξη της εξωγενούς διατροφής και συνοδεύεται από αλλαγές στην αλλομετρική αύξηση. Ομοίως, η μετάβαση από το ιχθύδιο στο ενήλικο είναι σαφέστατη, χαρακτηρίζεται από την ωρίμανση των γονάδων και, σε πολλά είδη, από αναπαραγωγικές μεταναστεύσεις. Η μετάβαση από την περίοδο της ιχθυονύμφης στην περίοδο του ιχθυοδίου είναι ουδός, βήμα, ή, μερικές φορές, μεγαλύτερο διάστημα και είναι δύσκολο να καθοριστεί (Copp & Kovac 1996).

### 1.1. Μορφολογία ιχθυοπλαγκτού

Τα μορφολογικά χαρακτηριστικά των νεαρών σταδίων των ψαριών καθώς και οι κύριοι συστηματικοί τους χαρακτήρες περιγράφονται εκτενώς στους Ahlstrom & Moser (1976), Russell (1976) Kendall et al. (1984), Matarese & Sandknop (1984), Powles & Markle (1984) και Moser (1996).



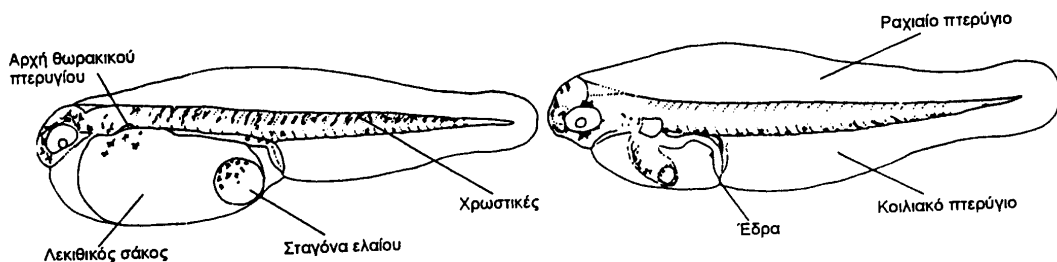
**Σχήμα 1.2.** Σύνθετη απεικόνιση ενός πελαγικού αβγού τελεόστεου (τροποποιημένη από Moser [1996]).

Τα περισσότερα πελαγικά αβγά είναι σφαιρικά, διαμέτρου περίπου ενός χιλιοστού (συνήθως από 0.5-2mm). Σε ορισμένα είδη, όπως το γαύρο (βλέπε Κεφ. 2), τα αβγά είναι ελλειψοειδή. Το χόριο (shell, chorion) που περιβάλλει τα αβγά είναι συνήθως λείο, αν και μπορεί να φέρει δομές, όπως άκανθες, νημάτια, πολυγωνικό δίκτυο κ.α. (Σχήμα 1.2). Ο χώρος μεταξύ χορίου και λέκιθου (perivitelline space) είναι συνήθως μικρός (με εξαίρεση κάποια είδη -π.χ. Clupeidae) και η λέκιθος είναι ομογενής (στους περισσότερους ανώτερους τελεόστεους), ή κατετμημένη (segmented) (π.χ. Clupeiformes). Τα αβγά των περισσότερων τελεόστεων (περίπου 60%) φέρουν μια σταγόνα ελαίου (oil globule), άλλα (15%) φέρουν πολλαπλές, ή, στερούνται σταγόνων ελαίου (25%). Είναι τηλολεκιθικά (telolecithal) με μεροβλαστική αυλάκωση (meroblastic, discoidal cleavage) (βλέπε Κεφ.2).

Το μέγεθος και η φάση ανάπτυξης της ιχθυονύμφης κατά την εκκόλαση ποικίλει μεταξύ των θαλασσίων τελεόστεων και σχετίζεται με τη διάμετρο του αβγού, ή, ακριβέστερα, με την ποσότητα της λέκιθου. Ιχθυονύμφες

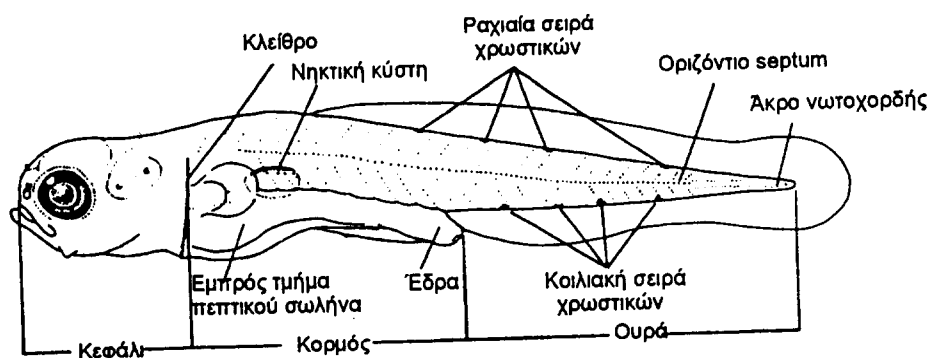
προερχόμενες από αβγά με μικρό λεκιθικό σάκο είναι λιγότερο ανεπτυγμένες σε σχέση με τις ιχθυονύμφες αβγών περισσότερης λέκιθου (Kendall et al. 1984). Σε γενικές γραμμές, νεοεκκολαφθείσες ιχθυονύμφες προερχόμενες από αβγά διαμέτρου < 1.5 mm δεν έχουν λειτουργικό στόμα και φέρουν ένα συγκριτικά μεγάλο λεκιθικό σάκο (Σχήμα 1.3). Δε διαθέτουν χρωστικές στα μάτια ενώ τα θωρακικά τους πτερύγια είναι αδιαφοροποίητα. Αντίθετα, ιχθυονύμφες μεγαλύτερων αβγών (συνήθως βενθικών) είναι περισσότερο ανεπτυγμένες, με σχηματισμένα θωρακικά πτερύγια και στόμα, καθώς και μάτια λειτουργικά (με χρωστική -pigmented). Η μετακίνηση κι ο προσανατολισμός των νεαρών ιχθυονυμφών διευκολύνεται από ένα συνεχές “πρωτοπτερύγιο” (finfold) που ξεκινά από το κεφάλι και καταλήγει

κοιλιακά στο πίσω άκρο του λεκιθικού σάκου (Σχήμα 1.3). Το μέγεθος του λεκιθικού σάκου εξαρτάται από το αρχικό μέγεθος του αυγού και την ποσότητα της λεκίθου που είχε καταναλωθεί πριν την εκκόλαψη. Ήδη από το στάδιο του αυγού, τα έμβρυα πολλών ειδών εμφανίζουν μελανοφόρα κύτταρα, τα οποία συνήθως διατάσσονται κατά μήκος της ραχιαίας επιφάνειας του εμβρύου. Η λεκιθοφόρος φάση χαρακτηρίζεται από τη μετακίνηση, τη συνένωση και τη γενικότερη ανασύνταξη των μελανοφόρων, αλλά και άλλων χρωματοφόρων κυττάρων, όπως τα ερυθροφόρα και τα ξανθοφόρα. Τα μελανοφόρα κύτταρα είναι αμοιβαδοειδή κι έχουν την ικανότητα μετακίνησης. Η μετανάστευσή τους είναι δυνατόν να έχει ολοκληρωθεί και πριν την εκκόλαψη, συνήθως όμως συμβαίνει στο στάδιο της λεκιθοφόρου ιχθυονύμφης. Η πλειοψηφία των μελανοφόρων μετακινούνται προς την κοιλιακή χώρα, ενώ άλλα μεταναστεύουν στο κεφάλι ή τα πτερύγια. Με το τέλος της λεκιθοφόρου φάσης το πρότυπο διάταξης των μελανοφόρων πρωτο-τροφόμενης ιχθυονύμφης έχει ολοκληρωθεί. Τέλος, η λέκιθος και η σταγόνα (ή σταγόνες) ελαίου έχουν μερικώς ή ολικώς εξαντληθεί, ενώ τα βασικά όργανα και συστήματα, τα απαραίτητα για τη σύλληψη της τροφής, είναι καλά ανεπτυγμένα: Το στόμα και ο πεπτικός σωλήνας έχουν σχηματιστεί, τα μάτια φέρουν χρωστικές (είναι λειτουργικά) και τα θωρακικά πτερύγια έχουν αναπτυχθεί.



Σχήμα 1.3. Απεικόνιση λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών (τροποποιημένη από Moser [1996])

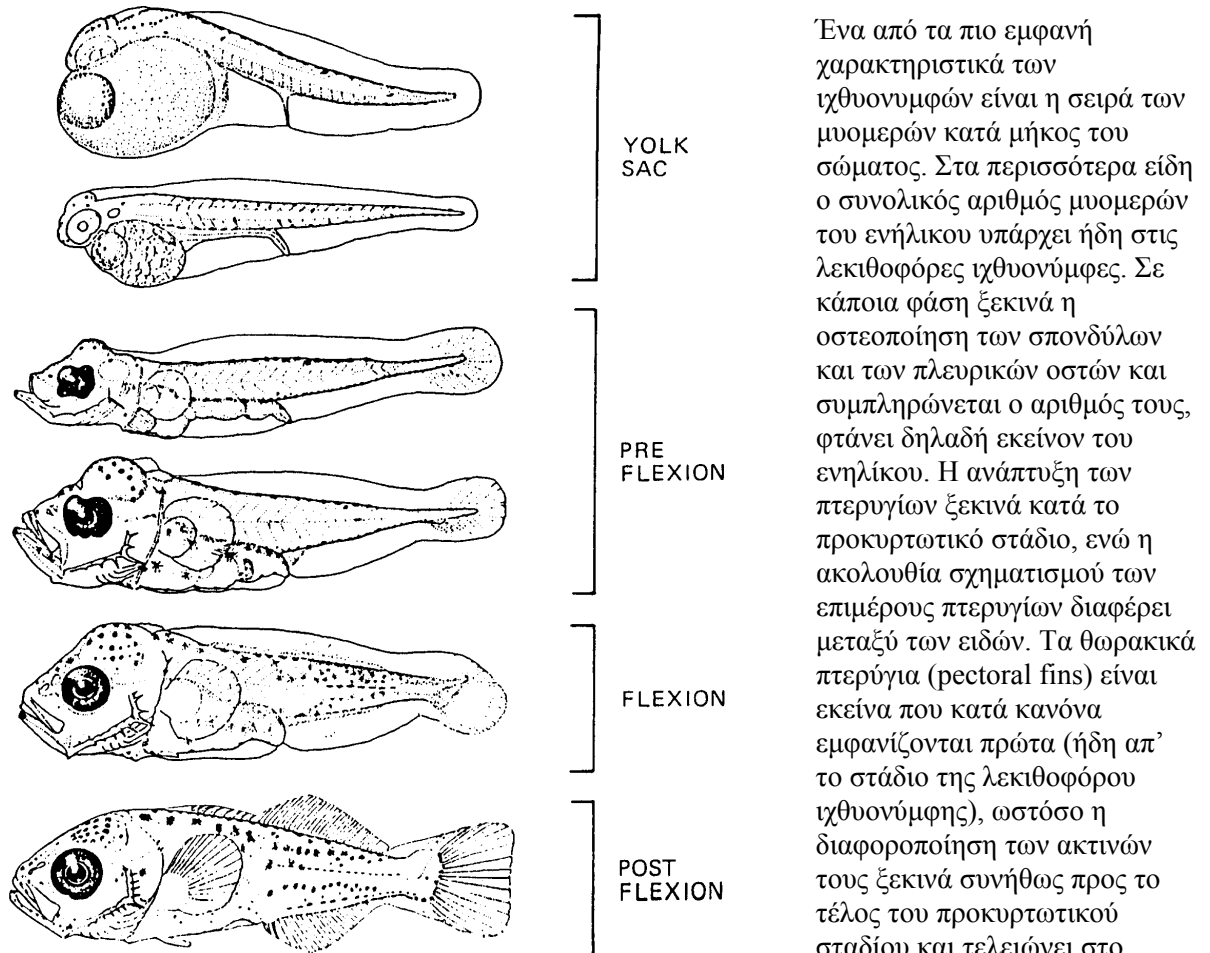
Το ιχθυονυμφικό στάδιο (Σχήμα 1.4) είναι το κατεξοχήν στάδιο αύξησης και χαρακτηρίζεται από σημαντικές μορφολογικές αλλαγές (Moser 1981), άλλες απ' τις οποίες σχετίζονται άμεσα με την οντογένεση του ενήλικου και άλλες (προσωρινοί ιχθυονυμφικοί χαρακτήρες) που έχουν λειτουργική σημασία κυρίως για τα πλαγκτονικά στάδια της ζωής. Στις τελευταίες συγκαταλέγονται τα πρότυπα κατανομής των χρωματοφόρων, το σχήμα του σώματος, η “διακόσμηση” των οστών του κρανίου και οι πρώιμες επιμήκειες ή οδοντωτές άκανθες των πτερυγίων. Το μήκος σώματος της πρωτοτροφόμενης ιχθυονύμφης ισούται με 4 έως 5 φορές τη διάμετρο του αυγού (Moser 1996), ενώ το μήκος μεταμόρφωσης ποικίλει πολύ και κυμαίνεται από 5mm έως >100mm.



Σχήμα 1.4. Απεικόνιση νεαρής τρεφόμενης ιχθυονύμφης (τροποποιημένη από Moser [1996])

Σύμφωνα με τους Ahlstrom & Moser (1976) και Kendall et al. (1984) το ιχθυονυμφικό στάδιο μπορεί να διαιρεθεί σε τρία υπο-στάδια με βάση το βαθμό κύρτωσης του τελικού άκρου της νωτοχορδής κατά το σχηματισμό του ουραίου πτερυγίου (Σχήμα 1.5). Στην αρχή του ιχθυονυμφικού σταδίου η νωτοχορδή εκτείνεται ευθεία (“προκυρτωτικό στάδιο”, preflexion stage). Στη συνέχεια αρχίζει να κάμπτεται προς τα πάνω (“στάδιο κύρτωσης”, flexion stage) και να σχηματίζονται οι υποουράιες πλάκες στις οποίες προσάπτονται οι ακτίνες του πτερυγίου. Όταν η κύρτωση έχει ολοκληρωθεί, η νωτοχορδή έχει στραφεί κατά 45° περίπου στο τελικό άκρο της και η πίσω πλευρά των υποουραίων πλακών είναι

κάθετη στον επιμήκη άξονα της ιχθυονύμφης. Πρόκειται για το “μετακυρτωτικό στάδιο” (postflexion stage) που τελειώνει με τη μεταμόρφωση.



**Σχήμα 1.5.** Τα στάδια ιχθυονυμφών στο *Trachurus symmetricus* (Kendall et al. 1984)

Ένα από τα πιο εμφανή χαρακτηριστικά των ιχθυονυμφών είναι η σειρά των μυομερών κατά μήκος του σώματος. Στα περισσότερα είδη ο συνολικός αριθμός μυομερών του ενήλικου υπάρχει ήδη στις λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες. Σε κάποια φάση ξεκινά η οστεοποίηση των σπονδύλων και των πλευρικών οστών και συμπληρώνεται ο αριθμός τους, φτάνει δηλαδή εκείνον του ενήλικου. Η ανάπτυξη των πτερυγίων ξεκινά κατά το προκυρτωτικό στάδιο, ενώ η ακολουθία σχηματισμού των επιμέρους πτερυγίων διαφέρει μεταξύ των ειδών. Τα θωρακικά πτερύγια (pectoral fins) είναι εκείνα που κατά κανόνα εμφανίζονται πρώτα (ήδη απ’ το στάδιο της λεκιθοφόρου ιχθυονύμφης), ωστόσο η διαφοροποίηση των ακτινών τους ξεκινά συνήθως προς το τέλος του προκυρτωτικού σταδίου και τελειώνει στο μετακυρτωτικό στάδιο. Το πτερύγιο που εμφανίζεται δεύτερο είναι συνήθως το ουραίο (caudal fin). Η

συμπλήρωση των βασικών του ακτινών ολοκληρώνεται με την έναρξη του μετακυρτωτικού σταδίου. Το ραχιαίο (dorsal) και εδρικό (anal) πτερύγιο σχηματίζονται κατά κανόνα ταυτόχρονα, ενώ ο σχηματισμός των κοιλιακών (pelvic) πτερυγίων ξεκινά τελευταία, αν και σε κάποιες ομάδες (π.χ. ορισμένα *Mycetophidae*) σχηματίζονται πρώιμα και είναι ευμεγέθη και ιδιαίτερα ανεπτυγμένα κατά τη διάρκεια της ιχθυονυμφικής περιόδου.

Επιμήκυνση των ακτινών ορισμένων πτερυγίων συμβαίνει στις ιχθυονύμφες των περισσότερων τελεόστων. Υπάρχουν περιπτώσεις που αυξάνεται το μέγεθος ολοκλήρου του πτερυγίου και άλλοτε επιμηκύνεται και διακοσμείται μόνο μία ή περισσότερες ακτίνες. Σε πολλούς ανώτερους τελεόστους, το κεφάλι και το υπόλοιπο σώμα διακοσμείται με άκανθες (π.χ. *Scorpaeniformes* και *Perciformes*). Τα οστά που συνήθως φέρουν άκανθες είναι το προεπικαλυμματικό και τα υπερκείμενα των ματιών.

Το πρότυπο κατανομής των χρωματοφόρων έχει ιδιαίτερη συστηματική αξία (Russell 1976). Τα μελανοφόρα (τα οποία είναι και τα μόνα που διατηρούνται κατά τη συντήρηση των ιχθυονυμφών) έχουν κυκλικό, επίμηκες ή αστεροειδές σχήμα. Βρίσκονται επιφανειακά, κάτω από την επιδερμίδα, ή στη δερμίδα, ή ακόμη εσωτερικά στο μυϊκό ιστό, την κρανιακή κοιλότητα, τις μεμβράνες της περιπλαχνικής κοιλότητας και τη νηκτική κύστη. Προς το τέλος του ιχθυονυμφικού σταδίου ο χρωματισμός γίνεται διάχυτος κι ακαθόριστος, ή το νεαρό ψάρι αρχίζει να παίρνει χρώμα ασημί (Russell 1976).

Η μεταμόρφωση, δηλαδή η απώλεια των ιχθυονυμφικών χαρακτήρων και η απόκτηση των χαρακτήρων του ενήλικου, μπορεί να είναι απότομη ή σταδιακή και να περιλαμβάνει σχετικά μικρές, ή τεράστιες αλλαγές. Στα περισσότερα είδη η μεταμόρφωση χαρακτηρίζεται από μεγάλη και ταχεία

αλλομετρική αύξηση του μυοσκελετικού ιστού, σχηματισμό του στομάχου, ανάπτυξη παχέως και έντονα χρωματισμένου δέρματος, σχηματισμό λεπιών, αποπεράτωση του σχηματισμού των ακτινών και, τέλος, την εξαφάνιση των ιχθυονυμφικών χαρακτήρων (π.χ. πρωτοπερυγίο, επιμηκυσμένες ακτίνες, ιχθυονυμφικά δόντια) μέσω της αλλομετρικής αύξησης. Η μεταμόρφωση συνοδεύεται από αλλαγές στη συμπεριφορά ή/και στο ενδιαίτημα (π.χ. εγκατάσταση στο υπόστρωμα).

Η συστηματική του ιχθυοπλαγκτού παρουσιάζει ιδιαίτερες δυσκολίες και απαιτεί εξαιρετική εμπειρία γιατί βασίζεται σε δυναμικούς, συνεχώς μεταβαλλόμενους μορφολογικούς χαρακτήρες (Πίνακας 1.1), ο αριθμός των οποίων είναι σχετικά περιορισμένος σε σχέση με τα ενήλικα. Τέλος, οι χαρακτήρες αυτοί παρουσιάζουν ιδιαίτερη ευαισθησία στη συλλογή, το χειρισμό και τη συντήρηση των δειγμάτων.

**Πίνακας 1.1.** Κύριοι συστηματικοί χαρακτήρες του ιχθυοπλαγκτού

Στάδιο	Κύριοι συστηματικοί χαρακτήρες
Αβγά	Μέγεθος. Αριθμός και μέγεθος σταγόνων ελαίου. Υφή και διακόσμηση χορίου. Μέγεθος περιλεκιθικού χώρου. Χρωματισμός (σπάνια ή σε όψιμα στάδια)
Λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες	Μέγεθος. Σχήμα λεκιθικού σάκου. Αριθμός και τοποθέτηση σταγόνων ελαίου. Θέση και γωνία έδρας. Χρωματισμός (σπάνια ή σε όψιμα στάδια).
Ιχθυονύμφες	Πρότυπα κατανομής μελανοφόρων. Μορφομετρία. Ακολουθία ανάπτυξης περυγίων. Ιχθυονυμφικοί χαρακτήρες (π.χ. μεγενθυμένα περυγία, επιμηκυσμένες ακτίνες, κεφαλικές άκανθες, ιχθυονυμφικά δόντια). Μεριστικοί χαρακτήρες (π.χ. αριθμός μυομερών, σπονδύλων, ακτινών)

## 1.2. Ιχθυοπλαγκτονικές μελέτες

Όλα ξεκίνησαν το 1865, όταν ο Νορβηγός βιολόγος G. O. Sars ανακάλυψε ότι ο βακαλάος έχει ελεύθερα, επιπλέοντα αβγά, αποκαλύπτοντας ταυτόχρονα τη δυνατότητα απόκτησης τεράστιας γνώσης, τόσο για τα ενήλικα αποθέματα όσο και τα νεαρά άτομα, από τη μελέτη του ιχθυοπλαγκτού. Η ανακάλυψη του Sars προκάλεσε το έντονο ενδιαφέρον, που αρχικά εστιάστηκε στη συστηματική περιγραφή των νεαρών σταδίων των ψαριών. Στη συνέχεια, η ανάπτυξη εργαλείων και τεχνικών για την ποσοτική δειγματοληψία του ιχθυοπλαγκτού απ' τον Hensen (1895) έδωσε το έναυσμα για τη διεξαγωγή των πρώτων ιχθυοπλαγκτονικών αποστολών με σκοπό τον καθορισμό των πεδίων και περιόδων αναπαραγωγής των εμπορικών ιχθυοαποθεμάτων και την εκτίμηση της βιομάζας τους. Τα αποτελέσματα των Νορβηγικών αποστολών οδήγησαν τον J. Hjort στην έκφραση της πρώτης υπόθεσης για τις διακυμάνσεις στα μεγέθη των ετησίων κλάσεων των ιχθυοπληθυσμών (Hjort 1914): Η έλλειψη τροφής (starvation) κατά την έναρξη της εξωγενούς διατροφής και η επακόλουθη θνησιμότητα είναι η κύρια αιτία των διακυμάνσεων. Ο Hjort ενσωμάτωσε και την ωκεανογραφία στην υπόθεση αυτή υποστηρίζοντας ότι τα ρεύματα μπορεί να αυξήσουν τη θνησιμότητα, μεταφέροντας τα αβγά και τις ιχθυονύμφες μακριά από ευνοϊκές για τη διατροφή περιοχές.

Αν και έχει περάσει σχεδόν ένας αιώνας από τότε, τα κύρια κίνητρα των ιχθυοπλαγκτονικών μελετών δεν έχουν αλλάξει πολύ έως σήμερα και εντοπίζονται σε τρεις βασικούς άξονες (Heath 1992):

- α. Την άμεση εκτίμηση της βιομάζας και της κατανομής των ιχθυοαποθεμάτων.
- β. Την κατανόηση των μηχανισμών που επηρεάζουν τη θνησιμότητα κατά τα νεαρά στάδια και κατ' επέκταση τη "στρατολόγηση" (recruitment) νέων ατόμων στο απόθεμα των ενηλίκων.
- γ. Την κατανόηση του οικοσυστήματος και της δυναμικής των θαλασσιών ιχθυοπληθυσμών.

## 1.3. Ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις

Με την αλιευτική έρευνα να κινείται σήμερα πέρα απ' το επίπεδο του ενός είδους, η έρευνα του ιχθυοπλαγκτού αποκτά ένα ρόλο κλειδί στην κατανόηση της οικολογίας και της εξέλιξης των ιχθυοπληθυσμών. Η κατανόηση αυτή απαιτεί την αντιμετώπιση των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων σαν ένα ολοκληρωμένο σύνολο, κομμάτι του ευρύτερου περιβάλλοντος (Moser & Smith 1993).

Τα πρότυπα κατανομής στο χώρο των πλαγκτονικών οργανισμών θεωρείται ότι είναι λειτουργικά, αυξάνοντας την επιβίωση των οργανισμών. Η αντίληψη αυτή έχει χρησιμοποιηθεί για την εξήγηση της συναθροιστικότητας (pachiness) στην κατανομή των αβγών και των ιχθυονυμφών (Hewitt 1981, Smith 1981). Επεκτείνοντας την ιδέα στο πολυειδικό επίπεδο (multispecies level), οι Frank &



Leggett (1983) πρότειναν ότι οι πολυειδικές ιχθυοπλαγκτονικές συνευρέσεις (associations) είναι αποτέλεσμα προσαρμογής και παρόμοιας απόκρισης των ειδών στο πελαγικό περιβάλλον. Οι παραπάνω ερευνητές έδειξαν ότι οι ιχθυονύμφες πολλών ειδών με βενθικά αβγά εμφανίζονται στο πλαγκτό συγχρόνως με τις ιχθυονύμφες του άφθονου *Mallotus villosus* και ότι ο χρόνος συνεύρεσης συμπίπτει με συνθήκες ευνοϊκές για την επιβίωση του συνόλου των ειδών (Frank & Leggett 1982). Το τελικό αποτέλεσμα είναι η αύξηση της ποικιλότητας και της σταθερότητας της βιοκοινωνίας.

Η εστίαση στα πρότυπα κατανομής και αφθονίας του συνολικού ιχθυοπλαγκτού μπορεί πράγματι να βοηθήσει στην κατανόηση των διαειδικών σχέσεων, τόσο κατά την μεροπλαγκτονική, όσο και κατά την περίοδο του ενηλικίου (Somarakis et al. 1999). Η μελέτη των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων σε συνάρτηση με τις ωκεανογραφικές συνθήκες μπορεί να μας δώσει πληροφορίες σχετικά με την προσαρμογή των αναπαραγωγικών στρατηγικών στις επικρατούσες φυσικές και βιολογικές διαδικασίες, καθώς επίσης, σχετικά με τις βέλτιστες περιβαλλοντικές συνθήκες για την επιβίωση των ιχθυονυμφών. Η γνώση αυτή είναι πολύ σημαντική για την κατανόηση των οικολογικών θώκων των ειδών και η ταυτόχρονη θεώρηση των πολυειδικών αλληλεπιδράσεων με τις διαδικασίες του οικοσυστήματος, οδηγεί στην αναβάθμιση της παραδοσιακής μονοειδικής προσέγγισης (single species approach) κατανόησης των διακυμάνσεων των πληθυσμών.

Η κατανομή και η αφθονία των αβγών και των ιχθυονυμφών είναι αποτέλεσμα πολύπλοκης αλληλεπίδρασης πληθώρας βιολογικών και περιβαλλοντικών παραγόντων σε διάφορες ή πολλές χρονικές και χωρικές κλίμακες. Σε μεγάλη χρονική και χωρική κλίμακα, η κατανομή των ενηλίκων και οι αναπαραγωγικές τους στρατηγικές έχουν εξελιχθεί κάτω απ' την επίδραση των κυρίαρχων ωκεανογραφικών χαρακτηριστικών της περιοχής που διαβιούν (Parrish et al. 1981, Hewitt 1981, Loeb et al. 1983a, Norcross & Shaw 1984). Έτσι καθορίζεται το πρότυπο αρχικής απόθεσης των γεννητικών προϊόντων. Σε ετήσια κλίμακα, διακυμάνσεις στις ωκεανογραφικές συνθήκες μπορούν να προκαλέσουν δια-ετήσιες αλλαγές τόσο στην κατανομή των ενηλίκων όσο και στα χαρακτηριστικά της αναπαραγωγής τους και συγκεκριμένα στο χρονισμό (timing), στη διάρκεια και την ένταση της αναπαραγωγής. Οι αλλαγές αυτές ανακλούνται στην κατανομή και αφθονία των ιχθυονυμφών. Σε μικρότερη χρονική κλίμακα, η κατανομή, αφθονία, αύξηση και επιβίωση των ιχθυονυμφών επηρεάζονται άμεσα από ένα συνδυασμό φυσικών και βιολογικών παραγόντων, που δρουν σε μικρή χωρική κλίμακα (meso- και fine-scale) και είναι ανεξάρτητοι από την κατανομή και την αναπαραγωγική στρατηγική των ενηλίκων. Σ' αυτούς τους περιβαλλοντικούς παράγοντες περιλαμβάνονται η κυκλοφορία των νερών και η θερμοκρασία, η ύπαρξη φυσικών εμποδίων διασποράς (π.χ. Sabates & Olivar 1996), η πρωτογενής και δευτερογενής παραγωγή του πλαγκτού και η κατανομή και αφθονία λείας και θηρευτών. Οι παράγοντες αυτοί μπορεί να επηρεάσουν τη συμπεριφορά των ιχθυονυμφών, όπως την κατακόρυφη κατανομή, την κολυμβητική ικανότητα και τη συμπεριφορά διατροφής.

Μια πρόσφατη προσέγγιση στη μελέτη των προτύπων κατανομής του ιχθυοπλαγκτού είναι ο καθορισμός των ιχθυονυμφικών συναθροίσεων και η συσχέτιση της διακύμανσής τους με τη βιολογία των ειδών και το πελαγικό οικοσύστημα που διαβιούν (κλασσικές δημοσιεύσεις: Richardson & Pearcy 1977, Richardson et al. 1980, Loeb et al. 1983b, Frank & Leggett 1983, Young et al. 1986, Smith et al. 1987, Moser et al. 1987, Olivar 1987, Sabates 1990a, Suthers & Frank 1991). Δεδομένης της ρευστότητας του πελαγικού περιβάλλοντος, οι αφθονίες των ειδών στο χώρο αναμένεται να μεταβάλλονται βαθμιαία και να μην υπάρχουν υψηλές συγκεντρώσεις μέσα σε καλά καθορισμένα όρια. Ωστόσο, παρόλο που υπήρχαν μεγάλες επικαλύψεις στις κατανομές των ειδών, όλες οι παραπάνω μελέτες ήταν επιτυχείς στον καθορισμό συναθροίσεων ιχθυονυμφών, αντιστοιχούντων σε συγκεκριμένες γεωγραφικές ή ωκεάνιες ζώνες και οι οποίες αντανάκλουσαν το ενδιάιτημα και τη συμπεριφορά των αναπαραγόμενων ενηλίκων.

#### 1.4. Ιχθυοπλαγκτονικές μέθοδοι εκτίμησης ιχθυοαποθεμάτων

Η ιδέα εκτίμησης του μεγέθους ενός ιχθυοπληθυσμού απ' το αριθμό των αβγών και ιχθυονυμφών που παράγονται απ' αυτόν εμφανίστηκε στα τέλη του 19ου αιώνα. Η πρώτη προσπάθεια πραγματοποιήθηκε στη Βόρειο Θάλασσα το 1895 με σκοπό τον καθορισμό της αναπαραγόμενης βιομάζας του *Pleuronectes platessa* - "the Nordsee Expedition" (Hensen & Arstein 1897). Η προσπάθεια αυτή βασίστηκε σε πολλές παραδοχές, κυρίως όσον αφορά στη βιολογία και την κατανομή της γλώσσας, που προκάλεσαν τις έντονες κριτικές (Murray & Hjort 1912), ωστόσο, έδωσε το έναυσμα για να την ανάπτυξη και εφαρμογή ιχθυοπλαγκτονικών μεθόδων εκτίμησης των ιχθυοαποθεμάτων.

Η βασική αρχή είναι πολύ απλή. Η ετήσια παραγωγή αβγών ( $P_A$ , αβγά/έτος) ισούται με το γινόμενο της αφθονίας των ωρίμων θηλυκών και της μέσης ετήσιας γονιμότητας ( $F_A$ , αβγά/θηλυκό). Η εκτίμηση του αποθέματος των ωρίμων ατόμων ( $M$ ), δίδεται από τη σχέση:

$$M = P_A / K F_A$$

όπου:  $K$  = η αριθμητική αναλογία θηλυκών στο απόθεμα των ωρίμων ατόμων (Saville 1964). Στην πράξη, η προσέγγιση παρουσιάζει πολλές δυσκολίες, ωστόσο, δύο είναι οι κύριοι στόχοι: Ο πρώτος, να εκτιμηθεί η ολική ετήσια παραγωγή αβγών και ο δεύτερος, να καθοριστεί η μέση ετήσια γονιμότητα του θηλυκού στον πληθυσμό.

Βασική προϋπόθεση για την εφαρμογή μιας τέτοιας μεθόδου είναι να έχουν περιγραφεί ταξονομικά τα αβγά του υπό εξέταση είδους και η αναγνώρισή τους να μπορεί να πραγματοποιηθεί χωρίς καμία αμφιβολία. Αν και η ταυτοποίηση των αβγών για πολλά εμπορικά είδη δεν παρουσιάζει σήμερα κάποιο ιδιαίτερο πρόβλημα, σε άλλα, όπως για παράδειγμα στα Gadidae είναι σχεδόν αδύνατη με το οπτικό μικροσκόπιο. Το πρόβλημα αυτό μπορεί να λυθεί με χημειοταξονομικές μεθόδους (Knutsen et al. 1985), οι οποίες όμως είναι δύσκολο να εφαρμοστούν σε επίπεδο ρουτίνας.

Η διαδικασία εκτίμησης της ετήσιας παραγωγής αβγών αφορά στην ολοκλήρωση στο χρόνο επί μέρους εκτιμήσεων του ημερήσιου ρυθμού παραγωγής αβγών κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου, που πραγματοποιούνται από τα δεδομένα μιας σειράς ερευνητικών αποστολών. Οι τελευταίες θα πρέπει να καλύπτουν επαρκώς την αναπαραγωγή, τόσο χρονικά όσο και χωρικά. Σε κάθε μια απ' αυτές τις αποστολές, εκτιμάται η συγκέντρωση αβγών ανά μονάδα επιφάνειας της θάλασσας ( $n$ ) - συνήθως των νεαρότερων από ένα συγκεκριμένο μορφολογικό στάδιο ανάπτυξης αβγών- μέσω δειγματοληψίας πλαγκτού σε προκαθορισμένο δίκτυο σταθμών. Σε παλαιότερες εφαρμογές, υπολογιζόταν ο ρυθμός παραγωγής ανά ημέρα σε κάθε σταθμό ( $p_0/m^2/d$ ), βάσει της εκτιμηθείσας διάρκειας του σταδίου ανάπτυξης ( $t$ , ημέρες), που καθοριζόταν απ' την εκ των προτέρων γνώση του ρυθμού ανάπτυξης συναρτήσει της θερμοκρασίας ( $p_0 = n/t$ ). Δε γινόταν καμία διόρθωση για τη θνησιμότητα των αβγών, κατά τη διάρκεια του συγκεκριμένου αναπτυξιακού σταδίου. Στη συνέχεια, οι μεμονωμένες παρατηρήσεις παραγωγής ολοκληρωνόταν στο χώρο για να ληφθεί η εκτίμηση της ολικής ημερήσιας παραγωγής αβγών του πληθυσμού κατά την περίοδο της μελέτης. Τέλος, η εκτίμηση της ολικής παραγωγής αβγών γινόταν με ολοκλήρωση στο χρόνο των επί μέρους εκτιμήσεων.

Οι πρώτες προσπάθειες εκτίμησης της ολικής παραγωγής αβγών περιγράφονται απ' τους Buchanan-Wollaston (1923, 1926) για το *Pleuronectes platessa* της Βόρειας Θάλασσας. Ακολουθούν οι εκτιμήσεις για το *Sardinops caerulea* του Βορείου Ειρηνικού (Sette & Ahlstrom 1948), τα *Hippoglossus spp.* της Βρετανικής Κολούμπια (Van Cleve & Seymour 1953), το *Gadus aeglefinus* στη Σκωτία (Saville 1956), τη σαρδέλα (*Sardina pilchardus*) του Αγγλικού Καναλιού (Cushing 1957) και το *Pleuronectes platessa* στη Βόρεια Θάλασσα και τη Θάλασσα της Ιρλανδίας- (Simpson 1959a,b). Οι ερευνητές αυτοί ανέπτυξαν ποικιλία από υπολογιστικές τεχνικές για τη χωρική και χρονική ολοκλήρωση των εκτιμήσεων παραγωγής αβγών. Ο Taft (1960) ήταν ένας απ' τους πρώτους που προσπάθησε να υπολογίσει διαστήματα εμπιστοσύνης για τις εκτιμήσεις, τόσο τις εποχιακές όσο και τις ετήσιες.

Στις πρόσφατες εκτιμήσεις του αποθέματος *Engraulis mordax* της νοτιοδυτικής Καλιφόρνια, κατά την εκτίμηση της ημερήσιας παραγωγής αβγών λαμβάνεται υπ' όψη η φυσική θνησιμότητα των αβγών. Τα αβγά κατατάσσονται σε στάδια εμβρυϊκής ανάπτυξης ( $n_k = \text{αβγά}/m^2 \text{ σταδίου } k$ ) και σε κάθε στάδιο αποδίδεται μια ηλικία ( $t_k$ ) βάσει γνωστών σχέσεων διάρκειας σταδίων-θερμοκρασίας (Lo 1985a). Η ημερήσια παραγωγή αβγών εκτιμάται στη συνέχεια με την παραδοχή σταθερού ρυθμού στιγμιαίας θνησιμότητας που εκτιμάται με την προσαρμογή ενός απλού εκθετικού μοντέλου (Picquelle & Hewitt 1983).

Η παραδοσιακή προσέγγιση των μεθόδων παραγωγής αβγών (English 1963, Saville 1964) απαιτούσε την εκτίμηση της μέσης ετήσιας γονιμότητας του ενήλικου θηλυκού. Η ετήσια γονιμότητα υπολογιζόταν με την καταμέτρηση όλων των ωοκυττάρων πάνω από ένα συγκεκριμένο μέγεθος, ή όλων των ενυδατωμένων ωοκυττάρων σε ώριμες γονάδες, και την παραδοχή ότι τα ωοκύτταρα αυτά αντιπροσωπεύουν την ολική ετήσια γονιμότητα. Η παραδοχή αυτή μπορεί να είναι σωστή, π.χ. για τη ρέγκα, η οποία ωοτοκεί μία φορά το χρόνο, εντούτοις θα μπορούσε να οδηγήσει σε σοβαρή υποεκτίμηση της γονιμότητας (και κατ' επέκταση σε υπερεκτίμηση του μεγέθους του αποθέματος), στην περίπτωση που η ανάπτυξη των ωοκυττάρων είναι ασύγχρονη, δηλαδή, ξεχωριστές ομάδες ωοκυττάρων αναπτύσσονται de novo και ελευθερώνονται από το θηλυκό ψάρι, επανειλημμένα, κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου.

Ήδη από πολύ παλιά, ορισμένοι ερευνητές (Earll 1880, Fulton 1906, Heidrich 1925) αναφέρουν την πιθανότητα παρατεταμένης πολλαπλής εναπόθεσης αβγών στο *Gadus morhua*, το *Pleuronectes*

*platessa* και το *Sprattus sprattus*. Ωστόσο, η πολλαπλή εναπόθεση αβγών αποδείχθηκε σχετικά πρόσφατα, όταν οι Hunter & Goldberg (1980) και Hunter & Leong (1981) έδειξαν ότι στο γαύρο (*Engraulis mordax*) ακόμα και αποθεματικά ωοκύτταρα διαμέτρου <0.1 mm ωριμάζουν διαρκώς κατά την ίδια αναπαραγωγική περίοδο. Πρόσφατα, ο Alheit (1989, 1993), ανασκόπησε την αναπαραγωγική βιολογία των μικρών πελαγικών ειδών από οικοσυστήματα όλου του κόσμου αναφέροντας μεγάλα εύρη συχνότητας ωοτοκίας (5-90% των θηλυκών να ωοτοκούν ανά ημέρα) και γονιμοτήτων (187-885 αβγά/ g θηλυκού). Για κανένα πολλαπλό εναποθέτη δεν είναι επαρκώς γνωστή η ετήσια παραγωγή αβγών, παρόλο που υπάρχουν κάποιες προσεγγιστικές εκτιμήσεις (π.χ. Parrish et al. 1986).

Οι διαθέσιμες σήμερα ιχθυοπλαγκτονικές μέθοδοι εκτίμησης των αποθεμάτων είναι πολλές (Πίνακας 1.2) και η επιλογή της κατάλληλης εξαρτάται απ' μια ποικιλία παραγόντων, που περιλαμβάνουν: (α) την αναπαραγωγική συμπεριφορά των ενηλίκων, π.χ. αν τα αβγά τους είναι πελαγικά ή βενθικά, (β) το αν μπορεί ή όχι να ορισθεί η ετήσια γονιμότητα (determinate/indeterminate annual fecundity), και (γ) το επίπεδο ακρίβειας και κόστους που απαιτείται (Hunter & Lo 1993). Με εξαίρεση τη μέθοδο της Ετήσιας Παραγωγής Αβγών, όλες οι υπόλοιπες (Πίνακας 1.2) είναι πρόσφατες (μετά το 1980) και έχουν εφαρμογή σε είδη με μη ορισμένη γονιμότητα (DEPM και DFRM), ή, είδη με βενθικά αβγά (ALPM και EDM).

**Πίνακας 1.2** Ιχθυοπλαγκτονικές μέθοδοι εκτίμησης αποθεμάτων και χαρακτηριστικά της ετήσιας γονιμότητας και της απόθεσης αβγών των ειδών στα οποία μπορούν να εφαρμοστούν.

Μέθοδος	Ετήσια γονιμότητα <sup>1</sup>	Εναπόθεση αβγών <sup>1</sup>	Σύγχρονες πηγές αναφοράς
Μέθοδος της Ετήσιας Παραγωγής Αβγών (AEPM) (Annual Egg Production Method)	Ορισμένη (Ομαδοσύγχρονα είδη)	Μια φορά το χρόνο	Picquelle & Megrey 1993
Μέθοδος της Ετήσιας Παραγωγής Ιχθυονυμφών (ALPM) (Annual Larval Production Method)	Ορισμένη (Ομαδοσύγχρονα είδη)	Μια φορά το χρόνο	Heath 1992
Μέθοδος της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (DEPM) (Daily Egg Production Method)	Μη ορισμένη (Ασύγχρονα είδη)	Πολλαπλή	Παρούσα εργασία
Μέθοδος της Ημερήσιας Ελάττωσης της Γονιμότητας (DFRM) (Daily Fecundity Reduction Method)	Ορισμένη (Ομαδοσύγχρονα είδη)	Πολλαπλή	Lo et al. 1992
Μέθοδος της Απόθεσης Αβγών (EDM) (Egg Deposition Method)	Ορισμένη (Ομαδοσύγχρονα είδη)	Μια φορά το χρόνο. Βενθικά αβγά	Schweigert 1993

Η μέθοδος της Ημερήσιας Παραγωγής αβγών είναι η μέθοδος επιλογής για τα αποθέματα των Clupeidae και Engraulidae και έχει εφαρμοστεί σε πολλά μέρη του κόσμου (Πίνακας 1.3). Οι εφαρμογές αυτές τροφοδοτούν τους ερευνητές με αυξανόμενο αριθμό εκτιμήσεων παραμέτρων της αναπαραγωγής των πολλαπλών εναποθετών, οι οποίες είναι ιδιαίτερα χρήσιμες σε συγκριτικές μελέτες (Alheit 1989, 1993).

**Πίνακας 1.3.** Κατάλογος εφαρμογών της Μέθοδος της Ημερήσιας Παραγωγής αβγών (DEPM)

Περιοχή	Είδος	Κύριες αναφορές
Καλιφόρνια, ΗΠΑ	<i>Engraulis mordax</i>	Lasker (1985), Bindman (1986)
Καλιφόρνια, Μεξικό-ΗΠΑ	<i>Sardinops sagax</i>	Lo et al. (1996)
Καλιφόρνια, ΗΠΑ	<i>Sardinops sagax</i>	Bentley et al. (1996)
Καλιφόρνια, Μεξικό	<i>Sardinops sagax</i>	Torres-Villegas (1986)
Χαβάνη	<i>Encrasicholina purpurea</i>	Somerton et al. (1993)
Περού	<i>Engraulis ringens</i>	Santander et al. (1984)
Αυστραλία	<i>Sardinops sagax</i>	Fletcher et al. (1996)

<sup>1</sup>Για θέματα σχετικά με το πρότυπο ανάπτυξης των ωοκυττάρων στους τελεόστεους ο αναγνώστης παραπέμπεται στις ανασκοπήσεις των West (1990) και Σωμαράκη (1994).

ΗΠΑ (Chesapeake Bay)	<i>Anchoa mitchilli</i>	Rilling et al. (1995)
Αργεντινή	<i>Engraulis anchoita</i>	Sanchez et al. (1996)
Β.Α. Ατλαντικός	<i>Scomber scombrus</i>	Priede & Watson (1993)
Ελλάδα, Β. Αιγαίο	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Somarakis & Tsimenides (1997), Σωμαράκης και συν (1997α)
Ισπανία, Β.Α. Μεσόγειος	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Palomera & Pertierra (1993), Garcia & Palomera (1996)
Ισπανία (Βισκαϊκός)	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Motos et al. (1991), Santiago & Sanz (1992)
Ισπανία (Ατλαντικός)	<i>Sardina pilchardus</i>	Perez et al. (1989), Garcia et al. (1992)
Πορτογαλία	<i>Sardina pilchardus</i>	Cunha et al. (1992)
Ν. Αφρική	<i>Engraulis capensis</i>	Shelton et al. (1993)

### 1.5. Διακυμάνσεις στη στρατολόγηση

Με τον όρο στρατολόγηση περιγράφεται η φυσική διαδικασία ανανέωσης των ιχθυοαποθεμάτων με την ετήσια ενσωμάτωση νέων ατόμων στον ενήλικο πληθυσμό. Η στρατολόγηση χαρακτηρίζεται από τεράστιες διακυμάνσεις, ειδικά σε αποθέματα των μικρών πελαγικών ψαριών (Blaxter & Hunter 1982) και πιστεύεται ότι είναι ο κύριος παράγοντας καθορισμού των διακυμάνσεων των ιχθυοπληθυσμών (Hennemuth et al. 1980, Bakun 1985, Heath 1992, Leggett & DeBlois 1994). Η πρόβλεψη της στρατολόγησης ήταν και παραμένει το κεντρικό πρόβλημα της αλιευτικής βιολογίας (Bradford 1992, Mertz & Myers 1995).

Η σχέση μεταξύ μεγέθους αποθέματος των γεννητόρων και της στρατολόγησης περιγράφεται συνήθως από κωδωνοειδείς (dome-shaped) ή ασυμπτωτικές καμπύλες (Ricker 1954, 1975, Beverton and Holt 1957) που η προσαρμογή τους χαρακτηρίζεται από τεράστια διακύμανση (unexplained scatter). Η βασική παραδοχή των καμπυλών αυτών (stock-recruitment relationships) είναι η πυκνοεξάρτηση (density-dependence) και η ανεξήγητη διακύμανση συνήθως αποδίδεται στο “περιβάλλον” (π.χ. Koslow 1984, Shepherd et al. 1984). Αν και υπάρχουν ερευνητές που πιστεύουν ότι η σχέση μεταξύ αφθονίας ενός είδους και στρατολόγησης είναι θεμελιώδους σημασίας (Ricker 1954, Beverton & Holt 1957, Cushing 1971, Myers et al. 1995) (γεγονός που φαίνεται να ισχύει τουλάχιστον όταν το μέγεθος αποθέματος έχει συρρικνωθεί σημαντικά λόγω υπεραλίευσης [π.χ. Myers et al. 1996]), η πλειοψηφία των ερευνητών (ανασκόπηση σε Wooster & Bailey 1989, Koslow et al. 1987) υποστηρίζει ότι δεν υπάρχει πραγματική λειτουργική σχέση “αποθέματος/στρατολόγησης”. Οι μηχανισμοί πυκνοεξάρτησης προβλέπουν ότι όταν το απόθεμα ελαττωθεί, θα λειτουργήσει ένας μηχανισμός αρνητικής παλίνδρομης ρύθμισης (negative feedback control) που μπορεί να περιλαμβάνει μικρότερη ηλικία πρώτης αναπαραγωγής, μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης, αυξημένη γονιμότητα, περιορισμό της μετάδοσης ασθeneιών, όσον αφορά στα ενήλικα ψάρια και ελαττωμένο ενδοειδικό ανταγωνισμό (π.χ. για τροφή, χώρο), μεγαλύτερο ρυθμό αύξησης και ελάττωση του κανιβαλισμού στα πριν τη στρατολόγηση στάδια (Anderson 1988). Οι πυκνοανεξάρτητοι (density-independent) μηχανισμοί μπορεί να περιλαμβάνουν βιοτικούς και αβιοτικούς παράγοντες, που συμπεριλαμβάνουν τις διακυμάνσεις στην παραγωγή και τη διαθεσιμότητα της τροφής (“διαδικασίες τροφικής αλυσίδας”), τη θήρευση και το διαειδικό ανταγωνισμό (τους ανεξάρτητους από το μέγεθος του αποθέματος), τις διακυμάνσεις στις ωκεανογραφικές και μετεωρολογικές συνθήκες, π.χ. τη μεταφορά από τα ρεύματα (advection-retention) (“φυσικές διαδικασίες”), καθώς και τον τρόπο με τον οποίο οι φυσικές διαδικασίες επηρεάζουν και ελέγχουν τις τροφικές διαδικασίες (Mann 1993).

Σήμερα υπάρχει γενικά η αντίληψη ότι η στρατολόγηση των θαλασσιών τελεόστεων καθορίζεται κυρίως από τη θνησιμότητα κατά τα νεαρά στάδια. Υπολογίζεται ότι λιγότερο από το 0,01% των αβγών που παράγονται από τα ψάρια εντάσσονται επιτυχώς στα ιχθυοαποθέματα (Ferron and Leggett 1994). Η υψηλή θνησιμότητα των πρώιμων σταδίων αποδίδεται σε εξωγενείς και ενδογενείς παράγοντες. Εξωγενείς παράγοντες είναι τα βιολογικά και φυσικά χαρακτηριστικά του περιβάλλοντος όπως η έλλειψη τροφής, η θήρευση, οι ασθένειες, ο παρασιτισμός, η ρύπανση, οι τοξίνες, και το φυσιολογικό στρες. Ενδογενείς παράγοντες είναι οι έμφυτοι ρυθμοί θνησιγόνων γενετικών ή αναπτυξιακών ανωμαλιών (Heath 1992). Πολύ λίγα είναι γνωστά για τους ενδογενείς ρυθμούς θνησιμότητας και παρ' όλες τις ενδείξεις ότι δεν είναι αμελητέοι (π.χ. Kjorsvik et al. 1984), η συνολική θνησιμότητα αποδίδεται κύρια σε εξωγενείς πηγές. Η θήρευση (predation) και η ασιτία (starvation),

χαρακτηρίζονται ως οι κύριες αιτίες της θνησιμότητας στα πρώιμα στάδια (Cushing 1990a, Heath 1992, Leggett & DeBlois 1994). Αν και η θήρευση θεωρείται σήμερα ως η πρωταρχική αιτία θνησιμότητας, ποσοτικές μετρήσεις της στο πεδίο είναι πολύ δύσκολο να επιτευχθούν (Hunter 1984, Bailey & Houde 1989). Αντίθετα η θνησιμότητα λόγω ασιτίας μπορεί να εκτιμηθεί μετρώντας την κατάσταση ευρωστίας (nutritional condition) των ιχθυονυμφών, με την προϋπόθεση ότι το “σημείο χωρίς επιστροφή” (Point-of-no-return), δηλαδή το στάδιο ασιτίας πέρα από το οποίο η ιχθυονύμφη δεν είναι ικανή πλέον να τραφεί, μπορεί να καθοριστεί (O’Connell 1980, Theilacker 1986, Owen et al. 1989, Ferron & Leggett 1994).

Το να δείχθει ότι η στρατολόγηση καθορίζεται κατά τα ιχθυονυμφικά στάδια είναι εγχείρημα από τη φύση του δύσκολο και η σπανιότητα περιπτώσεων άμεσης συσχέτισης της στρατολόγησης με την αφθονία αβγών/ιχθυονυμφών έχει οδηγήσει πολλούς στην αμφισβήτηση της σπουδαιότητας των σταδίων αυτών (May 1984, Sissenwine 1984, Smith 1985, Peterman et al. 1988, Wooster & Bailey 1989, Taggart & Frank 1990). Ωστόσο υπάρχουν μελέτες οι οποίες δείχνουν καθαρά μια ισχυρή συσχέτιση μεταξύ της στρατολόγησης και της αφθονίας ή της θνησιμότητας των ιχθυονυμφών (Crecco & Savoy 1984, 1987, Cushing 1990a, Bradford 1992, Myers & Cadigan 1993a,b). Σε ορισμένες περιπτώσεις φαίνεται ότι η στρατολόγηση καθορίζεται κάπου μεταξύ του τέλους του ιχθυονυμφικού σταδίου και της μεταμόρφωσης (Bradford 1992), ενώ δεδομένα σχετικά με το στάδιο του ιχθυδίου (Myers & Cadigan 1993a, Myers et al. 1994, Bailey 1994) φαίνεται να συμφωνούν με την “υπόθεση Gulland” ότι στα ιχθυονυμφικά στάδια λαμβάνει χώρα ο “χοντρικός” έλεγχος της στρατολόγησης (coarse control of recruitment) και στο στάδιο του ιχθυδίου, ο εκλεπτυσμένος έλεγχος (fine control of recruitment). Τέλος, ενώ στα ιχθυονυμφικά στάδια ποτέ δεν έχει αποδειχθεί η δράση πυκνοεξαρτώμενων μηχανισμών (Heath 1992), στο στάδιο του ιχθυδίου η πυκνοεξαρτώμενη θνησιμότητα είναι συνήθως σημαντική, τουλάχιστον στα βενθικά είδη.

Οι υποθέσεις που προσπαθούν να εξηγήσουν τους μηχανισμούς που προκαλούν τις διακυμάνσεις στη στρατολόγηση είναι πολλές (Heath 1992, Leggett & DeBlois 1994, Cushing 1995, Werner et al. 1997) και οι περισσότερες εμπλέκουν φυσικές διαδικασίες (ωκεανογραφικές και μετεωρολογικές) (Πίνακας 1.4). Κάποιες απ’ αυτές εμπιρεύουν κάποιο βιολογικό ενδιάμεσο και άλλες θεωρούν υπεύθυνο κάποιο άμεσο, καθαρά φυσικό μηχανισμό. Οι υποθέσεις μπορούν να διακριθούν σε αυτές που υποστηρίζουν τις διαδικασίες της τροφικής αλυσίδας και σε υποθέσεις που υποστηρίζουν τις φυσικές διαδικασίες (Heath 1992):

Υπόθεση της κρίσιμης περιόδου (critical period hypothesis, Hjort 1914). Η περίοδος της αρχικής λήψης τροφής (έναρξη της εξωγενούς διατροφής) είναι μια κρίσιμη περίοδος της ζωής των ψαριών. Η ύπαρξη υψηλής συγκέντρωσης τροφής κατά τη διάρκεια της κρίσιμης αυτής περιόδου είναι προϋπόθεση για την επιβίωση και την επιτυχία της στρατολόγησης.

Υπόθεση της σύμπτωσης (match-mismatch hypothesis, Cushing 1974, 1975). Ο συγχρονισμός του μεγίστου της ωοτοκίας και της ανοιξιάτικης πλαγκτονικής έξαρσης (bloom) είναι καθοριστικός για την επιβίωση των ιχθυονυμφών.

Υπόθεση του σταθερού ωκεανού (stable ocean hypothesis, Lasker 1978). Μεγάλες περιόδοι σταθερών ωκεανογραφικών συνθηκών (περιοδών χαμηλής έντασης ανέμων) οδηγούν στο σχηματισμό μικροσυναθροίσεων τροφής (micro-scale patches). Μέσα στις μικροσυναθροίσεις αυτές η πυκνότητα της τροφής είναι αρκετά μεγάλη ώστε να μπορεί να υποστηρίξει την επιβίωση των ιχθυονυμφών. Ανάμιξη των υδάτων (turbulent mixing) λόγω ανέμων (ή δυνατών ανοδικών ρευμάτων-upwellings) διαλύει τις μικροσυναθροίσεις τροφής, με αποτελέσματα καταστροφικά για τις ιχθυονύμφες.

Υπόθεση της υδρογραφικής συγκράτησης (hydrographic containment, Cushing 1990b). Η υπόθεση αυτή είναι ένας συνδυασμός του τριγώνου μετανάστευσης (migration triangle, Harden Jones [1968]) και της υπόθεσης σύμπτωσης. Αναγνωρίζει διακριτά πεδία διατροφής των ενηλίκων, πεδία αναπαραγωγής και πεδία ανατροφής των ιχθυδίων, μεταξύ των οποίων το ψάρι θα πρέπει να μεταναστεύσει σε κάποιες συγκεκριμένες φάσεις του κύκλου ζωής του, καθώς και τη σπουδαιότητα της επικάλυψης στο χρόνο παραγωγής κατάλληλου θηράματος και μεγίστου της αναπαραγωγής. Η υπόθεση αναπτύχθηκε για να εξηγήσει τη δομή των αποθεμάτων της γλώσσας (plaiçe) στη Βόρεια Θάλασσα, τα μεγέθη και τις διακυμάνσεις τους.

Υπόθεση του ρυθμού συνάντησης θηράματος-θηρευτή (encounter rate hypothesis). Οι Rothschild & Osborn (1988) απέδειξαν θεωρητικά ότι η μικρο-ανάδευση (small-scale turbulence) μπορεί να επηρεάσει το ρυθμό συνάντησης θηράματος-θηρευτή κατά τη διαδικασία αναζήτησης τροφής, με αποτέλεσμα την αύξηση της διαθεσιμότητας τροφής για τις ιχθυονύμφες. Η θεωρία αυτή φάνηκε να αποδεικνύεται στο πεδίο (Sundby & Fossum 1990) και η πρόσφατη βιβλιογραφία υποδεικνύει ότι η σχέση μεταξύ έντασης της ανάδευσης και επιτυχίας στη σύλληψη της τροφής, περιγράφεται από μια κωδωνοειδή (dome-shaped)

καμπύλη (MacKenzie et al. 1994) (βλέπε επίσης “optimal environmental window” hypothesis, Cury & Roy 1989).

Υπόθεση της υδρογραφικής κατακράτησης (member/vagrant hypothesis, Sinclair 1988). Η θεωρία αυτή ασχολείται με το θέμα του αριθμού των ειδών (species richness) των θαλάσσιων οργανισμών, αλλά μπορεί να εξηγήσει τόσο το μέγεθος όσο και τις διακυμάνσεις των αποθεμάτων (Sinclair 1988). Προϋποθέτει ότι η αναπαραγωγή λαμβάνει χώρα σε περιοχές με μόνιμα, προβλέψιμα υδρογραφικά φαινόμενα (όπως κλειστούς παράκτιους κόλπους, περιοχές με παλίρροιες, γυροσκοπικά ρεύματα) τα οποία επιτρέπουν σε ένα πληθυσμό ιχθυονυμφών (με κατάλληλη συμπεριφορά) να παραμένουν στην περιοχή χωρίς να διασπείρονται. Η διατήρηση της ακεραιότητας του πληθυσμού είναι ο κύριος παράγοντας στον καθορισμό διακριτών αποθεμάτων και οι χρόνοι ωοτοκίας είναι προσαρμοσμένοι σε χαρακτηριστικά της φυσικής διασποράς μιας περιοχής, παρά σε χαρακτηριστικά της βιολογικής παραγωγής. Η μέση αφθονία του αποθέματος καθορίζεται από το μέγεθος της κατακρατούσης υδρογραφικής δομής (retentive hydrographic feature).

Η θήρευση επί των αβγών και ιχθυονυμφών των θαλάσσιων τελεόστεων, θεωρείται, όπως ήδη αναφέρθηκε, η δεύτερη κύρια πηγή θνησιμότητας κατά τα νεαρά στάδια των ψαριών (βλέπε Bailey & Houde 1989, Heath 1992, Leggett & DeBlois 1994). Υπάρχουν δύο ευρέως διαδεδομένες υποθέσεις σχετικά με τη θήρευση, οι οποίες κατά τα τελευταία χρόνια έχουν υποστεί κάποια κριτική (Litvak & Leggett 1992, Leggett & DeBlois 1994):

Υπόθεση πλεονεκτήματος μεγέθους (The “bigger is better” hypothesis). Οι μεγαλύτερου μεγέθους ιχθυονύμφες έχουν μικρότερες πιθανότητες να θηρευθούν. Κατά συνέπεια, οι ιχθυονύμφες που προέρχονται από μεγαλύτερα αβγά, ή χαρακτηρίζονται από μεγαλύτερους ρυθμούς αύξησης, είναι λιγότερο ευάλωτες στη θήρευση. Πράγματι, πολλά εργαστηριακά πειράματα (ανασκόπηση σε Bailey & Houde 1989) έχουν δείξει ότι η ικανότητα αντίληψης, αντίδρασης και αποφυγής ή διαφυγής του θηρευτή αυξάνεται με το μέγεθος. Το πλεονέκτημα του μεγαλύτερου μεγέθους-μεγαλύτερης αύξησης ισχύει και στην περίπτωση της διατροφής. Οι μεγαλύτερες ιχθυονύμφες έχουν την ικανότητα να ψάχνουν τροφή σε μεγαλύτερο όγκο νερού και να τρέφονται με μεγαλύτερη, ενεργειακά πλουσιότερη λεία (Hunter 1981, Heath 1992).

Υπόθεση διάρκειας σταδίου (The “stage duration” hypothesis). Η υπόθεση αυτή προβλέπει ότι οι ιχθυονύμφες που τρέφονται καλά και κατά συνέπεια αυξάνονται γρήγορα, μεταμορφώνονται γρηγορότερα και κατ’ επέκταση υπόκεινται σε μικρότερη αθροιστική θνησιμότητα λόγω θήρευσης (cumulative mortality) κατά τα ιχθυονυμφικά στάδια. Πράγματι, ο Houde (1987, 1989) έδειξε ότι μικρές μεταβολές στο ρυθμό αύξησης ή στο ρυθμό θνησιμότητας μπορεί να προκαλέσουν τεράστιες μεταβολές στη στρατολόγηση, και πρόσφατα ο Campaña (1996) απέδειξε ότι η στρατολόγηση στο βακαλάο (*Gadus morhua*) συσχετίζεται ισχυρά με το ρυθμό αύξησης κατά τα πελαγικά στάδια.

Στενά συνδεδεμένη με τις δύο αυτές υποθέσεις είναι και η διαπίστωση ότι οι μητρικές επιδράσεις (maternal effects) μπορούν να επηρεάσουν το αναπαραγωγικό δυναμικό και κατ’ επέκταση τη στρατολόγηση (Solemdal 1997). Πρόσφατες μελέτες δείχνουν ότι οι διακυμάνσεις στην ανάπτυξη και ευρωστία των αναπαραγόμενων θηλυκών αλλάζουν τα πρότυπα επιβίωσης των απογόνων: Το μέγεθος αβγών (και κατ’ επέκταση το μέγεθος των ιχθυονυμφών) ενός θηλυκού μειώνεται με την πρόοδο της αναπαραγωγικής περιόδου και υπάρχει θετική συσχέτιση μεταξύ του μεγέθους/ευρωστίας του θηλυκού και του μεγέθους των αβγών (Chambers & Leggett 1996, Kjesbu et al. 1996). Ωστόσο, η επίδραση των μητρικών επιδράσεων στη στρατολόγηση δεν έχει αποδεικτεί.

**Πίνακας 1.4.** Παραδείγματα που εξηγούν το πρότυπο του πληθυσμού, την αφθονία ή τις διακυμάνσεις του (από Werner et al. 1997).

Υπόθεση	Πρότυπο πληθυσμού Διακριτά αποθέματα λόγω:	Αφθονία Καθορίζεται από:	Διακυμάνσεις Οφείλονται:
Υδρογραφική συγκράτηση (τρίγωνο μετανάστευσης, υπόθεση σύμπτωσης)	Παρουσίας συγκεκριμένων παλιρροϊκών ρευμάτων ανάμεσα στα πεδία αναπαραγωγής- ανατροφής (nurseries)	Πυκνοεξαρτώμενη αύξηση και επιβίωση που σχετίζεται με τη διαθεσιμότητα τροφής κατά μήκος της πορείας μετακίνησης των ιχθυονυμφών	Στο χρόνο που αρχίζει η στρωματοποίηση των υδάτων (stratification) και η μετέπειτα άνθιση του πλαγκτού σε σχέση με το χρονικό διάστημα της αναπαραγωγής
Σταθερός ωκεανός	(δεν εξηγείται)	(δεν εξηγείται)	Στη συχνότητα και ένταση της ανάμειξης των υδάτων που προκαλεί διάλυση των μικροσυναθροίσεων τροφής στο πυκνοκλινές
Ρυθμός συνάντησης θηράματος- θηρευτή	(δεν εξηγείται)	(δεν εξηγείται)	Στην επίδραση της μικράς κλίμακας ανάδευσης (turbulence) των υδάτων στη σχετική κίνηση μεταξύ θηράματος - θηρευτή
Υπόθεση κατακράτησης/περιπλάνησης	Υδρογραφικών δομών κατακράτησης (retention areas) που συμβάλλουν στη μειωμένη διασπορά των νεαρών σταδίων	Το μέγεθος της υδρογραφικής δομής που υπάρχει στο πεδίο αναπαραγωγής	Τόσο οι διαδικασίες της τροφικής αλυσίδας όσο και η φυσική διασπορά μακριά απ' τα κατάλληλα ενδιαιτήματα είναι πιθανές

## 1.6. Μικροδομή των ωτολίθων και αύξηση των ιχθυονυμφών

Πρώτος ο Panella (1971) παρατήρησε ότι στους ωτόλιθους των ενηλίκων μπορούσαν να διακριθούν περίπου 360 μικροδακτύλιοι (micro-increments) μεταξύ των ετήσιων δακτυλίων και υπέθεσε ότι αντιπροσωπεύουν ημερήσιους δακτυλίους αύξησης του ωτολίθου. Αργότερα, οι Brothers et al. (1976) με εργαστηριακά πειράματα στις ιχθυονύμφες του *Engraulis mordax* και *Leuresthes tenuis* απέδειξαν ότι η απόθεση νέου υλικού στους ωτολίθους των ιχθυονυμφών πραγματοποιείται σε ημερήσια βάση. Ο ημερήσιος ρυθμός απόθεσης κρυσταλλικού υλικού έχει σαν αποτέλεσμα την εναλλαγή ανοικτόχρωμων και σκουρόχρωμων δακτυλίων, εμφανών κάτω από το οπτικό μικροσκόπιο, ή δομικών διαφοροποιήσεων, εμφανών στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο σάρωσης (SEM) και έχει διαπιστωθεί πλέον σε πληθώρα ειδών (Campana & Neilson 1985, Jones 1985). Ένας αριθμός ερευνητών (π.χ. Methot & Kramer 1979, Geffen 1982, Campana 1984) αναφέρουν αποκλίσεις απ' αυτόν τον ημερήσιο ρυθμό απόθεσης, που στις περισσότερες περιπτώσεις αφορούσαν περιόδους πολύ αργής αύξησης και μπορούσαν να εξηγηθούν από απόθεση υλικού πλάτους μικρότερου από τη διακριτικότητα του οπτικού μικροσκοπίου (περίπου 0.25μm) (Campana et al. 1987).

Τα δεδομένα ηλικίας (απ' την ανάλυση της μικροδομής των ωτολίθων) και μεγέθους των ιχθυονυμφών κατά τη σύλληψη, μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την εκτίμηση της μέσης αύξησης των ιχθυονυμφών. Ωστόσο η λεπτομερείς μετρήσεις της μικροδομής επιτρέπουν την εκτίμηση της αυξητικής ιστορίας ακόμα και στο επίπεδο του ατόμου: Το πλάτος του ωτολίθου συνήθως σχετίζεται ισχυρά με το μέγεθος του ατόμου. Κατά συνέπεια οι μετρήσεις των διαδοχικών πλατών των δακτυλίων είναι ένας "φάκελος" της ημερήσιας αυξητικής ιστορίας του ατόμου. Με άλλα λόγια, οι διαδοχικές αποστάσεις των δακτυλίων μπορούν να θεωρηθούν ευθέως ανάλογες του ημερήσιου ρυθμού αύξησης του ατόμου. Η προσέγγιση αυτή έχει περιγραφεί και εφαρμοστεί από πολλούς ερευνητές (π.χ. Penney & Evans 1985, Barkman & Bengtson 1987, Hovenkamp 1989, 1990, Secor et al. 1991), ωστόσο έχει δεχθεί κριτική για δύο κυρίως λόγους:

1. Αν η υποτιθέμενη σχέση (coupling) μεταξύ μεγέθους ωτολίθου και μεγέθους ψαριού ισχύει, τότε οι περίοδοι αρνητικής ή μηδενικής σωματικής αύξησης δεν μπορούν να ανιχνευθούν. Στην πραγματικότητα έχει αποδειχθεί ότι όταν η αύξηση του σώματος σταματάει λόγω ασιτίας, η αύξηση του ωτολίθου συνεχίζεται για κάποιο χρονικό διάστημα (αν και τελικά σταματάει), γεγονός που υποδηλώνει ότι, βραχυπρόθεσμα, η αύξηση του ωτολίθου δεν είναι ανάλογη της αύξησης του σώματος (Methot & Kramer 1979, Geffen 1982, Neilson & Geen 1982, 1985, McGurk 1984, Baily & Stehr 1988, Lagardere 1989, Karakiri & Westernhagen 1989, Secor & Dean 1989, Wright et al. 1990).

2. Η αύξηση του ωτολίθου μπορεί να σχετίζεται περισσότερο με τη θερμοκρασία παρά με τη σωματική αύξηση. Συγκεκριμένα, οι ταχέως αυξανόμενες ιχθυονύμφες έχουν σχετικά μικρότερους ωτόλιθους για συγκεκριμένο μέγεθος σώματος σε σχέση με εκείνες που αναπτύχθηκαν σε χαμηλότερες θερμοκρασίες και με μικρότερο ρυθμό αύξησης (Mosegaard & Titus 1987, Mosegaard et al. 1988, Reznick et al. 1989). Σίγουρα η σύζευξη αύξησης ωτολίθου-σώματος δεν είναι και τόσο ισχυρή όσο είχε αρχικά υποθεθεί. Ο Wright (1991) έδειξε ότι το πλάτος των ημερήσιων δακτυλίων στους ωτόλιθους των σαλμονοειδών σχετίζεται με το μεταβολικό ρυθμό (κατανάλωση οξυγόνου) παρά με τη σωματική αύξηση. Ωστόσο, η ανάλυση της μικροδομής των ωτολίθων έχει συμβάλλει σε πολύ μεγάλο βαθμό στο επίπεδο γνώσης σχετικά με την αύξηση των ιχθυονυμφών στη θάλασσα.

Ο ρυθμός αύξησης των ιχθυονυμφών στη θάλασσα καθορίζεται από πλήθος εξωγενών παραγόντων που συμπεριλαμβάνουν την ποσότητα και ποιότητα της τροφής, τη θερμοκρασία, τις αρρώστιες, τον παρασιτισμό, την έλλειψη οξυγόνου, τη ρύπανση (Heath 1992). Ωστόσο, η θερμοκρασία και η διαθεσιμότητα τροφής είναι πιθανώς οι κυριότεροι παράγοντες (π.χ. Govoni et al. 1985, Thomas 1986, Campana & Hurley 1989, Haldorson et al. 1989, Hovenkamp 1989, 1990, Hovenkamp & Witte 1991, Munk et al. 1991). Ορισμένες μελέτες έχουν δείξει ότι η αύξηση καθορίζεται πρώτα απ' όλα οντογενετικά και δευτερογενώς επηρεάζεται από τη θερμοκρασία και τη διαθεσιμότητα τροφής (π.χ. Hovenkamp 1989, Thorrold & Williams 1989). Η αύξηση των ατόμων περιγράφεται πολύ ικανοποιητικά από εξισώσεις τύπου Gompertz (Zweifel & Lasker 1976, Al-Hossaini et al. 1989, Hovenkamp 1989), αν και σε μικρότερα διαστήματα ανάπτυξης, η αύξηση είναι γραμμική, ή εκθετική (Campana & Jones 1992).

## 1.7. Ευρωστία των ιχθυονυμφών



Η ευρωστία, δηλαδή, η καλή διατροφική κατάσταση των ιχθυονυμφών εκτιμάται από μετρήσεις που λαμβάνονται σε τρία διαφορετικά επίπεδα βιολογικής οργάνωσης: στο επίπεδο του οργανισμού, του ιστού και του κυττάρου. Στο επίπεδο του οργανισμού μελετώνται οι διακυμάνσεις στο σχήμα του σώματος, δηλ., σε μορφομετρικές αναλογίες ή πολυπαραγοντικά ανύσματα μορφομετρικών μετρήσεων. Στο επίπεδο του ιστού μελετώνται μεταβολές στη μορφή των κυττάρων και της οργάνωσή τους στους ιστούς, δεδομένου ότι η ιστολογική εμφάνιση των υποσιτιζόμενων ψαριών διαφέρει από αυτή των καλά διατρεφόμενων. Τέλος στο κυτταρικό επίπεδο μελετώνται οι διακυμάνσεις σε βιοχημικές ενώσεις που χρησιμεύουν ως ενεργειακά αποθέματα των κυττάρων και σε δείκτες που εκφράζουν φυσιολογικούς ρυθμούς των κυττάρων. Οι διακυμάνσεις αυτές σχετίζονται με τη διατροφική κατάσταση του ζώου (Ferron and Leggett 1994).

Οι μέθοδοι που έχουν αναπτυχθεί για την μελέτη των αλλαγών της ευρωστίας των ιχθυονυμφών είναι αρκετές και αφορούν στην εκτίμησή της και στα τρία επίπεδα δομής του οργανισμού. Μορφομετρικοί δείκτες (π.χ. Koslow et al. 1985) και αύξηση των ωτολίθων (π.χ. Methot 1981, Suthers et al. 1992) στο οργανισμικό επίπεδο, ιστολογικοί ή ιστοχημικοί δείκτες (π.χ. Theilacker 1986, O'Connell & Paloma 1981) στο επίπεδο του ιστού, αναλογίες RNA:DNA (π.χ. Clemmesen 1988), ενζυμική δραστηριότητα (π.χ. Überschar 1988) και λιπιδική σύσταση (π.χ. Hakanson 1989) στο κυτταρικό επίπεδο, προτείνονται ως δείκτες ευρωστίας. Οι αλλαγές της ευρωστίας των ιχθυονυμφών ανιχνεύουν σχέσεις μεταξύ περιβαλλοντικών μεταβλητών, της αύξησης και δυνητικά της επιβίωσης κατά τα πρώιμα στάδια (π.χ. Koslow et al. 1985, Theilacker 1986, Buckley & Lough 1987, Suthers et al. 1989).

Οι βιοχημικοί δείκτες πλεονεκτούν σε σχέση με τις μορφολογικές και τις ιστολογικές μετρήσεις στο ότι δεν επηρεάζονται από την αλλοίωση των ιχθυονυμφών κατά τη σύλληψη, το χειρισμό και τη συντήρηση (Heath 1992). Όμως, οι βιοχημικές αναλύσεις έχουν υψηλό κόστος, είναι πολύπλοκες και απαιτούν ιδιαίτερη μεταχείριση των ιχθυονυμφών και τεχνική υποστήριξη στο πεδίο. Επίσης επηρεάζονται απ' τις συνθήκες δειγματοληψίας, το πρωτόκολλο εργαστηριακής ανάλυσης, και σε πολλές περιπτώσεις, από παράγοντες άσχετους με τη διατροφή (Ferron & Leggett 1994 και αναφ., Lochmann et al. 1996).

Η ευαισθησία (sensitivity), ο χρόνος απόκρισης (time-responce), η ειδο-ειδικότητα (species specificity), η επίδραση του μεγέθους και της ηλικίας (size, age-dependence) και τέλος το κόστος και οι απαιτήσεις σε εξοπλισμό αποτελούν τους κύριους παράγοντες που καθορίζουν την επιλογή ενός δείκτη ευρωστίας (Ferron & Leggett 1994). Πρόσφατα (Somarakis et al. 1997a,b) προτάθηκε η χρήση των μορφολογικών μετρήσεων της αναπτυξιακής αστάθειας (developmental instability) και συγκεκριμένα της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας (fluctuating asymmetry, FA) στους ωτολίθους ως δείκτη ευρωστίας των ιχθυονυμφών. Όπως προκύπτει από τις μελέτες αυτές αλλά και την υπόλοιπη γενετική, οικολογική και εξελικτική βιβλιογραφία, η διακυμαινόμενη ασυμμετρία μπορεί να αποδειχθεί χρήσιμος δείκτης ευρωστίας γιατί :

1. Έχει δειχθεί ότι είναι ένας εξαιρετικά ευαίσθητος δείκτης γενετικής ή περιβαλλοντικής καταπόνησης (stress).
2. Δε συσχετίζεται με το μήκος και την ηλικία (τουλάχιστον στους ωτολίθους του γαύρου).
3. Έχει καθολική υπόσταση, δηλαδή, δεν αναμένεται να επηρεάζεται από ειδο-ειδικότητα.
4. Είναι μέθοδος χαμηλού κόστους, απλή και χωρίς ιδιαίτερες απαιτήσεις εξοπλισμού.
5. Όταν χρησιμοποιούνται οι ωτόλιθοι, η FA δεν επηρεάζεται από την καταπόνηση των ιχθυονυμφών κατά τη σύλληψη, το χειρισμό και τη συντήρηση.

### 1.8. Ο ευρωπαϊκός γαύρος *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758)

Κατανομή και δομή των αποθεμάτων-Αλιεία στις Ελληνικές θάλασσες. Ο ευρωπαϊκός γαύρος ανήκει στα λεγόμενα μικρά πελαγικά είδη. Η κατανομή του περιλαμβάνει το Β.Α. Ατλαντικό, τη Μεσόγειο και τη Μαύρη Θάλασσα (Reid 1967, Whitehead et al. 1986). Είναι ο μόνος αντιπρόσωπος της οικογένειας Engraulidae στη Μεσόγειο.

Ο γαύρος είναι ένα από τα πιο άφθονα είδη των Ελληνικών θαλασσών και μαζί με τη σαρδέλα, *Sardina pilchardus*, αποτελούν το επικρατές ζεύγος μικρών πελαγικών (Stergiou 1986a,b, 1990, 1991, 1992, 1989, Stergiou & Pollard 1994, Stergiou & Georgopoulos 1993, Stergiou et al. 1997). Ο Βιδάλης (1949) αναφέρει ότι είναι άφθονος και ψαρεύεται στον Πατραϊκό, Σαρωνικό, Ευβοϊκό, Παγασητικό, Θρακικό πέλαγος και Λέσβο. Επίσης, ότι παρουσιάζεται κατά καιρούς στα στενά της Κέρκυρας και ότι στις Κυκλάδες, τα Δωδεκάνησα και το Κρητικό είναι πολύ σπάνιος.

Ο κύριος όγκος των αλιευμάτων γαύρου εκφορτώνεται στο Βόρειο Αιγαίο (Τσιμενίδης & Καραγκίτσου 1984, Stergiou & Pollard 1994, Stergiou & Georgopoulos 1993, Stergiou et al. 1997). Σχεδόν το σύνολο των αλιευμένων ποσοτήτων προκύπτει απ' το στόλο των γρι-γρί (Stergiou 1986a,b), οι δε τελευταίες παρουσιάζουν ένα καθαρό εποχιακό πρότυπο (Stergiou 1990) που οφείλεται σε αντίστοιχες εποχιακές μεταναστεύσεις. Ο γαύρος φαίνεται να μετακινείται προς βαθύτερα νερά κατά το τέλος καλοκαιριού-φθινόπωρο και ξανά πίσω προς τα παράκτια πεδία την άνοιξη (Τσιμενίδης & Καραγκίτσου 1984, Stergiou 1990, Stergiou et al. 1997). Τέλος, θα πρέπει να σημειωθεί ότι τα γρι-γρί στράφηκαν, μετά τα τέλη της δεκαετίας του '70, επιλεκτικά προς το γαύρο, παρά προς τη σαρδέλα, εξαιτίας της υψηλότερης τιμής του πρώτου (Τσιμενίδης & Καραγκίτσου 1984, Stergiou 1986a, 1989).

Αποτελέσματα ανάλυσης του μιτοχονδριακού DNA (Magoulas et al. 1996), δείχνουν ότι στις Ελληνικές θάλασσες υπάρχουν δύο ξεχωριστοί πληθυσμοί γαύρου με αυξημένο βαθμό γενετικής απομόνωσης. Ο γαύρος του Β. Αιγαίου έχει διαφορετική γενετική σύσταση (αυξημένη συχνότητα μιτοτύπων "τύπου Μαύρης Θάλασσας") σε σχέση με τα υπόλοιπα αποθέματα των Ελληνικών θαλασσών και της υπόλοιπης Μεσογείου.

Αύξηση. Μελέτες της μακροδομής των ωτολίθων από το σύνολο της περιοχής εξάπλωσης του είδους έχουν δείξει ότι ο γαύρος δεν ξεπερνά τα τρία ή τέσσερα έτη (Centrero et al. 1981, Τσιμενίδης & Καραγκίτσου 1984, Erkoyncu & Ozdamar 1989, Karacam & Duzgunes 1990, Morales-Nin & Pertierra 1990). Στις Ελληνικές θάλασσες, σπάνια αλιεύονται άτομα μεγαλύτερα από 16 cm (Βιδάλης 1949, Τσιμενίδης & Καραγκίτσου 1984, Σωμαράκης αδημοσίευτα στοιχεία).

Διατροφή. Ο γαύρος είναι κατ' εξοχήν ζωοπλαγκτοφάγος (Tudela & Palomera 1997) αν και στη Μαύρη Θάλασσα έχει αναφερθεί σποραδική κατανάλωση φυτοπλαγκτού (Mikhman & Tomanovich 1978, Bulgakova 1993). Τρέφεται κυρίως κατά τη διάρκεια της ημέρας, συνήθως με μικρού μεγέθους (<2mm) κωπήποδα και κατά δεύτερο λόγο με κλαδοκεραιωτά, νύμφες μαλακίων και οστρακώδη. Ωστόσο πολλές φορές καταναλώνει και μεγαλύτερα άτομα, όπως νύμφες δεκαπόδων και ψαριών, αμφίποδα, κωπηλάτες κ.α.

Στη δυτική Μεσόγειο (Tudela & Palomera 1997) η ένταση της διατροφής κορυφώνεται κατά τις απογευματινές ώρες και φαίνεται να εξαρτάται από το βάθος του μεγίστου της χλωροφύλλης (deep chlorophyll maximum).

Αναπαραγωγή και πεδία ωοτοκίας. Ο γαύρος ωριμάζει πρώτη φορά με τη συμπλήρωση του πρώτου έτους ζωής και σε μήκος 10-11 cm (Fage 1920, Βιδάλης 1949, Andreu & Rodriguez-Roda 1951, Bas & Morales 1954, Demir 1965, Varagnolo 1968, Sinovic 1978, Cort et al. 1976, Τσιμενίδης & Καραγκίτσου 1984, Lucio & Uriarte 1990, Motos et al. 1991, Giraldez & Abad 1995, Uriarte et al. 1996). Αντίθετα, στη Μαύρη Θάλασσα (Mikhailov 1993) ακόμα και άτομα 0+, δηλαδή, άτομα που γεννήθηκαν στην αρχή της αναπαραγωγικής περιόδου, ωριμάζουν και ωοτοκούν στο τέλος της ίδιας αναπαραγωγικής περιόδου (μήκος περίπου 8 cm).

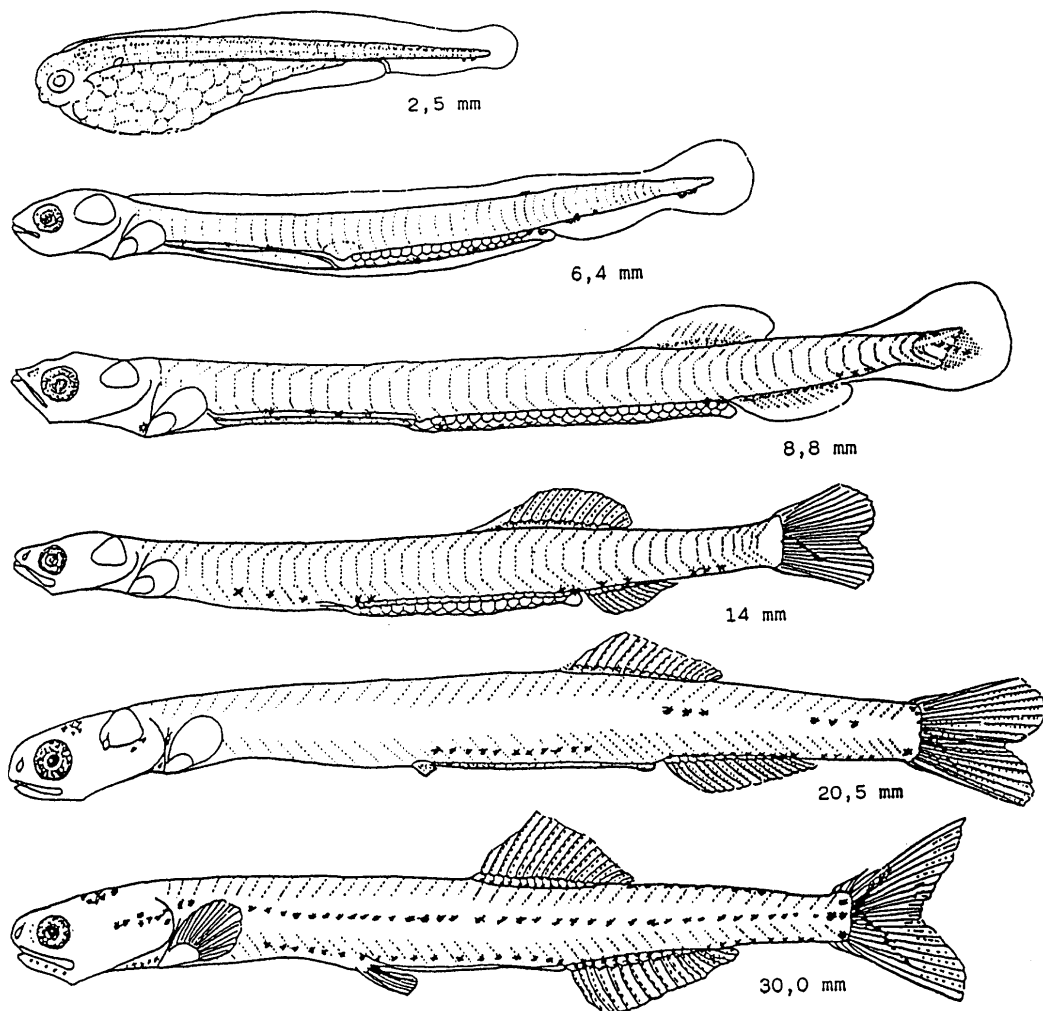
Η αναπαραγωγική περίοδος είναι παρατεταμένη και εκτείνεται απ' την Άνοιξη έως το Φθινόπωρο (Raffaele 1888, Fage 1920, D'Ancona 1931, Fage 1935, Βιδάλης 1949, Planas & Vives 1951, Vucetic 1957, Varagnolo 1964a, Demir 1965, Aldebert & Tournier 1971, Regner 1972, Chavance 1980, Ivanov & Beverton 1985, Regner 1985, Sanz & Uriarte 1989, Palomera & Sabates 1990, Motos et al. 1991, Palomera 1992, Σωμαράκης 1993, Garcia & Palomera 1996, Motos et al. 1996, Regner 1996), συνήθως απ' τον Απρίλιο έως τον Οκτώβριο και σπάνια απ' το Μάρτιο ή μετά το Νοέμβριο. Η έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου φαίνεται να σχετίζεται με την αρχή της θέρμανσης των επιφανειακών υδάτων κατά την άνοιξη (Fage 1920, Furnestin & Furnestin 1959, Demir 1965, Regner 1972, Aldebert & Tournier 1971, Regner 1985, Sanz & Uriarte 1989, Palomera 1992, Garcia & Palomera 1996, Motos 1996, Motos et al. 1996, Regner 1996). Γενικώς, αβγά γαύρου σπάνια απαντούν στο πλαγκτό σε θερμοκρασίες χαμηλότερες από 13 °C, ενώ δε φαίνεται να υπάρχει άνω θερμοκρασιακό όριο, τουλάχιστον μέσ' τα εύρη καλοκαιρινών θερμοκρασιών των περιοχών εξάπλωσης του είδους. Η λήξη της αναπαραγωγικής περιόδου μάλλον σχετίζεται με την αρχή κάποιας απότομης ψύξης των υδάτων κατά το φθινόπωρο (Chavance 1980, Palomera 1992).

Το μέγιστο (peak) της αναπαραγωγής του γαύρου λαμβάνει χώρα κατά την περίοδο μετάβασης από τις ανοιξιότικες στις καλοκαιρινές συνθήκες (Palomera 1992, Σωμαράκης 1993, Motos et al. 1996), δηλαδή την περίοδο των σπουδαίων περιβαλλοντικών αλλαγών (π.χ. Βισκαϊκός: ελάττωση της εκροής των ποταμών, αύξηση της διάρκειας της ημέρας και της θέρμανσης απ' τον ήλιο, αλλαγές στους επικρατούντες ανέμους) (Koutsikopoulos & Le Cann 1996).

Η ένταση και τα πεδία αναπαραγωγής σχετίζονται με εποχές/περιοχές υψηλής παραγωγικότητας και συγκεκριμένα με συνθήκες ευνοϊκές για τη διατροφή των ενηλίκων (π.χ. χερσαίες εκροές, αναβλύσεις νερών (upwellings), μετωπικά συστήματα [fronts]) (Arbault & Lacroix-Boutin 1977, Regner 1985, Palomera 1992, Garcia & Palomera 1996, Motos et al. 1996)

Πλαγκτονικά στάδια. Τα αβγά του γαύρου περιέγραψε πρώτη φορά στη Μεσόγειο ο Raffaele (1888): Το σχήμα τους είναι ελλειψοειδές, η δομή του χορίου λεία και η λέκιθος κατετημένη (segmented). Δεν υπάρχουν σταγόνες ελαίου και ο περιλεκιθικός χώρος είναι πολύ μικρός (βλέπε Κεφ. 2). Η διάρκεια της εμβρυϊκής ανάπτυξης επηρεάζεται απ' τη θερμοκρασία και έχει μελετηθεί απ' τους Varagnolo (1964b), Vucetic (1957), Regner (1985, 1996) στην Αδριατική. Οπως και σε άλλα είδη ψαριών (Bagenal 1971) υπάρχει μια τάση μείωσης του μεγέθους του αβγού με την πρόοδο της αναπαραγωγικής περιόδου (Regner 1972, Re 1987, Santiago 1988, Σωμαράκης 1993).

Οι πρώτες λεπτομερείς περιγραφές των ιχθυονυμφικών σταδίων του γαύρου στη Μεσόγειο δόθηκαν απ' τους Fage (1920) και D'Ancona (1931). Η λεκιθοφόρος ιχθυονύμφη έχει χαρακτηριστικό, ελλειψοειδή λεκιθικό σάκο και οι κύριοι διαγνωστικοί συστηματικοί χαρακτήρες, σε σχέση με τα ιχθυονυμφικά στάδια συγγενικών ειδών, είναι η σχετική θέση της έδρας, η θέση του θωρακικού ως προς το εδρικό πτερύγιο, η πρόωμη εμφάνιση της νηκτικής κύστης και το μακρύ κεφάλι (Russel 1976) (Σχήμα 1.6).



**Σχήμα 1.6.** Η εξέλιξη των ιχθυονυμφών του γαύρου *Engraulis encrasicolus* (από Aboussouan 1990).

Τα αβγά και οι ιχθυονύμφες διαβιούν στα πολύ επιφανειακά στρώματα, κατά κανόνα πάνω απ' το θερμοκλινές (Fage 1920, Vucetic 1957, Specchi 1968, Regner 1972, Palomera 1991, Nierman et al. 1992, Garcia & Palomera 1996, Conway et al. 1998). Ωστόσο, όταν η στρωματοποίηση δεν είναι έντονη,

τα αβγά τείνουν να βυθιστούν σε βαθύτερα στρώματα. Οι ιχθυονύμφες παρουσιάζουν μεγάλες αφθονίες στα 0-10m, εντούτοις η παρουσία τους είναι σημαντική έως και τα 30m. Οι μεγαλύτερες πραγματοποιούν κατακόρυφες μεταναστεύσεις απ' την επιφάνεια τη νύχτα στα περίπου 30 m την ημέρα.

Η διατροφή των ιχθυονυμφών στη θάλασσα βασίζεται στην όραση και αποτελείται κατά κύριο λόγο από τα διάφορα αναπτυξιακά στάδια των κωπηπόδων (κυρίως καλανοειδείς και κυκλοποειδείς ναύπλιοι). Φυτοπλαγκτό και πρωτόζωα ελάχιστα περιλαμβάνονται στη διαίτα (Pavlovskaja 1961, Regner 1971, Tudela & Palomera 1995, Conway et al. 1998).

### 1.9. Σκοπός της διατριβής

Η παρούσα διατριβή εστιάστηκε στο Β.Α. Αιγαίο και σε μια εποχή (Ιούνιος) και έθεσε ως στόχο να μελετήσει τις διακυμάνσεις:

- στη δομή και κατανομή των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων,
- την παραγωγή αβγών γαύρου
- την αύξηση, παραγωγή και θνησιμότητα των ιχθυονυμφών γαύρου.

Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιήθηκαν δεδομένα από τέσσερα έτη (Ιούνιος 1993, 1994, 1995, 1996).

Στη Μεσόγειο, η περίοδος τέλους άνοιξης-αρχών καλοκαιριού (Μάιος-Ιούνιος) είναι μια μεταβατική περίοδος τόσο για το φυσικό περιβάλλον όσο και για την αναπαραγωγή των ειδών (Sabates 1990a, Sabates 1990b, Sabates & Maso 1992, Sabates & Olivar 1996, Somarakis et al. 1999). Χαρακτηρίζεται απ' το τέλος της αναπαραγωγικής περιόδου των ειδών που ωτοκοούν το χειμώνα και την αρχή της αναπαραγωγής των ειδών που ωτοκοούν το καλοκαίρι. Είναι η περίοδος του μεγίστου ωτοκίας του γαύρου (Palomera 1992, Σωμαράκης 1993) και της υψηλότερης ποικιλότητας ειδών (diversity) στο ιχθυοπλαγκτό. Οι διαφορές ανάμεσα σε διαφορετικά έτη, κατά την περίοδο αυτή, μπορεί να ανακλούν διαφορές στο βιοτικό και αβιοτικό περιβάλλον και να είναι ιδιαίτερα χρήσιμες στην κατανόηση των προσαρμογών αναπαραγωγής, αλλά και του βαθμού που εξαρτώνται από συγκεκριμένους περιβαλλοντικούς παράγοντες (Cowen et al. 1993, Somarakis et al. 1999).

Η διατριβή βασίστηκε στα προγράμματα ιχθυοπλαγκτού του Ινστιτούτου Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης. Οι ιχθυοπλαγκτονικές μελέτες στην Ελλάδα ήταν γενικά μικρής κλίμακας, ευκαιριακές και αποσπασματικές (σύνοψη τους παρουσιάζεται στις διατριβές των Οικονόμου [1977], Σωμαράκη [1993], Φιλίππου [1997], Παπαζήση [1998]) και οι περισσότερες είχαν λάβει χώρα ως παραπροϊόν άλλων δραστηριοτήτων. Το 1991, χρηματοδοτήθηκε το πρώτο πρόγραμμα που αφορούσε μεγάλης κλίμακας, συστηματική ιχθυοπλαγκτονική μελέτη στην Ελλάδα και αφορούσε στη μελέτη των πεδίων αναπαραγωγής και την εκτίμηση των αποθεμάτων γαύρου στο Αιγαίο ("Evaluation of the Anchovy Stocks in the Aegean", DG-XIV MED/91). Η προσπάθεια αυτή συνεχίστηκε στο Β. Αιγαίο στα πλαίσια του διαρθρωτικού προγράμματος: "Ανάπτυξη της Ελληνικής Αλιείας" (ΕΠΕΤ). Η παρούσα διατριβή χρηματοδοτήθηκε από τα παραπάνω προγράμματα.

**Η περιοχή μελέτης (Θρακικό πέλαγος, Κόλπος Καβάλας) (Σχήμα 1.7, 2.1) χαρακτηρίζεται από την ύπαρξη πλατιάς υφαλοκρηπίδας, νοτίως της οποίας απλώνεται η "Χαράδρα του Άθω" (Mount Athos Basin), με μέγιστο βάθος 1000 m. Η τελευταία χωρίζει την υφαλοκρηπίδα της Βόρειας Ακτής απ' την υφαλοκρηπίδα της Λήμνου (Limnos plateau). Στην περιοχή του Β.Α. Αιγίου εκβάλλουν τρία μεγάλα ποτάμια: ο Στρυμόνας, ο Νέστος και ο Έβρος, των οποίων τα χαρακτηριστικά συνοψίζονται στον Πίνακα 1.5.**

**Πίνακας 1.5.** Τα ποτάμια που εκβάλλουν στην περιοχή έρευνας (Poulos et al. 1997).

Ποτάμι	Μέση ετήσια ροή (m <sup>3</sup> sec <sup>-1</sup> )	Μέση ετήσια ποσότητα (m <sup>3</sup> 10 <sup>6</sup> )	Εποχή μέγιστης ροής
Στρυμόνας	110	3440	Μάιος
Νέστος	58	1819	Ιανουάριος-Μάρτιος
Έβρος	103	3250	Δεκέμβριος-Απρίλιος

Σε σχέση με το γενικότερο oligοτροφικό χαρακτήρα των Ελληνικών Θαλασσών, η περιοχή του Θρακικού-Κόλπου Καβάλας και γενικότερα το Βόρειο Αιγαίο, είναι η πιο εύτροφη περιοχή της Ελλάδας: χαρακτηρίζεται από πολύ μεγαλύτερη αφθονία φυτοπλαγκτού, χλωροφύλλης α, PLP (phytoplankton like pigments) και ζωοπλαγκτού (Stergiou & Georgopoulos 1993, Stergiou et al. 1997).

Τα γενικά χαρακτηριστικά του κλίματος, των μαζών νερού και της γενικής κυκλοφορίας του Βορείου Αιγαίου περιγράφονται στις πρόσφατες ανασκοπήσεις των Poulos et al. (1997) και Stergiou et

al. (1997). Το Βόρειο Αιγαίο χαρακτηρίζεται κυρίως απ' την παρουσία νερού της Μαύρης Θάλασσας (BSW). Το BSW εισέρχεται στο Αιγαίο πέλαγος ακολουθώντας την πορεία: Στενά Βοσπόρου, Θάλασσα του Μαρμαρά, Στενά Δαρδανελίων. Οι ποσότητες που εισέρχονται στο Αιγαίο κυμαίνονται στα  $180-200 \text{ km}^3 \text{ yr}^{-1}$ , με ένα μέγιστο  $700 \text{ km}^3 \text{ yr}^{-1}$  μεταξύ Απριλίου και Οκτωβρίου. Το BSW έχει μια δυτική και νότια πορεία, ακολουθώντας τη γενικότερη κυκλωνική κυκλοφορία του Αιγαίου πελάγους, ενώ τα χαρακτηριστικά του σταδιακά τροποποιούνται. Συγκεκριμένα το χειμώνα, ακολουθεί κατά κανόνα δυτική και στη συνέχεια βόρεια πορεία και εισέρχεται στην υφαλοκρηπίδα του Θρακικού. Κινείται πάνω σ' αυτή προς τα δυτικά και στη συνέχεια στρέφεται νότια κατά μήκος των ανατολικών ακτών της ηπειρωτικής χώρας. Το καλοκαίρι το BSW χαρακτηρίζεται και πάλι από ένα κυκλωνικό πρότυπο γενικής κυκλοφορίας, εξαιτίας όμως των Ετησίων ανέμων (μελέτμια), κινείται νοτιοδυτικά και, αφού φτάσει στις ακτές της Εύβοιας, νότια.

Πρόσφατα, ανάλυση δορυφορικών εικόνων (Jonsson & Zodiatis 1999, Gezgin et al. 1999) επέτρεψε την λεπτομερέστερη περιγραφή των μαζών νερού και της επιφανειακής κυκλοφορίας του Βορείου Αιγαίου, η οποία χαρακτηρίζεται από μεγάλη χωρική και χρονική διακύμανση. Γενικά, κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, δηλ., τον Ιούλιο, Αύγουστο και Σεπτέμβριο, το BSW κατευθύνεται κυρίως νότια της Ίμβρου και Λήμνου προς την ηπειρωτική Ελλάδα. Το χειμώνα, το Νοέμβριο, Δεκέμβριο, Ιανουάριο, Φεβρουάριο, Μάρτιο, Απρίλιο και Μάιο, περνάει κυρίως ανάμεσα από την Ίμβρο και Λήμνο και στη συνέχεια κατευθύνεται βορειοδυτικά. Ο Ιούνιος και ο Οκτώβριος είναι μεταβατικοί μήνες, μεταξύ των δύο παραπάνω καταστάσεων.

Στο Β.Α. Αιγαίο (περιοχή έρευνας), επιφανειακά νερά τοπικής προέλευσης (Νερά Βορείου Αιγαίου - Northern Aegean Water [NAW]) διακρίνονται σε δύο κύριες μάζες: "Νερό Θρακικού" (Thracian Plateau Water -[TPW]) και "Νερό του Κόλπου Καβάλας" (Gulf of Kavala water -[GKW]). Το BSW και NAW χωρίζονται από ένα ασθενές μέτωπο (thermohaline front), το "Θρακικό Μέτωπο" (Thracian Front) που παρουσιάζει μεγάλη χρονική (short-term) μεταβλητότητα.

Κατά τη διάρκεια της θερμής περιόδου του έτους (Μάιος-Σεπτέμβριος), που συμπίπτει με την αναπαραγωγική περίοδο του γαύρου, στο Αιγαίο πνέουν κυρίως βόρειοι άνεμοι, τα μελέτμια, που συχνά είναι πολύ ισχυροί, κυρίως κατά τον Ιούλιο και Αύγουστο. Η ένταση των ανέμων παρουσιάζει ελάχιστες τιμές στο Β. Αιγαίο κατά το μήνα Ιούνιο. Η επιφανειακή θερμοκρασία της θάλασσας ακολουθεί τις διακυμάνσεις της θερμοκρασίας του αέρα με μια διαφορά φάσης ενός μήνα και είναι μέγιστη τον Αύγουστο και ελάχιστη το Φεβρουάριο.

## 2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

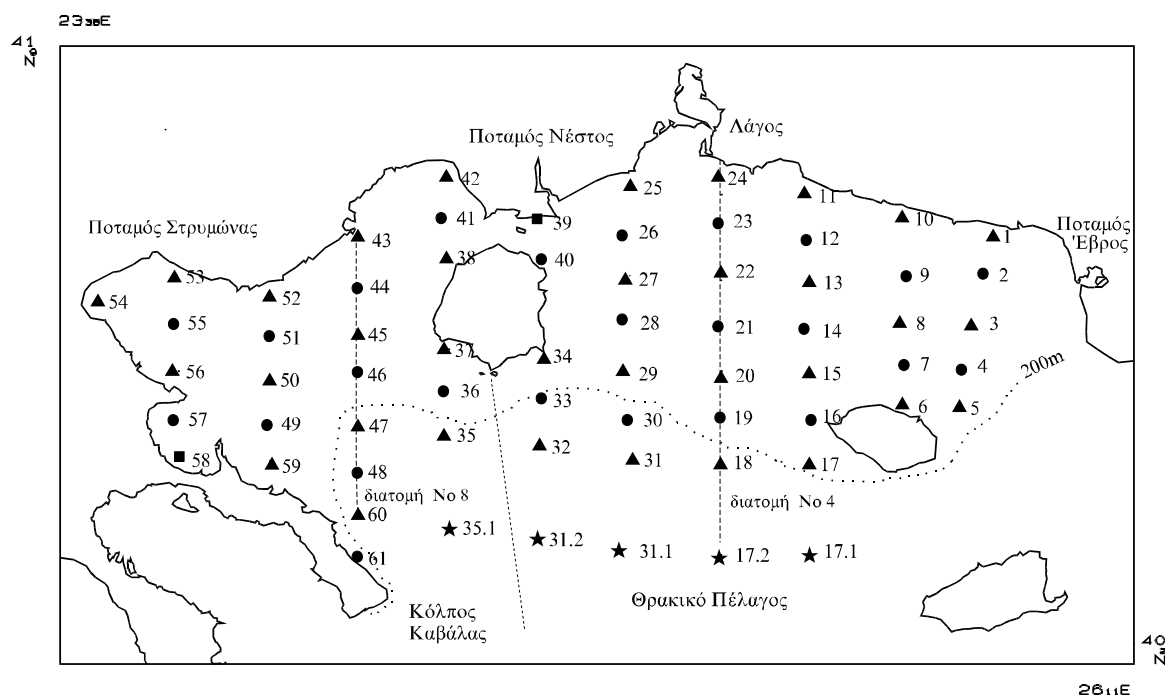
### 2.1. Δειγματοληψία ιχθυοπλαγκτού

Η συλλογή των δειγμάτων ιχθυοπλαγκτού πραγματοποιήθηκε στα πλαίσια τεσσάρων ερευνητικών ταξιδιών κατά το μήνα Ιούνιο των ετών 1993, 1994, 1995 και 1996 (Πίνακας 2.1) στην περιοχή του Βορείου Αιγαίου (Θρακικό και Κόλπος Καβάλας) (Σχήμα 2.1). Τα ταξίδια πραγματοποιήθηκαν με το ερευνητικό σκάφος “ΦΙΛΙΑ” του Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ.

**Πίνακας 2.1.** Σύνοψη των ερευνητικών ταξιδιών δειγματοληψίας ιχθυοπλαγκτού.

Ταξίδι	Ημερομηνία	Δίκτυο σταθμών	Αριθμός σταθμών	Μάτι δικτιών
ANC-IV (Ιούνιος 1993)	7-11 Ιουνίου	10x5 ναυτ. μίλια	61	250-μm, 500-μm
ANC-V (Ιούνιος 1994)	19-23 Ιουνίου	10x10 ναυτ. μίλια	34	250-μm, 335-μm
EPET-I (Ιούνιος 1995)	15-22 Ιουνίου	10x5 ναυτ. μίλια	61	250-μm, 335-μm
EPET-II (Ιούνιος 1996)	6-14 Ιουνίου	10x10 ναυτ. μίλια	41	250-μm, 335-μm

Η δειγματοληψία ήταν συστηματική και το δίκτυο των σταθμών 10x5 (1993 και 1995) ή 10x10 ναυτικά μίλια (1994 και 1996) (Πίνακας 2.1, Σχήμα 2.1). Η πυκνότητα της δειγματοληψίας ήταν μεγαλύτερη το 1993 και το 1995, διότι ένας απ’ τους σκοπούς των ταξιδιών αυτών ήταν η εφαρμογή της Μεθόδου της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (Daily Egg Production Method [DEPM], βλέπε παρακάτω), που απαιτεί μεγάλη δειγματοληπτική ένταση. Το 1996 οι διατομές δειγματοληψίας (transects) επεκτάθηκαν 10 ναυτ. μίλια νοτιότερα (βαθύτερα), με την προσθήκη των σταθμών 17.1, 17.2, 31.1, 31.2 και 35.1 (Σχήμα 2.1).



**Σχήμα 2.1.** Χάρτης της περιοχής μελέτης με τους σταθμούς δειγματοληψίας. σ: σταθμοί 1993, 1994, 1995, 1996, ■: σταθμοί 1993, 1995, 1996, ●: σταθμοί 1993, 1995, Η: σταθμοί 1996. Οι σταθμοί ανατολικά της Θάσου (“Θρακικό πέλαγος”) χωρίζονται από τους σταθμούς δυτικά της Θάσου (“Κόλπος Καβάλας”) με στικτή γραμμή. Οι διατομές Νο4 και Νο8 (βλέπε Κεφ. 3.1.) σημειώνονται επίσης με στικτή γραμμή.

Ο δειγματολήπτης που χρησιμοποιήθηκε σε όλα τα ταξίδια ήταν το “Bongo-net” (Smith & Richardson 1977, Σχήμα 2.2). Το “Bongo-net” αποτελείται από δύο στεφάνια, με διάμετρο 60 cm το καθένα και νάιλον δίκτυα. Το “άνοιγμα ματιού” των δικτιών (mesh-size) ήταν 335- $\mu\text{m}$  ή 500- $\mu\text{m}$  και 250- $\mu\text{m}$  (Πίνακας 2.1). Το 500- $\mu\text{m}$  δίκτυ που χρησιμοποιήθηκε το 1993, αντικαταστάθηκε από δίκτυ μικρότερου ματιού στα υπόλοιπα ταξίδια, διότι διαπιστώθηκε αυξημένη διαφυγή (extrusion) των αβγών και ιχθυονυμφών του γαύρου απ’ το μάτι των 500- $\mu\text{m}$  (Somarakis et al. 1998).



**Σχήμα 2.2.** Ο δειγματολήπτης “Bongo-net”.

Σε κάθε σταθμό πραγματοποιήθηκε μια λοξή-διπλή σύρση (double-oblique tow) από την επιφάνεια έως περίπου 5 m πάνω από τον πυθμένα, ή, μέχρι τα 120 μέτρα στους βαθύτερους σταθμούς. Κατά τη διάρκεια της σύρσης η ταχύτητα του πλοίου ήταν σταθερή (2-2.5 κόμβοι) και η γωνία μεταξύ σύρματος δειγματολήπτη - κατακόρυφου περίπου 45°. Το βάθος στο οποίο βρισκόταν το Bongo μπορούσε να ελεγχθεί ανά πάσα στιγμή κατά τη διάρκεια της σύρσης, γιατί στο δειγματολήπτη είχε προσαρμοσθεί ένας ηλεκτρονικός αισθητήρας πίεσης, ο οποίος έστελνε ακουστικό σήμα σε κατάλληλο δέκτη-επεξεργαστή τοποθετημένο στη γέφυρα του πλοίου. Ο όγκος νερού που διήθησαν τα δίκτυα υπολογίστηκε για κάθε σταθμό απ’ τις ενδείξεις βαθμονομημένων (calibrated) ροόμετρων προσαρμοσμένων στις στεφάνες των δικτιών.

Τα δείγματα πλαγκτού μονιμοποιήθηκαν σε 10% ρυθμιστικό διάλυμα φορμόλης (βόρακας, PH: 8.5-9) για το δίκτυ των 250- $\mu\text{m}$  και 500- $\mu\text{m}$  ή σε 85% οινόπνευμα για το δίκτυ των 335- $\mu\text{m}$ . Ο χρόνος που μεσολαβούσε απ’ το τέλος σύρσης έως την τοποθέτηση του δείγματος στο συντηρητικό σημειωνόταν χωριστά για κάθε δείγμα. Το συντηρητικό ανανεωνόταν (αφαίρεση και τοποθέτηση νέου διαλύματος) 12-24 ώρες μετά τη μονιμοποίηση.

Η δειγματοληψία ιχθυοπλαγκτού συνοδεύτηκε από παράλληλη δειγματοληψία υδρογραφικών και συγκεκριμένα λήψη κατακόρυφων διατομών θερμοκρασίας, και αλατότητας. Χρησιμοποιήθηκε, για το σκοπό αυτό, ένα CTD (Conductivity-Temperature-Depth) συνεχούς καταγραφής (SBE9/11) σε όλους τους σταθμούς, αμέσως μετά το τέλος της σύρσης του Bongo. Οι μετρήσεις πραγματοποιήθηκαν με ρυθμό 24sec<sup>-1</sup> και στη συνέχεια υπολογίστηκε *in situ* ο μέσος όρος ανά sec. Πριν το ταξίδι, οι αισθητήρες του οργάνου είχαν βαθμονομηθεί στο Sea Bird Metrology Laboratory.

## 2.2. Γενική εργαστηριακή ανάλυση των δειγμάτων

Στο εργαστήριο, τα αβγά και οι ιχθυονύμφες των ψαριών διαχωρίστηκαν απ’ τους υπόλοιπους πλαγκτονικούς οργανισμούς με τη βοήθεια στερεοσκοπίου (sorting). Στη συνέχεια οι ιχθυονύμφες ταυτοποιήθηκαν σε επίπεδο είδους ή στη μικρότερη δυνατή ταξονομική κατηγορία. Μετρήθηκε ο συνολικός αριθμός των ατόμων ανά taxon και το μήκος (notochord ή standard length) σε όλα τα άτομα, ή, για:

- 30 τουλάχιστον λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες (yolk-sac larvae)
- 100 τουλάχιστον ιχθυονύμφες στο προκυρτωτικό στάδιο (preflexion larvae)
- 50 τουλάχιστον ιχθυονύμφες στο στάδιο της κύρτωσης (flexion larvae)
- 50 τουλάχιστον ιχθυονύμφες στο μετακυρτωτικό στάδιο (postflexion larvae).

Στη συνέχεια έγινε αναγωγή των κατανομών συχνοτήτων των μηκών ανά σταθμό/είδος στο συνολικό αριθμό ατόμων.

Τέλος, μετρήθηκε ο όγκος ζωοπλαγκτού (Zooplankton Displacement Volume) από το δίκτυ των 250- $\mu\text{m}$  για κάθε σταθμό και εκφράστηκε σαν όγκος (ml) ανά m<sup>2</sup> (ZDV). Η μέτρηση έγινε ως εξής: Το ζωοπλαγκτό τοποθετήθηκε σε ογκομετρικό κύλινδρο και προστέθηκε νερό έως συγκεκριμένο όγκο ( $V_t = 150\text{ml}$ ). Στη συνέχεια το πλαγκτό διηθήθηκε και μετρήθηκε ο όγκος του νερού μετά τη διήθηση ( $V_w$ ). Ο όγκος ζωοπλαγκτού ήταν ίσος με:  $V_t - V_w$ . Ο ZDV είναι ένας εύκολα μετρούμενος δείκτης της ποσότητας ζωοπλαγκτού και θεωρείται χονδρική εκτίμηση της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής (Smith & Richardson 1977).

Η κύρια βιβλιογραφία που χρησιμοποιήθηκε για τον προσδιορισμό του ιχθυοπλαγκτού ήταν η εξής: Aboussouan (1964), Ahlstrom et al. (1984), Arbault & Boutin (1968), Dekhnik & Sinykova (1964), Demir (1961, 1986), Divanach (1985), Ege (1930), Ehrenbaum (1904, 1905, 1936), Fage (1908, 1918, 1920), Fahay (1983), Fives (1986), Fraser & Muus (1965), Halbeisen (1988), Karrer (1984), Lo Bianco (1931) -Fauna e Flora del Golfo di Napoli-, Marinaro (1971), Nichols (1971), Petersen (1906), Re (1977), Roule & Angel (1930), Russel (1976), Schmidt (1905), Thomopoulos (1954, 1956).

Με εξαίρεση τα αβγά γαύρου, που χρησιμοποιήθηκαν στην εκτίμηση της παραγωγής αβγών (βλέπε παρακάτω), και ορισμένων άλλων ειδών (όπως *Sardinella aurita*, *Scomber japonicus*, *Mauroliticus muelleri*), τα αβγά των υπολοίπων Μεσογειακών ψαριών είναι ελάχιστα γνωστά και είναι δύσκολο να ταυτοποιηθούν. Περιγραφές αβγών υπήρχαν μόνο για το 42% των taxa που ταυτοποιήθηκαν ως ιχθυονύμφες στα δείγματα (Aboussouan 1990) και επιπλέον υπήρχαν μεγάλες επικαλύψεις, τόσο στη μορφολογία όσο και στις διαμέτρους (τα περισσότερα ήταν 0.8-1 mm) που δεν επέτρεπαν την ταυτοποίηση, παρά σε ελάχιστα taxa. Τέλος, πολλά είδη (π.χ. *Gobiidae*, *Chromis chromis* κ.α.) έχουν βενθικά αβγά παρόλο που οι ιχθυονύμφες τους είναι κυρίαρχα μέλη του ιχθυοπλαγκτού. Εστίασαμε λοιπόν την προσοχή μας στις ιχθυονύμφες παρά στο συνολικό ιχθυοπλαγκτό.

### 2.3. Καθορισμός της αφθονίας

Τα δεδομένα της αφθονίας εκφράστηκαν ως αριθμοί ανά τετραγωνικό μέτρο επιφάνειας της θάλασσας:

$$n_j = \frac{c_j z_j}{v_j}$$

όπου  $n_j$  : ο αριθμός ατόμων στο σταθμό  $j$  κάτω από ένα  $m^2$  επιφάνειας της θάλασσας.

$c_j$  : ο αριθμός ατόμων στο σταθμό  $j$ ,

$z_j$  : το βάθος σύρσης (m) στο σταθμό  $j$ , και

$v_j$  : ο όγκος νερού που διήθησε το δίκτυο ( $m^3$ ) στο σταθμό  $j$ .

### 2.4. Ανάλυση υδρολογικών δεδομένων

Αρχικά, τα δεδομένα από το CTD φιλτραρίστηκαν κατάλληλα (forward and backward low pass filter) και στη συνέχεια υπολογίστηκε ο μέσος όρος της θερμοκρασίας ( $^{\circ}C$ ), αλατότητας (psu) και της πυκνότητας ( $\sigma_t$ ), ανά μέτρο βάθους.

Μετά την προκαταρκτική ανάλυση των καθέτων διατομών κάθε σταθμού, υπολογίστηκε ο μέσος όρος θερμοκρασίας, αλατότητας και πυκνότητας στα 0-40m, αφού διαπιστώθηκε ότι σε όλα τα ταξίδια/σταθμούς, το βάθος του θερμοκλινούς ήταν κατά κανόνα <40m. Η θερμοκρασία και αλατότητα στα 0-40m θεωρήθηκε ενδεικτική των γενικών μεταβολών των ανωτέρων στρωμάτων της στήλης νερού που σχετίζονται με την εποχικότητα (π.χ. θέρμανση υδάτων εξαιτίας του καλοκαιριού) (Laprise & Pepin 1995).

### 2.5. Ανάλυση ιχθυονυμφικών συναθροίσεων

Χρησιμοποιήθηκαν πολυπαραγοντικές μέθοδοι που περιγράφονται με λεπτομέρεια στους Kruskal & Wish (1978), Field et al. (1982) και Clarke & Warwick (1994).

#### 2.5.1. Μεταξύ των ετών διακύμανση στη δομή των συναθροίσεων

Για κάθε ταξίδι (έτος) πραγματοποιήθηκε αρχικά σύγκριση των σταθμών δειγματοληψίας για να καθοριστούν περιοχές με παρόμοια ταξονομική σύσταση. Ο πίνακας ειδών-σταθμών, με τις τιμές αφθονίας (αριθμοί ατόμων/ $m^2$ ) αναλύθηκε πρώτα με Ομαδοποίηση (cluster analysis) και στη συνέχεια με Μη-Μετρική Πολυδιάστατη Διαβάθμιση (non-metric multidimensional scaling [NMDS] ordination). Τα δεδομένα μετασχηματίστηκαν με λογαρίθμιση ( $\log_{10}[x+1]$ ) και εφαρμόστηκε η μέθοδος της ιεραρχικής συσσωρευτικής ομαδοποίησης (hierarchical agglomerative clustering). Χρησιμοποιήθηκε ο δείκτης ομοιότητας Bray-Curtis (Bray-Curtis similarity index) που δίνεται από τον τύπο:

$$S_{jk} = 100(1 - \delta_{jk})$$



όπου  $\delta_{jk}$  είναι η ανομοιότητα μεταξύ των σταθμών  $j$  και  $k$  που υπολογίζεται ως εξής:

$$\delta_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^s |Y_{ij} - Y_{ik}|}{\sum_{i=1}^s (Y_{ij} + Y_{ik})}$$

όπου  $s$  : ο αριθμός των taxa  
 $Y_{ij}$  : η αφθονία του taxon  $i$  στο σταθμό  $j$ , και  
 $Y_{ik}$  : η αφθονία του taxon  $i$  στο σταθμό  $k$

Ο δείκτης Bray-Curtis παρουσιάζει το πλεονέκτημα ότι μένει ανεπηρέαστος από το μεγάλο αριθμό μηδενικών παρατηρήσεων (Field et al. 1982). Σε συνδυασμό με το δείκτη Bray-Curtis χρησιμοποιήθηκε η τεχνική σύνδεσης των μέσων όρων (group average linkage).

Τέλος, ο ίδιος δείκτης χρησιμοποιήθηκε για την κατάταξη των σταθμών με τη μέθοδο NMDS, που θεωρείται μια από τις ισχυρότερες τεχνικές κατάταξης (ordination techniques), ιδιαίτερα όταν τα δεδομένα χαρακτηρίζονται από μεγάλο αριθμό μηδενικών παρατηρήσεων (Field et al. 1982, Gray et al. 1988).

Οι τιμές που προέκυψαν απ' την κατάταξη NMDS (scores) συγκρίθηκαν με μια σειρά χωρικών και περιβαλλοντικών παραμέτρων με ανάλυση πολλαπλής παλινδρόμησης και σκοπό να καθοριστεί ποιες από τις παραμέτρους αυτές σχετίζεται με την κατανομή των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων. Οι παράμετροι που συγκρίθηκαν ήταν:

- Γεωγραφικό πλάτος (LAT)
- Γεωγραφικό μήκος (LON)
- Απόσταση από την ακτή (Dist)
- Βάθος (D)
- Όγκος ζωοπλαγκτού (ZDV)
- Επιφανειακή θερμοκρασία, 5m (T5)
- Επιφανειακή αλατότητα, 5m (S5)
- Θερμοκρασία 0-40m (T40)
- Αλατότητα 0-40m (S40)

**Η ανάλυση της πολλαπλής παλινδρόμησης περιλάμβανε τη θεώρηση καθενός απ' τις παραπάνω παραμέτρους σαν εξαρτημένης μεταβλητής και τις βαθμολογίες κατάταξης (ordination scores) στους δύο άξονες (οι οποίες αποτελούν τη σύνοψη των οικολογικών δεδομένων) σαν ανεξάρτητες μεταβλητές. Δηλαδή:**

$$P = a + b_x x + b_y y,$$

όπου  $b_x$  και  $b_y$  : συντελεστές παλινδρόμησης,  
 $x$  και  $y$  : οι τιμές κατάταξης στους δύο άξονες (NMDS),  
 $P$  : υπό εξέταση παράμετρος

Η κατεύθυνση (φορέας) μέγιστης συσχέτισης της ευθείας παλινδρόμησης σχηματίζει γωνία  $\varphi_r$  με τον άξονα  $r$ . Το συνημίτονο κατεύθυνσης (direction cosine ή regression weight),  $c_r$ , της γωνίας αυτής δίδεται απ' την εξίσωση (Kruskal & Wish 1978):

$$c_r = b_r / \sqrt{b_1^2 + b_2^2 + \dots + b_m^2}$$

όπου  $b_1, b_2, \dots, b_m$  είναι οι συντελεστές παλινδρόμησης του μοντέλου  $a + b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_m x_m$  και  $m$  ο αριθμός των ανεξάρτητων μεταβλητών.

Στη συγκεκριμένη περίπτωση τα συνημίτονα κατεύθυνσης ήταν:

$$c_x = \frac{b_x}{\sqrt{b_x^2 + b_y^2}} \quad \text{και} \quad c_y = \frac{b_y}{\sqrt{b_x^2 + b_y^2}}$$

Με βάση τα συνημίτονα αυτά, προβλήθηκαν οι ευθείες παλινδρόμησης πάνω στο διάγραμμα NMDS.

Η αντίστροφη ανάλυση των δεδομένων αφθονίας (inverse analysis) για τον καθορισμό των ομοιοτήτων μεταξύ των διαφορετικών taxa περιελάμβανε, επίσης, τη μέθοδο της ιεραρχικής συσσωρευτικής ομαδοποίησης, με χρήση του δείκτη ομοιότητας Bray-Curtis και της τεχνικής σύνδεσης των μέσων όρων. Δε χρησιμοποιήθηκαν τα σπάνια είδη (συχνότητα παρουσίας <10% σε περισσότερα

από δύο ταξίδια), ενώ προηγήθηκε τυποποίηση των δεδομένων σύμφωνα με τη σχέση (Clarke & Warwick 1994):

$$Y_{ij} = X_{ij} / \sum_{j=1}^n X_{ij}$$

όπου  $X_{ij}$  : η αφθονία του είδους  $i$  στο σταθμό  $j$ ,  
 $Y_{ij}$  : η αντίστοιχη τυποποιημένη τιμή,  
 $n$  : ο αριθμός των σταθμών

Για τον καλύτερο έλεγχο της ύπαρξης διαφορών στην αφθονία των taxa μεταξύ των ετών υπολογίστηκαν τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης των μέσων με αυτοδύναμη μέθοδο (bootstrap) (Thorold & McKinnon 1995) που περιλάμβανε 1000 επαναλήψεις. Μέσοι όροι των οποίων τα διαστήματα εμπιστοσύνης δεν επικαλύπτονται είναι διαφορετικοί (Sokal & Rohlf 1981). Μια προκαταρκτική ανάλυση έδειξε ότι οι διαφορές μεταξύ των ετών στην ένταση δειγματοληψίας δεν επηρέαζε σημαντικά τα αποτελέσματα.

### 2.5.2. “Μέση” δομή και κατανομή των συναθροίσεων

Η εποχικότητα μπορεί να έχει σημαντική επίδραση στην πολυπαραγοντική ανάλυση του ιχθυοπλαγκτού με αποτέλεσμα να αποκρύπτονται άλλοι παράγοντες που πιθανόν να συμβάλλουν στην κατανομή του ιχθυοπλαγκτού (Sabates 1990a). Για το λόγο αυτό πραγματοποιήθηκε μια επιπλέον ανάλυση, αυτή της “μέσης δομής και κατανομής των συναθροίσεων”, με δεδομένα τις μέσες τιμές αφθονίας των taxa για τα τέσσερα έτη ανά σταθμό. Χρησιμοποιήθηκαν μόνο τα επικρατή είδη (βλέπε παραπάνω) και οι σταθμοί στους οποίους έγινε δειγματοληψία τουλάχιστον τρεις φορές.

Οι ομάδες σταθμών που προέκυψαν απ’ την ανάλυση αυτή αναλύθηκαν περαιτέρω για να καθοριστούν τα ενδεικτικά τους είδη, δηλαδή τα είδη που χαρακτηρίζουν κάθε ομάδα με βάση την αφθονία (abundance indicator species). Υπολογίστηκαν και συγκρίθηκαν τα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης (bootstrapped) για κάθε taxon σε κάθε Ομάδα σταθμών.

## 2.6. Παραγωγή αβγών γαύρου

### 2.6.1. Διαχωρισμός των αβγών σε στάδια εμβρυονικής ανάπτυξης

Τα αβγά του γαύρου χωρίστηκαν σε στάδια εμβρυονικής ανάπτυξης, σύμφωνα με τους Moser & Ahlstrom (1985). Μετρήθηκε ο μεγάλος και μικρός άξονας για τουλάχιστον 10 αβγά από κάθε σταθμό, ή, για όλα, στην περίπτωση που ο αριθμός τους δεν ξεπερνούσε τα 10. Ο χωρισμός των αβγών σε στάδια βασίζεται σε μορφολογικά κριτήρια από την ακολουθία των αλλαγών που λαμβάνουν χώρα κατά την εμβρυογένεση (Σχήμα 2.3). Ο χωρισμός κατά Moser & Ahlstrom (1985) συμπίπτει με αυτόν του Regner (1985) (αν και οι περιγραφές τους για τα στάδια VII-IX είναι διαφορετικές) με την εξαίρεση ότι τα στάδια X και XI, έχουν ενοποιηθεί από το Regner σε ένα (X). Παρακάτω περιγράφονται τα στάδια ανάπτυξης των αβγών (Σχήμα 2.3):

#### Περιγραφή των σταδίων εμβρυονικής ανάπτυξης

**ΣΤΑΔΙΟ I.** Η κυτταρική διαίρεση δεν έχει ακόμα αρχίσει. Το κυτταρόπλασμα, σε άθικτα αβγά, εμφανίζεται σαν ένα σαφές ημισφαίριο στον ένα πόλο (ζωικός πόλος), που εύκολα ξεχωρίζει από τη μάζα της λεκίθου, η οποία και είναι κατετμημένη (segmented).

**ΣΤΑΔΙΟ II.** Το στάδιο αρχίζει με τη διαίρεση του ενός κυττάρου σε δύο κύτταρα ή βλαστομερίδια. Η αρχή της πρώτης κυτταρικής διαίρεσης γίνεται αντιληπτή απ’ την εμφάνιση ενός αυλακιού στη μέση του κυτταροπλάσματος που συνήθως, κατά μήκος του εμφανίζονται δομές σαν φυσαλίδες και οι οποίες βοηθούν στην αναγνώριση της αρχής του σταδίου. Η δεύτερη διαίρεση είναι κάθετη στην πρώτη και ακολουθεί σειρά από επόμενες διαιρέσεις, κατά τις οποίες τα βλαστομερίδια γίνονται όλο και μικρότερα και δυσκολότερο να διακριθούν το ένα απ’ το άλλο.

**ΣΤΑΔΙΟ III.** Η αρχή του σταδίου ορίζεται απ’ την εμφάνιση της κοιλότητας κατάτμησης (segmentation cavity), που στα αβγά των τελεόστεων είναι ο χώρος που σχηματίζεται ανάμεσα στο βλαστόδισκο και τη μάζα της λεκίθου κατά τα τελευταία στάδια της βλαστιδίωσης. Δεδομένου ότι στα συντηρημένα αβγά γαύρου η εμφάνιση της κοιλότητας κατάτμησης είναι δύσκολο να ανιχνευθεί, η αρχή του σταδίου ορίζεται βάσει της εμφάνισης του βλαστοδέρματος και συγκεκριμένα, όταν το τελευταίο έχει την εμφάνιση μάλλον ιστού παρά συλλογής ξεχωριστών κυττάρων, θεωρούμε ότι η ανάπτυξη βρίσκεται στην αρχή του σταδίου III. Το στάδιο αυτό συμπίπτει με την αρχή της γαστριδίωσης. Η παρυφή του

βλαστοδέρματος παχαίνει ελαφρώς και ονομάζεται βλαστικός δακτύλιος (germ ring). Στην περιοχή του βλαστικού δακτυλίου η πάχυνση εκτείνεται προς τα μέσα για να σχηματίσει την εμβρυονική ασπίδα (embryonic shield), η οποία και ορίζει το μελλοντικό άξονα του εμβρύου. Η γαστριδίωση λαμβάνει χώρα με τον επί πλέον πολλαπλασιασμό και την προς τα κάτω κίνηση κυττάρων στην περιοχή του βλαστικού δακτυλίου με μια διαδικασία γνωστή σαν επιβολή (epiboly). Ταυτόχρονα, πολλαπλασιασμός και προς τα μέσα μετανάστευση κυττάρων (emboly) απ' την παρυφή την εμβρυονικής ασπίδας παράγουν τα κυτταρικά στρώματα του πρωτοεμβρύου, που θα σχηματίσουν μελλοντικά τα όργανα. Στο τέλος του σταδίου III, ο βλαστικός δακτύλιος έχει προχωρήσει προς τα κάτω κατά το ένα τρίτο της μάζας της λεκίθου και η αμφίπλευρη φύση του πρωτοεμβρύου είναι εμφανής.

ΣΤΑΔΙΟ IV. Στην αρχή του σταδίου αυτού ο βλαστικός δακτύλιος περικλείει την μάζα της λεκίθου κατά το ένα τρίτο του μήκους της και το έμβρυο αρχίζει να σχηματίζεται στην κεντρική περιοχή της εμβρυονικής ασπίδας. Στο τέλος του σταδίου ο βλαστικός δακτύλιος έχει καλύψει τη λεκίθου κατά τα δύο τρίτα του μήκους της και η κεφαλική περιοχή του εμβρύου γίνεται εμφανής.

ΣΤΑΔΙΟ V. Το στάδιο αυτό διαρκεί έως το κλείσιμο του βλαστοπόρου (closure of the blastopore) και την πλήρη κάλυψη της λεκίθου απ' το κυτταρικό περίβλημα του εμβρύου. Χαρακτηρίζεται απ' την εμφάνιση των πρώτων σωματιών στην κεντρική περιοχή του εμβρυονικού άξονα, ανάπτυξη της νωτοχορδής και διαφοροποίηση των οπτικών κυστιδίων απ' τον εγκέφαλο.

ΣΤΑΔΙΟ VI. Αρχίζει με το κλείσιμο του βλαστοπόρου και τελειώνει όταν η ουρά αρχίζει να διαχωρίζεται απ' τη μάζα της λεκίθου. Στο στάδιο αυτό αρχίζει να διαφοροποιείται ο εγκέφαλος και σχηματίζονται οι απαρχές των οφθαλμικών φακών.

ΣΤΑΔΙΟ VII. Το στάδιο αυτό τελειώνει όταν η ελεύθερη απ' τη μάζα της λεκίθου ουρά έχει μήκος ίσο με το μισό του μήκους του κεφαλιού (απ' το άκρο του ρύγχους έως το τέλος του εγκεφάλου). Στο στάδιο αυτό εμφανίζεται το πρωτοπτερύγιο (finfold).

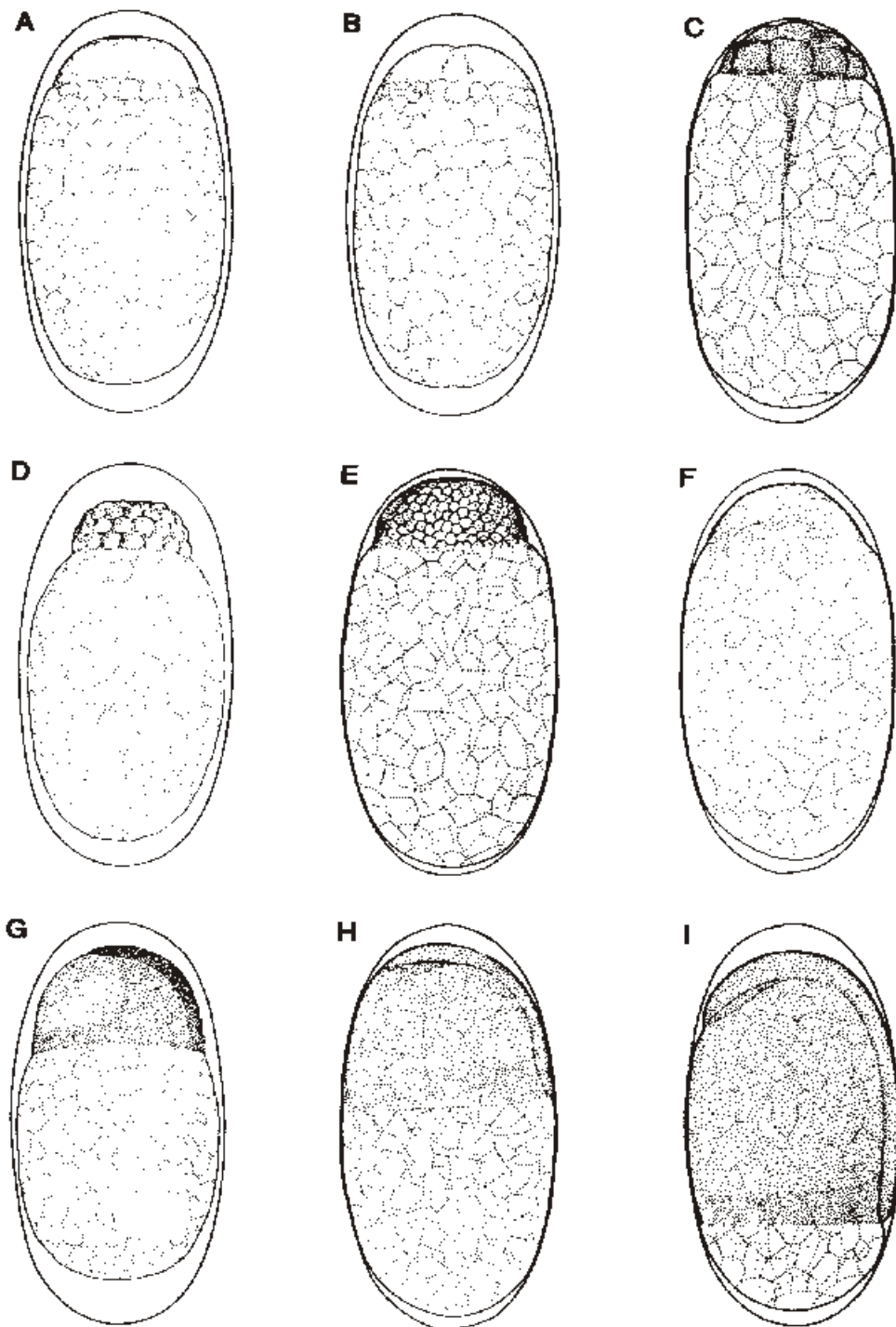
ΣΤΑΔΙΟ VIII. Στο τέλος του σταδίου αυτού η ελεύθερη ουρά έχει μήκος ίσο με αυτό του κεφαλιού και εκτείνεται κατά το ένα τέταρτο του μήκους του λεκιθικού σάκου. Απ' το στάδιο αυτό και έπειτα η ουρά αρχίζει να κάμπτεται λιγότερο ή περισσότερο μακριά απ' τον άξονα του σώματος και απαιτείται εμπειρία για τον καθορισμό του σχετικού της μήκους ως προς το μήκος του λεκιθικού σάκου.

ΣΤΑΔΙΟ IX. Στο τέλος του σταδίου αυτού το μήκος της ελεύθερης ουράς είναι ίσο με το μισό του μήκους της λεκίθου.

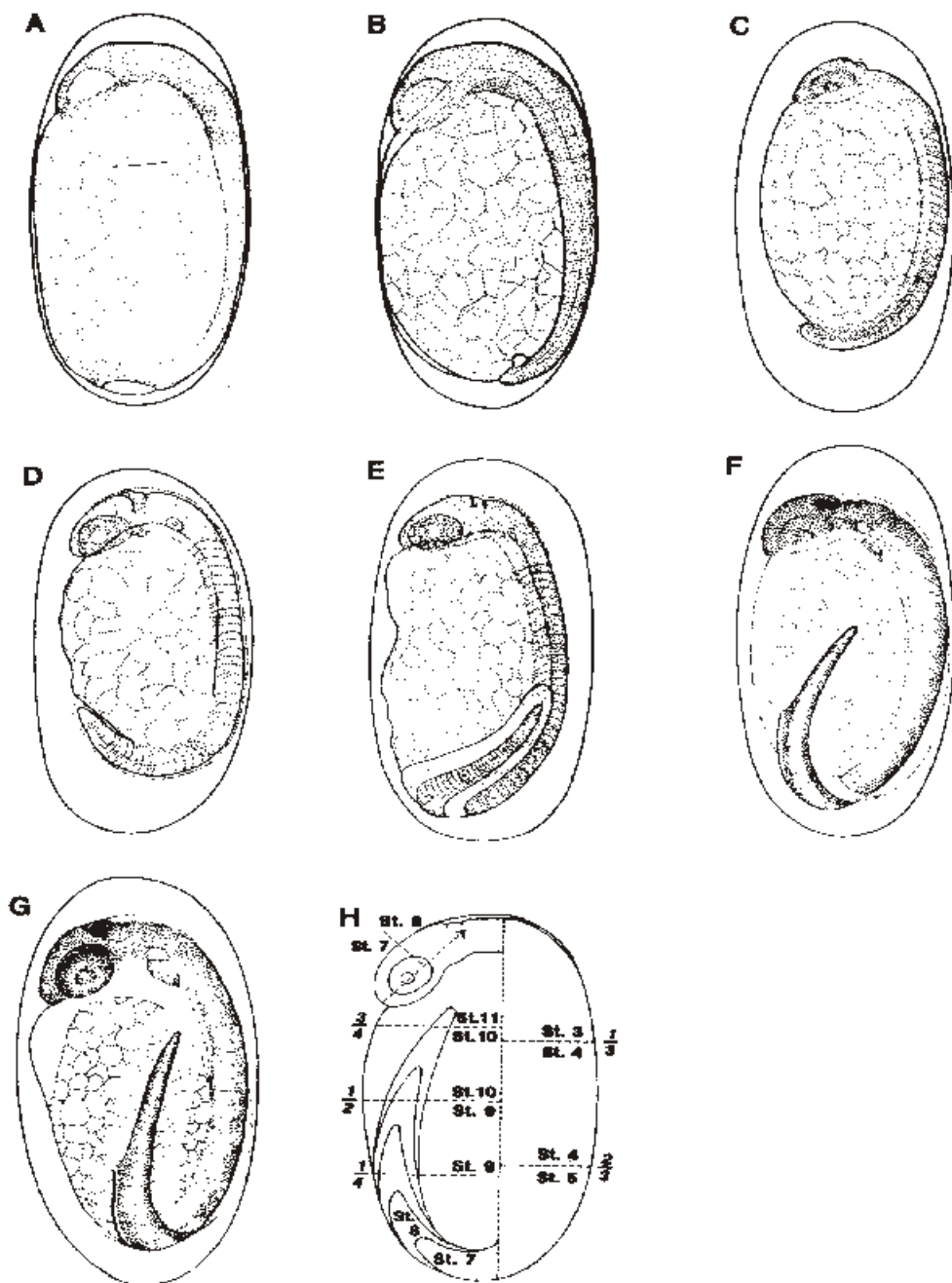
ΣΤΑΔΙΟ X. Στο τέλος του σταδίου αυτού το μήκος της ελεύθερης ουράς είναι ίσο με τα τρία τέταρτα του μήκους της λεκίθου.

ΣΤΑΔΙΟ XI. Είναι το τελευταίο στάδιο πριν την εκκόλαψη, που το μήκος της ελεύθερης ουράς είναι μεγαλύτερο απ' τα δύο τρίτα του μήκους του λεκιθικού σάκου.

Νεκρά-Αλλοιωμένα αβγά. Ένας, άλλοτε μεγάλος και άλλοτε μικρός αριθμός αβγών σε ορισμένα δείγματα, παρουσιάζουν κάποιο, μεγαλύτερο ή μικρότερο, βαθμό αλλοίωσης. Ωστόσο, δεν είναι δυνατό να διαπιστώσουμε αν αυτή η αλλοίωση οφείλεται σε μηχανικά τραύματα κατά τη σύρση, στη συντήρηση, ή, σε θνησιμότητα πριν τη συλλογή, ή, τέλος, σ' ένα συνδυασμό αυτών των παραγόντων (Moser & Ahlstrom 1985). Το πιθανότερο είναι ότι τα αβγά αυτά δεν ήταν νεκρά στη θάλασσα, αλλά καταστράφηκαν κατά τη διαδικασία συλλογής και συντήρησης (Smith 1973, Regner 1985). Για το λόγο αυτό δεν θεωρήθηκαν ως νεκρά. Σε γενικές γραμμές, η απόδοση σταδίων σε τέτοια αβγά δεν παρουσίασε ιδιαίτερο πρόβλημα με την εξαίρεση ίσως της διάκρισης μεταξύ σταδίου III και IV.



**Σχήμα 2.3.** Στάδια των αβγών του γαύρου (Από Moser & Ahlstrom 1985). Α. Στάδιο Ι. Β. Στάδιο ΙΙ (2 κύτταρα). Γ. Στάδιο ΙΙ (16 κύτταρα). Δ. Στάδιο ΙΙ ("mulberry"). Ε. Στάδιο ΙΙ (όψιμο). Σ. Στάδιο ΙΙΙ (μέση). Ζ. Στάδιο ΙΙΙ (όψιμο). Η. Στάδιο ΙV (μέση). Θ. Στάδιο V (μέση).



**Σχήμα 2.3. (συνέχεια).** Στάδια των αβγών του γαύρου (Από Moser & Ahlstrom 1985). Α. Στάδιο V (όψιμο). Β. Στάδιο VI. C. Στάδιο VII. D. Στάδιο VIII. E. Στάδιο IX. F. Στάδιο X. G. Στάδιο XI. Η. Διάγραμμα που δείχνει τη σχέση της επιβολής και του μήκους της ουράς με το εμβρυονικό στάδιο: Στη δεξιά πλευρά φαίνεται το κλάσμα της λεκίθου που καλύπτεται απ' το βλαστόδερμα κατά τα στάδια III, IV και V. Στην αριστερή πλευρά φαίνονται οι αναλογίες μήκους ουράς/μήκους κεφαλιού που καθορίζουν τα στάδια VII και VIII και οι αναλογίες μήκος ουράς/μήκος λεκίθου που καθορίζουν τα στάδια IX, X και XI.

### 2.6.2. Κατανομή και αφθονία των αβγών γαύρου

Οι τιμές αφθονίας των αβγών σε σχέση με τις αντίστοιχες διαφόρων χωρικών (π.χ. γεωγραφικό μήκος, βάθος) και περιβαλλοντικών (π.χ. θερμοκρασία, ζωοπλαγκτό) παραμέτρων δεν κατανομούνται τυχαία. Το ερώτημα ήταν αν υπήρχε κάποια τάση συγκέντρωσης των αβγών (δηλ. της ωοτοκίας) σε συγκεκριμένες τιμές των παραμέτρων, καθώς και ποιες ήταν αυτές οι τιμές. Για το σκοπό αυτό χρησιμοποιήθηκε η μέθοδος των Perry & Smith (1994) και συγκεκριμένα συγκρίθηκαν η αθροιστική συνάρτηση της δειγματοληπτικής κατανομής (cumulative distribution function) κάθε παραμέτρου (CDF) με την αθροιστική συνάρτηση της κατανομής της αφθονίας των αβγών. Με τον τρόπο αυτό διαπιστώθηκε αν τα αβγά τείνουν να κατανομούνται τυχαία στις διάφορες τιμές, π.χ. της θερμοκρασίας, ή, αν τείνουν να συγκεντρώνονται σε μεγαλύτερες ή μικρότερες τιμές. Η μέθοδος αυτή έχει το πλεονέκτημα ότι είναι μη παραμετρική δηλαδή, δεν είναι απαραίτητη η θεώρηση κάποιας στατιστικής κατανομής της αφθονίας ή των παραμέτρων.

Κατ' αρχήν τα δεδομένα κάθε ταξιδιού στρωματοποιήθηκαν (poststratification) σε τρεις ζώνες βάθους (<50m, 50-150m, >150m) και σε κάθε στρώμα (stratum) υπολογίστηκε η έκταση την οποία καλύπτει. Για την εξέταση όλων των ετών μαζί, τα δεδομένα στρωματοποιήθηκαν σε σχέση με το βάθος και τη δειγματοληψία (4 έτη x 3 ζώνες βάθους = 12 στρώματα).

Εξετάστηκαν οι εξής παράμετροι: γεωγραφικό μήκος (LON), γεωγραφικό πλάτος (LAT), βάθος (D), απόσταση από την ακτή (Dist), όγκος ζωοπλαγκτού (ZDV), επιφανειακή θερμοκρασία (T5), μέση θερμοκρασία 0-40m (S40), επιφανειακή αλατότητα (S5) και μέση αλατότητα 0-40m (S40).

Υπολογίστηκε η CDF (%),  $f(t)$ , για κάθε παράμετρο  $x$ , ως ακολούθως:

$$f(t) = 100 \frac{\sum_{h=1}^L \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h I}{n_h}}{\sum_{h=1}^L \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h}{n_h}} \quad \text{όπου } I = \begin{cases} 1, x_{hi} \leq t \\ 0, x_{hi} > t \end{cases}$$

όπου  $t$ : το επίπεδο της παραμέτρου,  $A_h$ : η έκταση του στρώματος  $h$ ,  $n_h$ : ο αριθμός σταθμών στο στρώμα  $h$ ,  $x_{hi}$ : τιμή της παραμέτρου στον σταθμό δειγματοληψίας  $i$  στο στρώμα  $h$ , και  $L = 0$  αριθμός των στρωμάτων. Τα επίπεδα ( $t$ ) ορίστηκαν ανά: LON = 0.02°, LAT = 0.05°, D = 10m, Dist = 1ναυτ.μίλι, ZDV = 1ml/m<sup>2</sup>, T5 και T40 = 0.2°C, S5 και S40 = 0.05 ‰.

Η CDF,  $g(t)$ , για τα αβγά υπολογίστηκε με ανάλογο τρόπο:

$$g(t) = 100 \frac{\sum_{h=1}^L \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h}{n_h} y_{hi} I}{\sum_{h=1}^L \sum_{i=1}^{n_h} \frac{A_h}{n_h} y_{hi}} \quad \text{όπου } I = \begin{cases} 1, x_{hi} \leq t \\ 0, x_{hi} > t \end{cases}$$

όπου  $y_{hi}$ : η αφθονία των αβγών στο σταθμό  $i$  στο στρώμα  $h$  (Swain & Krammer 1995). Η συνάρτηση  $g(t)$  είναι ουσιαστικά η συνάρτηση  $f(t)$  σταθμισμένη με την αφθονία αβγών σε κάθε σταθμό.

Η σύγκριση της κατανομής κάθε παραμέτρου με την αφθονία των αβγών έγινε με υπολογισμό του δείκτη:

$$S = \sum_{t=1}^t |f(t) - g(t)|$$

για κάθε έτος ξεχωριστά και για όλα τα έτη μαζί. Ο δείκτης  $S$  συγκρίνει τη μέση “διαθέσιμη” τιμή της παραμέτρου με τη μέση τιμή της παραμέτρου που συγκεντρώνονται τα αβγά. Θετικές τιμές του δείκτη υποδηλώνουν ότι τα αβγά τείνουν να συγκεντρώνονται στις υψηλές τιμές της παραμέτρου, ενώ αρνητικές τιμές ότι συγκεντρώνονται στις χαμηλές τιμές. Για τον έλεγχο της σημαντικότητας της τάσης υπολογίστηκε η ελεγχοσυνάρτηση (test statistic):

$$D = \max |f(t) - g(t)|$$

δηλαδή, η μέγιστη απόλυτη κάθετη απόσταση των δύο συναρτήσεων. Το  $D$  υπολογίστηκε αρχικά για τις παρατηρούμενες τιμές. Στη συνέχεια, οι τιμές ανακατεύτηκαν τυχαία και υπολογίστηκε εκ νέου, το  $D$  (προσομοίωση Monte Carlo). Η διαδικασία επαναλήφθηκε 5000 φορές για κάθε έλεγχο. Καθορίστηκε τέλος η ποσότητα  $N$ , δηλ. πόσες φορές το  $D$  ήταν ίσο ή μεγαλύτερο απ' αυτό των παρατηρούμενων τιμών και υπολογίστηκε η πιθανότητα  $P = N/5000$  (Perry & Smith 1994, Swain & Krammer 1995). Αν  $P < 0.05$  απορρίπτεται η μηδενική υπόθεση (ότι τα αβγά κατανομούνται τυχαία σε σχέση με την παράμετρο) και εξετάζουμε το  $S$  για να δούμε αν τα αβγά τείνουν να συγκεντρώνονται σε μεγαλύτερες ή μικρότερες τιμές της παραμέτρου.

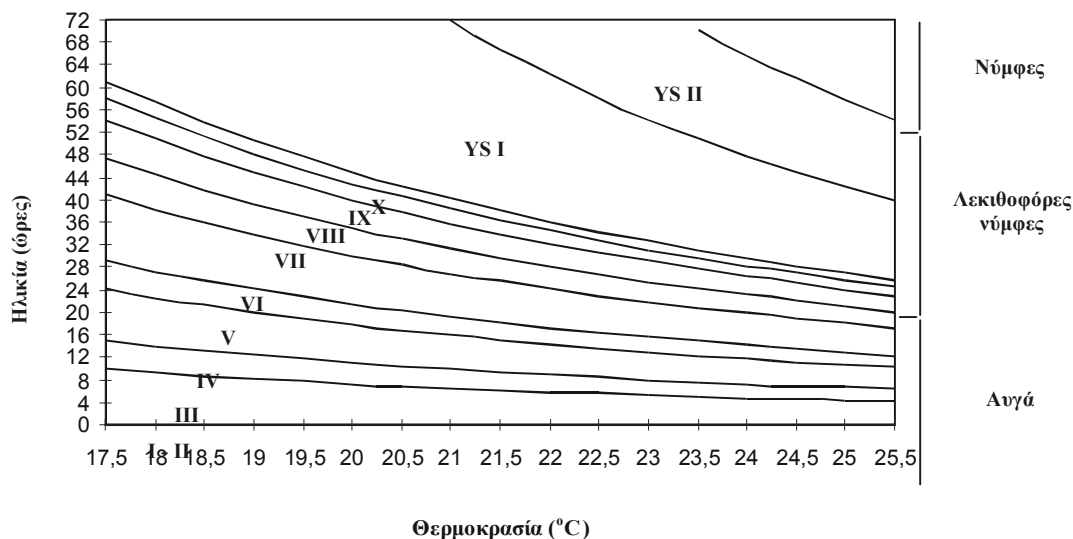
### 2.6.3. Απόδοση ηλικίας στα αβγά

Η απόδοση ηλικίας στα αβγά (ageing) είναι απαραίτητη για την εκτίμηση της θνησιμότητας (βλέπε παρακάτω). Η διαδικασία απαιτεί: (α) γνώση του ημερησίου κύκλου ωοτοκίας και (β) γνώση της επίδρασης της θερμοκρασίας στο ρυθμό διαφοροποίησης. Γενικά, η απόδοση ηλικίας είναι σχετικά εύκολη όταν η ωοτοκία λαμβάνει χώρα σε ένα βραχύχρονο διάστημα κατά τη διάρκεια της ημέρας και επιπλέον, η διάρκεια των σταδίων εμβρυονικής ανάπτυξης είναι μικρότερη από 24 ώρες. Τα βήματα που ακολουθήσαμε αναλύονται απ' τους Stauffer & Picquelle (1985).

Σαν ώρα μέγιστης ωοτοκίας, η αλλιώς, θεωρούμενη ώρα έναρξης της εμβρυονικής ανάπτυξης, ορίστηκαν τα μεσάνυκτα (00:00), βάσει δεδομένων της παρούσας μελέτης, παρελθόντων παρατηρήσεων (Σωμαράκης 1993, Somarakis & Tsimenides 1997) και βιβλιογραφικών αναφορών (Palomera & Pertierra 1993, Motos 1996). Συγκεκριμένα, η ώρα μέγιστης ωοτοκίας καθορίζεται από την ώρα της ημέρας κατά την οποία εμφανίζονται τα προσφάτως γονιμοποιημένα αβγά στο πλαγκτό (Στάδιο I και II) και από παρατηρήσεις της αναπαραγωγικής συμπεριφοράς και ιστολογικής εμφάνισης των γονάδων των ενηλίκων (π.χ. ώρες εμφάνισης θηλυκών με γονάδες σε κατάσταση ενυδάτωσης ή με νέα κενά ωοθηλάκια -new postovulatory follicles).

Για την ορθή απόδοση της ηλικίας, απαιτείται η ύπαρξη μιας κλειδιά “σταδίου/θερμοκρασίας/ηλικίας” (Lo 1985a), δηλαδή, θα πρέπει να είναι γνωστές οι καμπύλες διάρκειας των εμβρυονικών σταδίων και η μέση ηλικία τους, συναρτήσει της θερμοκρασίας. Τότε μπορεί να εκτιμηθεί ο χρόνος (ή ηλικία) απ' τη γονιμοποίηση έως την ώρα συλλογής των αβγών, δεδομένων του σταδίου εμβρυονικής ανάπτυξης και της θερμοκρασίας επώασης. Ως θερμοκρασία επώασης θεωρήθηκε η επιφανειακή θερμοκρασία (5m), γιατί τα έμβρυα του γαύρου κατανέμονται κατά κανόνα πάνω απ' το θερμοκλινές (Palomera 1991).

Οι καμπύλες διάρκειας των εμβρυονικών σταδίων συναρτήσει της θερμοκρασίας έχουν εκτιμηθεί πειραματικά από το Regner (1985) (Σχήμα 2.4). Πρόσφατα εκτιμήθηκαν και από Βάσκους ερευνητές (Dr. Lorenzo Motos [AZTI, San Sebastian] -προσωπική επικοινωνία). Οι τελευταίοι έχουν εισάγει την κλειδα σταδίου/θερμοκρασίας/ηλικίας στο λογισμικό STAGEAGE (Lo 1985a), για την αυτοματοποιημένη απόδοση ηλικίας στα αβγά του *E. encrasicolus* και για θερμοκρασίες από 13 έως 22.5°C. Στην παρούσα μελέτη, η απόδοση ηλικίας πραγματοποιήθηκε τόσο με το πρόγραμμα STAGEAGE, αλλά και χωρίς τη χρησιμοποίηση του προγράμματος (manually), λαμβάνοντας τα ίδια αποτελέσματα.



**Σχήμα 2.4.** Καμπύλες Ηλικίας-Θερμοκρασίας στο τέλος του κάθε σταδίου ανάπτυξης των αβγών (Στάδια I έως X) και των λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών (Στάδια YS-I και YS-II). Οι καμπύλες κατασκευάστηκαν βάσει των εξισώσεων του Regner (1985).

Στην περίπτωση που η ωοτοκία λαμβάνει χώρα συγκεκριμένη ώρα (ή σε στενό χρονικό διάστημα στη διάρκεια του εικοσιτετραώρου), όπως στην περίπτωση του γαύρου και των άλλων κλουπεοειδών, η κατανομή των αβγών ενός δείγματος σε διαφορετικά στάδια εμβρυονικής ανάπτυξης, χαρακτηρίζεται από διακριτές ομάδες γειτονικών σταδίων, που αντιστοιχούν σε ωοτοκίες διαφορετικών ημερών. Ωστόσο,

όταν οι θερμοκρασίες είναι χαμηλές, οπότε και η διάρκεια των σταδίων μεγαλύτερη, η σαφής διάκριση διαφορετικών ομάδων αβγών παύει να είναι καθαρή και παρουσιάζονται σοβαρές επικαλύψεις. Το γεγονός αυτό είναι ιδιαίτερα έντονο στα όψιμα στάδια, στα οποία η απόδοση ηλικίας γίνεται με μικρότερη ακρίβεια. Πιο συγκεκριμένα, όσο μεγαλύτερος είναι ο χρόνος επώασης τόσο μεγαλύτερη είναι η διακύμανση στο ρυθμό ανάπτυξης, αλλά επίσης και στην περιβαλλοντική θερμοκρασία (Stauffer & Picquelle 1985). Στις δειγματοληψίες της παρούσας μελέτης οι θερμοκρασίες ήταν κατά κανόνα υψηλές, ωστόσο, σ' αυτή την περίπτωση παρουσιάζεται ένα άλλο είδος πρόβλημα: Το στάδιο του αβγού διαρκεί ελάχιστα (Σχήμα 2.4), γεγονός που δυσχεραίνει την εκτίμηση της θνησιμότητας (Hunter & Lo 1997, Somarakis & Tsimenides 1997). Εναλλακτικά, για τη βελτίωση των εκτιμήσεων θνησιμότητας θα μπορούσαν συμπεριληφθούν τα δεδομένα των λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών και συγκεκριμένα να ενοποιηθούν με τα δεδομένα των αβγών και να εκτιμηθεί η συνολική εμβρυϊκή θνησιμότητα. Οι λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες, εξαρτώνται από τα λεκιθικά αποθέματα, χαρακτηρίζονται από περιορισμένη κινητικότητα και η θνησιμότητά τους εξαρτάται από παράγοντες όμοιους μ' αυτούς των αβγών (Lo 1985b,c, Somarakis et al. 1988). Τα επίπεδα θνησιμότητας (mortality rates) αλλάζουν κατά την έναρξη της εξωγενούς διατροφής.

Ο Regner (1985) παρέχει δεδομένα για τη διάρκεια δυο επιπλέον σταδίων, που αντιστοιχούν σε στάδια λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών (Σχήμα 2.4): Το στάδιο YS-I που χαρακτηρίζεται απ' την απουσία χρωστικών στα μάτια, και το στάδιο YS-II, που ξεκινά με την εμφάνιση των πρώτων οφθαλμικών χρωστικών και τελειώνει με την πλήρη απορρόφηση της λεκίθου. Όπως φαίνεται και απ' το Σχήμα 2.4, όταν η θερμοκρασία είναι >22.5 °C, κάθε ένα απ' τα στάδια YS-I και YS-II διαρκεί <24 ώρες. Θεωρητικά λοιπόν, ιχθυονύμφες YS-I και YS-II στο ίδιο δείγμα έχουν διαφορά ηλικίας 24 ωρών. Όπως αποδείχθηκε στην πράξη, τα δεδομένα των λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών μπορούν να χρησιμοποιηθούν στην εκτίμηση της θνησιμότητας για μεγαλύτερο εύρος θερμοκρασιών (>21 °C), εφόσον όμως ληφθούν υπόψη και κάποια άλλα μορφολογικά τους χαρακτηριστικά (π.χ. Clarke 1989): Τα χαρακτηριστικά αυτά θα πρέπει να είναι ευκόλως αναγνωρίσιμα και να μην επηρεάζονται από την αλλοίωση λόγω τραυματισμού κατά τη σύρση του δικτιού και το χειρισμό. Στη συγκεκριμένη περίπτωση χρησιμοποιήθηκαν τα εξής: (α) η ύπαρξη και η σχετική ανάπτυξη του θωρακικού πτερυγίου, (β) ο βαθμός χρωματισμού του ματιού.

Όσον αφορά στο θωρακικό πτερύγιο, οι ιχθυονύμφες χαρακτηρίστηκαν ως :

- “0”: απουσία θωρακικού πτερυγίου,
- “B”: απαρχή (buds) θωρακικών πτερυγίων, και
- “P”: ανεπτυγμένα θωρακικά πτερύγια.

Όσον αφορά στο χρωματισμό του ματιού:

- “0”: απουσία χρωστικών στο μάτι ,
- TrA: ίχνη καφέ χρωστικής στο εμπρόσθιο μέρος του ματιού,
- Tr: ίχνη καφέ χρωστικής σε όλο το μάτι, και
- Bg: μάτι ομοιόμορφα καφέ.

Για παράδειγμα, οι ιχθυονύμφες “0-0” και “P-Tr” που συλλέχθηκαν σ' ένα σταθμό με επιφανειακή θερμοκρασία 23°C, έχουν διαφορά ηλικίας 24 ώρες (βλέπε επίσης Clarke [1989]). Η παρουσία και ο βαθμός απορρόφησης της λεκίθου δεν ήταν κατάλληλος για χωρισμό σε στάδια, γιατί ο λεκιθικός σάκος ήταν συνήθως μερικώς ή ολικώς κατεστραμμένος. Εντούτοις, αποδείχθηκε χρήσιμο να σημειώνεται (έστω και μη ποσοτικά) η παρουσία νεοεκκολαφθέντων ιχθυονυμφών (newly hatched, NH) στα δείγματα. Στις NH, ο λεκιθικός σάκος είναι μακρόστενος και σε περίπτωση αλλοίωσης, ίχνη του εξακολουθούν να διατηρούνται κατά μήκος της κοιλιακής επιφάνειας. Επίσης, οι νεοεκκολαφθείσες ιχθυονύμφες παρουσιάζουν χαρακτηριστική κάμψη του εμπρόσθιου τμήματός τους (bent anteriorly, Clarke 1989). Παρουσία όψιμων σταδίων αβγών (IX, X και XI) ταυτόχρονα με ιχθυονύμφες “0-0”, κάποιες απ' τις οποίες είναι NH, υποδηλώνει ότι το δείγμα συλλέχθηκε κατά το διάστημα της εκκόλαψης και τα όψιμα στάδια αβγών θα πρέπει να ενοποιηθούν με τις YS-I ιχθυονύμφες σε μία ηλικιακή κλάση (κοόρτη). Η λεπτομερής ανάλυση των δειγμάτων συναρτήσε της ώρας συλλογής, των επιφανειακών θερμοκρασιών, των παρατηρούμενων σταδίων και της κλείδας του Σχήματος 2.4, έδειξε συμφωνία (μέσα σε όριο ±6 ωρών) μεταξύ αναμενόμενων και παρατηρηθέντων σταδίων και τα δεδομένα των εμβρύων χωρίστηκαν, χωρίς ιδιαίτερο πρόβλημα, σε ηλικιακές κατηγορίες αντιστοιχούσες σε διαφορετικές νύκτες ωοτοκίας.

#### 2.6.4. Εκτίμηση της εμβρυϊκής θνησιμότητας



Η εκτίμηση της θνησιμότητας των εμβρύων βασίστηκε στη μεθοδολογία της Μεθόδου της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών και συγκεκριμένα στην εκτίμηση του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας (Picquelle & Stauffer 1985):

$$P_{ij} = P e^{(-Zt_{ij})} + \varepsilon_{ij}$$

όπου  $P_{ij}$ : η αφθονία εμβρύων στην ηλικιακή κατηγορία (κοόρτη) ημέρα  $j$  απ' το σταθμό  $i$ .

$t_{ij}$ : η ηλικία της κοόρτης  $j$  σε ημέρες. Υπολογίζεται βάσει του χρόνου που μεσολάβησε μεταξύ της ώρας που έχει οριστεί ως αρχή της επώασης (το μέγιστο της αναπαραγωγής,  $t_0 = 00:00$ ) και της ώρας που πραγματοποιήθηκε η δειγματοληψία στο σταθμό  $i$ .

$P$ : η ημερήσια παραγωγή αβγών (ανά μονάδα επιφάνειας),

$Z$ : ο στιγμιαίος ημερήσιος ρυθμός θνησιμότητας, και

$\varepsilon_{ij}$ : ο προσθετικός όρος σφάλματος (additive error term).

Οι παράμετροι  $P$  και  $Z$  του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας εκτιμήθηκαν με μη γραμμική παλινδρόμηση ελαχίστων τετραγώνων (non-linear least-squares regression), απ' τα δεδομένα της αφθονίας των εμβρύων και της ηλικίας τους, σε κάθε σταθμό. Για να αποφευχθούν λανθασμένες εκτιμήσεις, οφειλόμενες σε μη ολοκληρωμένη στρατολόγηση μιας νέας ηλικιακής κλάσης στο πλαγκτό, ή, στην υποεκτίμηση του αριθμού μιας όψιμης κλάσης (λόγω του ότι ένα ποσοστό της έχει προχωρήσει σε στάδιο που δε χρησιμοποιείται στην εκτίμηση της θνησιμότητας) χρησιμοποιήθηκαν τα δεδομένα 4-64 ωρών (Smith & Hewitt 1985).

### 2.6.5. Υπολογισμός όγκου αβγών

Ο όγκος αβγού μπορεί να θεωρηθεί ανάλογος του ενεργητικού του περιεχομένου και κατ' επέκταση της ενέργειας που επενδύεται στην αναπαραγωγή (Bagenal 1971). Στην περίπτωση που τα αβγά είναι σφαιρικά, η διάμετρος είναι ενδεικτική του όγκου τους. Τα αβγά του γαύρου είναι επιμήκη (Σχήμα 2.3) και η προκαταρκτική ανάλυση έδειξε ότι οι δύο άξονες (μεγάλος και μικρός) δε συσχετίζονται ( $r = 0.11$ ,  $p > 0.05$ ). Υπολογίστηκε λοιπόν, ένα επιπλέον μέγεθος, ο όγκος των αβγών ( $V$ ), ο οποίος προσεγγίζει τον όγκο επιμήκους σφαιροειδούς (prolate spheroid, Clarke 1989). Ο όγκος σφαιροειδούς ισούται με:

$$V = \frac{4}{3} \pi \frac{d_1}{2} \left( \frac{d_2}{2} \right)^2,$$

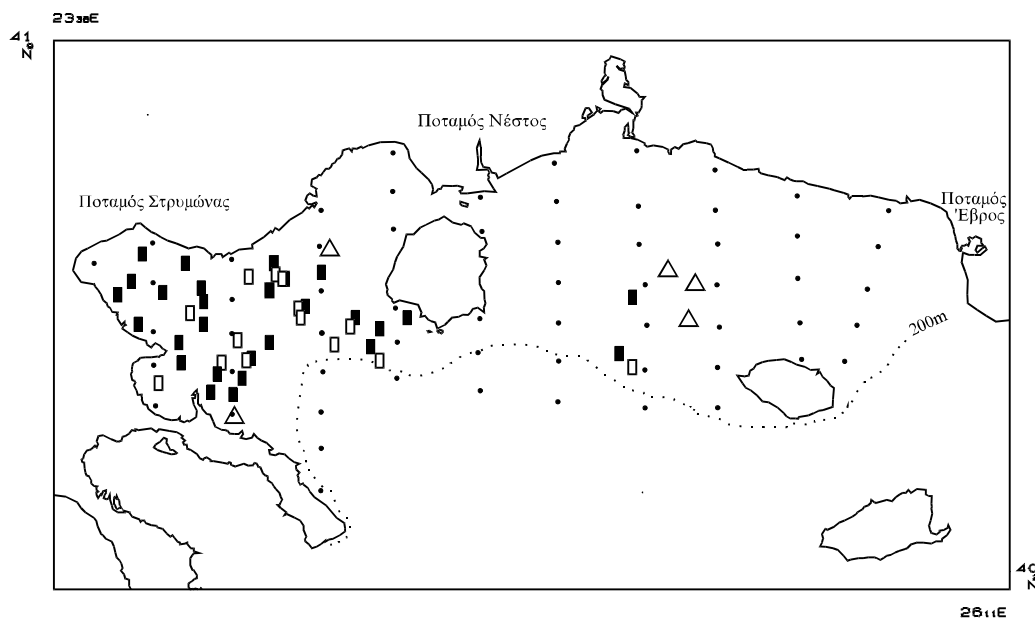
όπου  $d_1$ : ο μεγάλος άξονας του αβγού σε mm,

$d_2$ : ο μικρός άξονας του αβγού σε mm, και

$V$ : ο όγκος του αβγού σε  $\text{mm}^3$ .

### 2.6.6. Γονιμότητα και Συχνότητα ωοτοκίας-Εκτίμηση αναπαραγόμενου αποθέματος

Το 1993 και 1995, κατά την περίοδο της δειγματοληψίας του ιχθυοπλαγκτού, πραγματοποιήθηκε ταυτόχρονη δειγματοληψία ενηλίκων. Σκοπός της τελευταίας ήταν η εκτίμηση του αποθέματος γαύρου του Β. Αιγαίου με τη Μέθοδο της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (Somarakis & Tsimenides 1997, Σωμαράκης και συν 1997α). Τα δείγματα των ενηλίκων συλλέχθηκαν (α) επί του εμπορικού στόλου γρι-γρί της Καβάλας (1993, 1995) και (β) επί του ερευνητικού σκάφους "ΦΙΛΙΑ" με τη χρησιμοποίηση μικρής πελαγικής τράτας (1995) (Σχήμα 2.5).



**Σχήμα 2.5.** Σταθμοί δειγματοληψίας ενηλίκων. ●: σταθμοί γρι-γρί 1993, ■: σταθμοί γρι-γρί 1995, ▲: σταθμοί πελαγικής τράτας 1995. Σημειώνονται και οι σταθμοί δειγματοληψίας ιχθυοπλαγκτού (τελείες).

Σε κάθε σταθμό, ένα τυχαίο δείγμα 1-1.5 kg γαύρου, τοποθετήθηκε σε πλαστικό δοχείο των 15 λίτρων και μονιμοποιήθηκε σε φορμόλη (10% phosphate buffered formalin) μετά από διάνοιξη της σωματική κοιλότητας των ψαριών με ψαλίδι (Hunter 1985). Με τον τρόπο αυτό η μονιμοποίηση των γονάδων ήταν γρήγορη και η ποιότητα των μετέπειτα ιστολογικών παρασκευασμάτων πολύ καλή.

Στο εργαστήριο, τα ψάρια μετρήθηκαν (ολικό μήκος με ακρίβεια mm), ζυγίστηκαν (ολικό βάρος με ακρίβεια 0.01g), καθορίστηκε το φύλο τους και οι γονάδες από τουλάχιστον 15 θηλυκά ζυγίστηκαν (βάρος γονάδας με ακρίβεια 0.1mg) και φυλάχτηκαν σε φορμόλη για μετέπειτα ιστολογική ανάλυση και εκτίμηση της γονιμότητας. Συνολικά, εξετάστηκαν ιστολογικά οι γονάδες 10 τυχαίων θηλυκών/σταθμό κι επιπλέον οι γονάδες που μακροσκοπικά φαινόταν να περιέχουν ώριμα αβγά (ενυδατωμένα) (Hunter et al. 1985).

Το βάρος των ψαριών αυξάνεται κατά τη συντήρηση στη φορμόλη. Για το λόγο αυτό τα βάρη διορθώθηκαν χρησιμοποιώντας εξισώσεις του *Engraulis mordax* (Hunter 1985). Επίσης, το βάρος των τελικής ωρίμανσης θηλυκών, διορθώθηκε για την αύξηση βάρους που προκαλεί η ενυδάτωση των γονάδων: Το ολικό βάρος (W) και το αντίστοιχο βάρος χωρίς γονάδες (gonad-free weight, W\*) συνδέονται με τη σχέση:

$$W = -0.498 + 1.062W^*, n=987, r^2=0.99 \text{ (Somarakis \& Tsimenides 1997).}$$

Η γραμμική αυτή εξίσωση χρησιμοποιήθηκε για να υπολογιστεί το βάρος των ενυδατωμένων ατόμων από το αντίστοιχο βάρος τους χωρίς γονάδες. Τέλος, υπολογίστηκε ο σχετικός συντελεστής ευρωστίας των θηλυκών (relative condition factor, Bolger and Connolly 1989).

**Εκτίμηση της γονιμότητας.** Σε είδη με ασύγχρονη ανάπτυξη ωοκυττάρων (με συνεχή *de novo* λεκιθογένεση και πολλαπλή ωοτοκία κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου), η μόνη δυνατή μέτρηση γονιμότητας είναι η “γονιμότητα ομάδας” (batch fecundity). Η γονιμότητα ομάδας είναι ο αριθμός αβγών που ελευθερώνονται από το θηλυκό σε ένα συγκεκριμένο συμβάν ωοτοκίας (Hunter et al. 1985). Επειδή τόσο η γονιμότητα ομάδας, όσο και η συχνότητα ωοτοκίας (βλέπε παρακάτω) είναι μεγέθη τα οποία μεταβάλλονται τόσο εποχιακά όσο και μεταξύ ετών, κατά την εφαρμογή της DEPM, η εκτίμηση τους θα πρέπει να πραγματοποιείται πάντα και κατά το δυνατό ταυτόχρονα με την εκτίμηση της ημερήσιας παραγωγής αβγών.

Η απλούστερη, λιγότερο χρονοβόρος και περισσότερο επισφαλής μέθοδος εκτίμησης της γονιμότητας ομάδας είναι η μέθοδος των ενυδατωμένων ωοκυττάρων (hydrated oocyte method) (Hunter et al. 1985). Στα *Engraulidae* η ενυδάτωση είναι μια σύντομη διαδικασία η οποία αρχίζει μερικές ώρες πριν την ώρα ωοτοκίας και ακολουθείται σχεδόν αμέσως από την ωορρηξία (ovulation). Για την εφαρμογή της μεθόδου των ενυδατωμένων ωοκυττάρων, απαιτείται η χρησιμοποίηση ενυδατωμένων ατόμων (hydrated), αλλά όχι σε κατάσταση ωορρηξίας (ovulated). Είναι δηλαδή απαραίτητη η ιστολογική εξέταση των γονάδων (Hunter et al. 1985). Στον ευρωπαϊκό γαύρο, πιθανότερη ώρα

εμφάνισης ατόμων σε κατάσταση ενυδάτωσης είναι οι τελευταίες απογευματινές και πρώτες βραδινές ώρες (Motos et al. 1991). Στόχος λοιπόν της δειγματοληψίας με πελαγική τράτα το 1995 ήταν η συλλογή ικανοποιητικού αριθμού ενυδατωμένων θηλυκών, δεδομένου ότι τα γρι-γρί αλιεύουν κατά κύριο λόγο τις πρώτες πρωινές ώρες. Η τεχνική εκτίμησης της γονιμότητας με τη μέθοδο των ενυδατωμένων ωοκυττάρων περιγράφεται στο Παράρτημα Ι.

**Εκτίμηση της συχνότητας ωοτοκίας.** Η συχνότητα ωοτοκίας, ή αλλιώς, το κλάσμα των ωρίμων θηλυκών που ωοτοκούν ανά ημέρα, εκτιμήθηκε με τη μέθοδο των κενών ωοθηλακίων (postovulatory follicles) (Hunter & Macewicz 1985). Τα κενά ωοθηλάκια του γαύρου και οι τύποι τους περιγράφονται λεπτομερώς στο Παράρτημα Ι. Γενικά, βάσει του βαθμού αποδιοργάνωσής τους, δηλαδή, της μορφολογίας τους σε ιστολογικά παρασκευάσματα, τα ωοθηλάκια μπορούν να καταταχθούν σε τρεις τύπους: (α) Ωοθηλάκια τύπου μηδέν (POFs-0), που αντιστοιχούν σε άτομα που έχουν ελευθερώσει τα αυγά τους πρόσφατα (το βράδυ που πέρασε) και χαρακτηρίζονται από έλλειψη χαρακτηριστικών αποδιοργάνωσης, (β) Ωοθηλάκια τύπου 1 (POFs-1), με εμφανή χαρακτηριστικά αποδιοργάνωσης, που αντιστοιχούν σε θηλυκά που ελευθέρωσαν τα αυγά τους το προηγούμενο βράδυ και (γ) Ωοθηλάκια τύπου 2+ (POFs-2+), που βρίσκονται σε πολύ προχωρημένη απορρόφηση και αντιστοιχούν σε άτομα που ελευθέρωσαν τα αυγά τους τουλάχιστον το προ-προηγούμενο βράδυ.

Συνήθως, η συχνότητα ωοτοκίας εκτιμάται απ' το ποσοστό θηλυκών με POFs-1 (Picquelle & Stauffer 1985). Εντούτοις, επειδή τα περισσότερα δείγματα συλλέχθηκαν με γρι-γρί κατά τις πρώτες πρωινές ώρες (μετά τις 4:00), υπήρχε αυξημένη πιθανότητα σύγχυσης των POFs-0 και POFs-1: Στο *E.mordax* τα νέα POFs αρχίζουν να αποδιοργανώνονται περίπου 6 ώρες μετά την ωοτοκία στους 13-19°C (Hunter & Macewicz 1985). Ο χρόνος αυτός ίσως είναι μικρότερος στο *E.enchrasicolus* γιατί κατά τη διάρκεια της νύχτας βρίσκεται σε πολύ θερμότερα επιφανειακά νερά (Hunter & Macewicz 1985). Επιπλέον, τα δείγματα που συλλέγονται κατά τη περίοδο ενυδάτωσης και ωοτοκίας δεν είναι κατάλληλα για την εκτίμηση της συχνότητας ωοτοκίας γιατί τα αναπαραγωγικώς ενεργά θηλυκά τείνουν να υπεραλιεύονται τις ώρες αυτές (Picquelle & Stauffer 1985, Alheit 1989, 1993, Motos et al. 1991), δηλαδή, είναι περισσότερο ευάλωτα στη σύλληψη.

Τα προβλήματα αυτά αντιμετωπίστηκαν ως εξής: (α) Χρησιμοποιήθηκαν μόνο δείγματα που συλλέχθηκαν μετά τις 4:00 το πρωί (μετά τις 4:00 δεν απαντούν πρόσφατα γονιμοποιημένα αυγά στο πλαγκτό) και (β) το κλάσμα των θηλυκών που ωοτοκούν ανά ημέρα εκτιμήθηκε ως εξής:

$$S = (S_0 + S_1) / 2 ,$$

όπου  $S$  : κλάσμα των θηλυκών που ωοτοκούν ανά ημέρα,  
 $S_0$  : κλάσμα των θηλυκών με POFs-0 και  
 $S_1$  : κλάσμα των θηλυκών με POFs-1.

Η διακύμανση της εκτίμησης ισούται με:

$$Var(S) = 1/4 (Var(S_0) + Var(S_1)) - COV(S_0S_1)$$

**Εκτίμηση του αποθέματος.** Η εκτίμηση της βιομάζας αναπαραγόμενου αποθέματος με τη Μέθοδο της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών στηρίζεται στο εξής απλό μοντέλο (Stauffer & Picquelle 1980, Parker 1980):

$$B = P \cdot A(k \cdot W) / (R \cdot F \cdot S)$$

όπου  $B$  : η αναπαραγόμενη βιομάζα σε τόνους,  
 $P$  : η ημερήσια παραγωγή αβγών, αριθμός αβγών που παράγονται ανά m<sup>2</sup> ανά ημέρα από το απόθεμα,  
 $W$  : το μέσο βάρος των ωρίμων θηλυκών (g),  
 $R$  : η αναλογία φύλου (κλάσμα των ωρίμων θηλυκών στον πληθυσμό) κατά βάρος (g)  
 $F$  : η γονιμότητα ομάδας  
 $S$  : το κλάσμα των ωρίμων θηλυκών που ωοτοκούν ανά ημέρα,  
 $A$  : η συνολική έκταση της περιοχής έρευνας σε m<sup>2</sup>,  
 $k$  : συντελεστής μετατροπής από γραμμάρια σε τόνους.

Η διακύμανση της εκτίμησης δίνεται προσεγγιστικά απ' τον τύπο (Stauffer & Picquelle 1980):

$$VarB \cong \hat{B}^2 (CV(P)^2 + CV(W)^2 + CV(F)^2 + CV(S)^2 + 2COVS)$$

όπου  $CV$  = συντελεστές μεταβλητότητας (coefficients of variation) και  $COVS$  είναι άθροισμα όρων που περιέχουν συνδιακυμάνσεις ( $COV$  = συνδιακύμανση [covariance]):

$$\begin{aligned} COVS &= COV(PW) / PW - COV(PR) / PR - COV(PF) / PF \\ &- COV(PS) / PS - COV(WR) / WR - COV(WF) / WF \\ &- COV(WS) / WS + COV(RF) / RF + COV(RS) / RS \\ &+ COV(SF) / SF \end{aligned}$$

Η εφαρμογή του μοντέλου απαιτεί δύο ταυτόχρονες δειγματοληψίες: (α) Δειγματοληψία ιχθυοπλαγκτού για την εκτίμηση του P και (β) Δειγματοληψία ενηλίκων για την εκτίμηση των W, R, F και S Εκτίμηση παραμέτρων των ενηλίκων. Οι παράμετροι των ενηλίκων (W= μέσο βάρος ώριμου θηλυκού, R = κατά βάρος αναλογία ώριμων θηλυκών στον πληθυσμό, F = μέση απόλυτη γονιμότητα ωρίμου θηλυκού, S<sub>0</sub>= κλάσμα θηλυκών με POFs-0 και S<sub>1</sub>=κλάσμα θηλυκών με POFs-1) πραγματοποιήθηκαν σύμφωνα με τους Picquelle & Stauffer (1985):

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n m_i \bar{y}_i}{\sum_{i=1}^n m_i} \quad (1)$$

$$Var(\bar{y}) = \frac{\sum_{i=1}^n m_i^2 (\bar{y}_i - \bar{y})^2}{\left[ \sum_{i=1}^n \frac{m_i}{n} \right]^2 n(n-1)}$$

όπου,  $\bar{y}$  : η εκτίμηση του μέσου του πληθυσμού  
n : ο αριθμός των δειγμάτων

$\bar{y}_i = \sum_{j=1}^{m_i} \frac{y_{ij}}{m_i}$  : η μέση τιμή στο δείγμα i

m<sub>i</sub> : ο αριθμός των ατόμων στο δείγμα i.

Η γονιμότητα ομάδας μπορεί να υπολογιστεί άμεσα μόνο για τα θηλυκά τα οποία περιέχουν στις γονάδες τους ενυδατωμένα ωοκύτταρα. Τα άτομα αυτά χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση της σχέσης μεταξύ γονιμότητας και σωματικού βάρους. Η τελευταία μπορεί να χρησιμοποιηθεί στη συνέχεια για τον υπολογισμό της γονιμότητας όλων των θηλυκών του δείγματος. Για κάθε ένα απ' τα ενυδατωμένα θηλυκά υπολογίστηκε η γονιμότητα, δηλαδή, ο αριθμός των αβγών που ελευθερώνονται ανά συμβάν ωοτοκίας ( $F_{ij}$ ) (Παράρτημα Ι) και τα δεδομένα  $F_{ij}$  και  $W_{ij}^*$  (σωματικό βάρος χωρίς τη γονάδα) χρησιμοποιήθηκαν για την προσαρμογή της παλινδρόμησης:

$$F_{ij} = a + bW_{ij}^* + \epsilon_{ij}.$$

Η απλή γραμμική παλινδρόμηση (και μάλιστα με  $a = 0$ ) περιέγραφε τα δεδομένα εξίσου ικανοποιητικά (όσον αφορά στην κατανομή των σφαλμάτων και την εξήγηση της μεταβλητότητας) με τα μη-γραμμικά μοντέλα. Στα απλά γραμμικά μοντέλα η κλίση (slope) ισούται με τη σχετική γονιμότητα (γονιμότητα ανά g θηλυκού) ποσότητα πολύ χρήσιμη για συγκριτικές μελέτες (Alheit 1993).

Από την εξίσωση παλινδρόμησης, υπολογίστηκε η γονιμότητα όλων των θηλυκών στα δείγματα και στη συνέχεια χρησιμοποιήθηκε η εξίσωση (1) για την εκτίμηση της μέσης γονιμότητας ( $\bar{y}$  σ' αυτήν

την περίπτωση ήταν είναι οι εκτιμήσεις  $\hat{F}_{ij}$ ). Ωστόσο, υπάρχει μία επιπλέον πηγή διακύμανσης η οποία

έπρεπε να συμπεριληφθεί: Τα  $\hat{F}_{ij}$  δεν παρατηρούνται άμεσα, αλλά είναι εκτιμήσεις με τη δική τους επιπρόσθετη διακύμανση. Σ' αυτή την περίπτωση η διακύμανση της γονιμότητας μπορεί να εκτιμηθεί ως εξής (Draper & Smith 1966):

$$\widehat{Var}(\overline{\overline{F}}) = \frac{\sum_{i=1}^n m_i^2 \left[ \frac{(\overline{F}_i - \overline{\overline{F}})^2}{n-1} + \frac{s_h^2}{n_h} + (\overline{W}_i^* - \overline{W}_h^*) \widehat{Var}(\hat{b}) \right]}{\left[ \sum_{i=1}^n \frac{m_i}{n} \right]^2 n}$$

όπου  $\overline{\overline{F}}$  : η εκτίμηση της γονιμότητας ανά ομάδα για ολόκληρο τον πληθυσμό των θηλυκών, ωρίμων

$\overline{F}_i$  : η μέση γονιμότητα ανά ομάδα του δείγματος  $i$ ,

$\overline{F}_i$  :  $\sum_{j=1}^{m_i} \hat{F}_{ij} / m_i$  όπου  $\hat{F}_{ij}$  η εκτιμώμενη γονιμότητα για το θηλυκό  $j$  στο δείγμα  $i$ ,

$s_h^2$  : η υπολοιπόμενη διακύμανση (residual variance) της παλινδρόμησης,

$n_h$  : ο αριθμός των ενυδατωμένων θηλυκών που χρησιμοποιήθηκαν για την προσαρμογή του μοντέλου παλινδρόμησης,

$\overline{W}_i^*$  : το μέσο βάρος (χωρίς γονάδες) θηλυκού στο δείγμα  $i$ ,

$\overline{W}_h^*$  : το μέσο βάρος (χωρίς γονάδες) των  $n_h$  ενυδατωμένων θηλυκών, και

$\widehat{Var}(\hat{b})$  : η διακύμανση της κλίσης της παλινδρόμησης.

## 2.7. Παραγωγή ιχθυονυμών γαύρου

### 2.7.1. Κατανομή και αφθονία

Για τη μελέτη της κατανομής και αφθονίας των ιχθυονυμών και τη συσχέτιση τους με περιβαλλοντικούς παράγοντες, οι ιχθυονύμφες χωρίστηκαν σε κλάσεις μήκους του 1-mm, οι οποίες στη συνέχεια ομαδοποιήθηκαν σε τέσσερις μεγαλύτερες κλάσεις: (α) 2-4mm (β) 4-6mm (γ) 6-8mm και (δ) >8mm. Όπως και στην περίπτωση των αβγών, για κάθε κλάση ιχθυονυμών κατασκευάστηκαν οι χάρτες αφθονίας και συγκρίθηκαν οι αθροιστικές συναρτήσεις της δειγματοληπτικής κατανομής (cumulative distribution function) διαφόρων παραμέτρων (CDFs) με την αθροιστική συνάρτηση της κατανομής της αφθονίας των ιχθυονυμών.

### 2.7.2. Μικροδομή ωτολίθων και αύξηση ιχθυονυμών

Η αύξηση των ιχθυονυμών γαύρου μελετήθηκε μέσω της ανάλυσης μικροδομής των ωτολίθων (otolith microstructure analysis). Η ανάλυση της μικροδομής πραγματοποιήθηκε για τα έτη 1994, 1995 και 1996. Το 1993 χρησιμοποιήθηκε ως συντηρητικό μόνο φορμόλη (βλέπε Κεφ. 2.1) με αποτέλεσμα να καταστραφούν οι ωτόλιθοι των ιχθυονυμών.

Συνολικά, χρησιμοποιήθηκαν ωτόλιθοι από 819 ιχθυονύμφες (1994: n=296, 1995: n=294, 1996: n=229). Δεν συμπεριελήφθησαν λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες, αφού ο σχηματισμός δακτυλίων αρχίζει μετά την έναρξη της εξωγενούς διατροφής (Palomera et al. 1988). Εξετάστηκαν όμως οι ωτόλιθοι από 20 λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες (10 σταδίου YS-I και 10 σταδίου YS-II) για να μελετηθεί η αρχική μορφολογία των ωτολίθων. Οι ιχθυονύμφες που χρησιμοποιήθηκαν ήταν όλες σε καλή κατάσταση, χωρίς εμφανή σημάδια τραυματισμού κατά τη σύρση. Πριν την εξαγωγή των ωτολίθων, μετρήθηκε το μήκος κάθε ιχθυονύμφης (L) με ακρίβεια 0.04mm.

Οι ωτόλιθοι αφαιρέθηκαν στο στερεοσκόπιο με τη βοήθεια εντομολογικών βελονών (τα ζεύγη lapilli και sagittae), τοποθετήθηκαν σε αντικειμενοφόρους πλάκες και στερεώθηκαν με άχρωμο βερνίκι νυχιών. Η θέση των δεξιών και αριστερών καθώς και το είδος (lapilli ή sagittae) των ωτολίθων σημειώθηκαν κατά την τοποθέτηση. Ωστόσο, οι lapilli δεν αναλύθηκαν αφού η ανάπτυξή τους ήταν μηδαμινή (<0.2μm d<sup>-1</sup>). Στο εξής ως ωτόλιθοι θα εννοούνται οι sagittae.

Ένα από τα σημαντικά προβλήματα στη μελέτη της ανάπτυξης είναι η συρρίκνωση που υφίστανται οι ιχθυονύμφες κατά τη συλλογή με πλαγκτονικά δίκτυα, το θάνατο και τη μετέπειτα συντήρησή τους. Ωστόσο, για ένα πολύ συγγενικό με το *E. encrasicolus* είδος, το *E. mordax*, έχουν υπολογιστεί εξισώσεις διόρθωσης των μορφομετρικών μετρήσεων (Theilacker 1980). Σύμφωνα με την

Theilacker, η συρρίκνωση λόγω σύλληψης και χειρισμού ελαττώνεται σε σχέση με το μήκος και αυξάνεται σε σχέση με το χρόνο (διάρκεια σύρσης + χρόνος χειρισμού):

$$\ln(Lc) = \ln(L) + 0.289 \exp(-0.434(L)T^{0.680}),$$

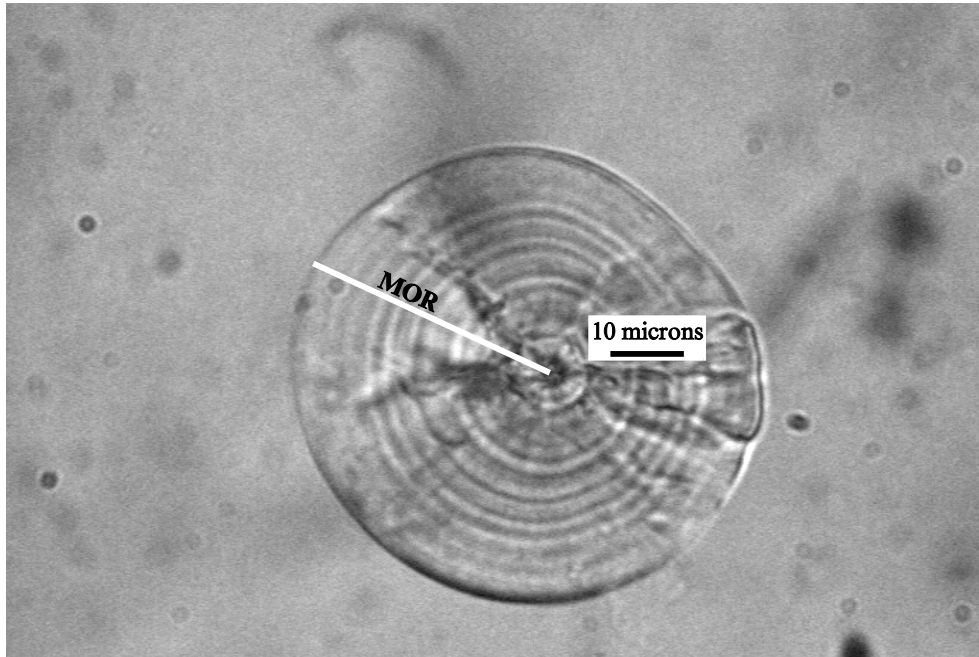
όπου  $Lc$  : το πραγματικό μήκος σε mm,  $L$  : το παρατηρούμενο μήκος σε mm και  $T$  : ο χρόνος παραμονής στο δίκτυ συν το χρόνο χειρισμού. Επειδή οι ιχθυονύμφες γαύρου κατανέμονται πάνω απ' το θερμοκλινές (Palomera 1991, Conway et al. 1998), συλλέγονται από το πλαγκτονικό δίκτυ λίγο πριν το τέλος της σύρσης και ο χρόνος παραμονής τους στο δίκτυ είναι πολύ μικρός (1-2 min) συγκριτικά με το χρόνο χειρισμού (15-30 min, ανάλογα με την ποσότητα του πλαγκτού). Θεωρήσαμε λοιπόν ότι ο χρόνος παραμονής στο δίκτυ ήταν αμελητέος και ότι το  $T$  ισούται με το χρόνο που μεσολαβεί από το τέλος της σύρσης έως την τοποθέτηση του δείγματος στο συντηρητικό. Η χρησιμοποίηση των εξισώσεων του *E. mordax* βασίζεται στην παραδοχή ότι συγγενικά είδη αποκρίνονται στη σύλληψη με φυσιολογικά παρόμοιο τρόπο. Οι ιχθυονύμφες του *E. mordax* δε συρρικνώνονται σε 80% αιθανόλη (Theilacker 1980).

Οι ωτόλιθοι εξετάστηκαν σε ένα υποβοηθούμενο από υπολογιστή σύστημα ανάλυσης εικόνας, το οποίο επιτρέπει και τη μέτρηση ακτινικών αποστάσεων (OPRS, Biosonics). Το σύστημα αποτελείται από Η.Υ., βιντεοκάμερα, οθόνη και το λογισμικό του συστήματος ανάλυσης εικόνας μαζί με το digitizer board (Matrox PIP-512B image analyzer, 512x512 pixel resolution). Ιδιαίτερη προσοχή δόθηκε στη μείωση του σφάλματος στις γραμμικές μετρήσεις σε ποσοστό <0.5%, προσαρμόζοντας τη μεγέθυνση στην οθόνη (η οποία εξαρτάται από το φακό μεταξύ του μικροσκοπίου και της κάμερας) έτσι ώστε η εκάστοτε μέτρηση να είναι μεγαλύτερη από 200 pixels στην οθόνη (Palmer 1994).

Ο αριθμός των αυξητικών δακτυλίων κάθε ωτολίθου μετρήθηκε και οι μετρήσεις βαθμολογήθηκαν με μια κλίμακα απ' το ένα έως το τέσσερα βάσει της εμπιστοσύνης που αισθανόμασταν σχετικά με την ορθότητα της μέτρησης (Campana & Jones 1992): (1) ευδιάκριτη μικροδομή, αναμφισβήτητη μέτρηση, (2) λιγότερο ευδιάκριτη μικροδομή αλλά όλοι οι δακτύλιοι εμφανείς με προσεκτικές ρυθμίσεις της εστίασης, μεγάλη εμπιστοσύνη στη μέτρηση, (3) δακτύλιοι μη καθαροί στο κεντρικό ή περιφερειακό τμήμα του ωτολίθου, μικρή εμπιστοσύνη στη μέτρηση, και (4) πολύ δυσδιάκριτη μικροδομή, μη αναγνώσιμος ωτόλιθος. Τελικά, οι ωτόλιθοι βαθμολογίας 3 ή 4 δεν χρησιμοποιήθηκαν στην ανάλυση (6%, 14% και 15% το 1994, 1995 και 1996 αντίστοιχα).

Εκτός του αριθμού των δακτυλίων (από εδώ και στο εξής ο αριθμός δακτυλίων θα αναφέρεται ως ηλικία [A]), πάρθηκαν και οι εξής μετρήσεις:

- μέγιστη ακτίνα ωτολίθου (**MOR**) (Εικόνα 2.1),
- περίμετρος ωτολίθου (**OP**),
- πλάτος των πέντε τελευταίων δακτυλίων. Το μέσο πλάτος τους αποτέλεσε τη μέτρηση της πρόσφατης αύξησης του ωτολίθου (**ROG**). Η ROG θεωρείται ότι αποτελεί ένα συντηρητικό δείκτη της πρόσφατης αύξησης των ιχθυονυμφών (Suthers et al. 1989).



**Εικόνα 2.1.** Μικροφωτογραφία ωτολίθου (sagitta) γαύρου. MOR: μέτρηση της μέγιστης ακτίνας ωτολίθου.

Είναι γνωστό ότι για μικρά χρονικά διαστήματα η αύξηση των ιχθυονυμίων περιγράφεται ικανοποιητικά από γραμμικές ή εκθετικές καμπύλες (Campana & Jones 1992). Το μέγεθος σώματος ( $L$  και  $L_c$ ) και το μέγεθος ωτολίθου (MOR, OP, ROG) συσχετίστηκαν με την ηλικία ( $A$ ) με απλά γραμμικά μοντέλα:

$$y \text{ ή } \ln(y) = a + b(x), \text{ όπου } y : L, L_c, MOR, OP, ROG \\ x : A$$

Τα γραμμικά μοντέλα ήταν το ίδιο ή περισσότερο αποτελεσματικά στην εξήγηση της μεταβλητότητας και στα χαρακτηριστικά των σφαλμάτων (residuals) (κανονικότητα, ομοσκεδαστικότητα κ.α.) από τα μη γραμμικά μοντέλα (πολυωνυμικά, Gompertz), ενώ παράλληλα είναι απλούστερα στη στατιστική επεξεργασία (Hare & Cowen 1995).

Τέλος, το μέγεθος ωτολίθου (MOR, OP) συσχετίστηκε με το μέγεθος σώματος ( $L_c$ ) με την τυπική αλλομετρική εξίσωση, στην πολυωνυμική της επέκταση (Casselman 1990, Somarakis et al. 1997b):

$$\ln(y) = a + b \ln(x) + c [\ln(x)]^2, \text{ όπου } y : MOR, OP, ROG \\ x : L_c.$$

Οι συγκρίσεις ανάμεσα στα έτη πραγματοποιήθηκαν με μοντέλα ανάλυσης συνδιασποράς (ANCOVAs). Αρχικά συγκρίθηκαν οι κλίσεις (slopes) με το εξής μοντέλο:

$$y = \text{σταθερά} + \text{έτος} + x + (\text{έτος})x \quad (\text{γραμμικά μοντέλα}) \text{ ή} \\ y = \text{σταθερά} + \text{έτος} + x + x^2 + (\text{έτος})x + (\text{έτος})x^2 \quad (\text{διωνυμικά μοντέλα}).$$

Εάν η/οι αλληλεπίδραση/εις δεν ήταν στατιστικά σημαντική/ές (παράλληλία των γραμμών/καμπυλών παλινδρόμησης) γινόταν σύγκριση των σημείων τομής με τον άξονα  $y$  ( $y$ -intercepts):

$$y = \text{σταθερά} + \text{έτος} + x \quad (\text{γραμμικά μοντέλα}) \text{ ή} \\ y = \text{σταθερά} + \text{έτος} + x + x^2 \quad (\text{διωνυμικά μοντέλα}).$$

### 2.7.3. Αναπτυξιακή αστάθεια - Ανάλυση διακυμαινόμενης ασυμμετρίας

Η διακυμαινόμενη ασυμμετρία (FA) μετρήθηκε σε ένα υπόδειγμα ιχθυονυμίων και συγκεκριμένα στις ιχθυονύμφες των σταθμών 11-31 (Somarakis et al. 1997a). Οι χαρακτήρες που χρησιμοποιήθηκαν ήταν οι MOR και OP. Η μέτρηση MOR είναι γραμμική, ενώ η OP παρέχει πληροφορία από δύο διαστάσεις (Somarakis et al. 1997a). Η ανάλυση της αναπτυξιακής αστάθειας, μέσω της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας βασίζεται στις διαφορές μεταξύ δεξιού και αριστερού ωτολίθου (R-L) (Somarakis et al. 1997a,b).

Αρχικά εξετάστηκε εάν οι μελετούμενοι χαρακτήρες (στην περίπτωση του ωτολίθου οι δύο μετρήσεις) παρουσίαζαν “ιδανική διακυμαινόμενη ασυμμετρία”. Στη συνέχεια εξετάστηκε η τυχόν εξάρτηση της ασυμμετρίας από το μέγεθος των ατόμων (size-dependence).

Όταν ένας χαρακτήρας παρουσιάζει ιδανική διακυμαινόμενη ασυμμετρία οι διαφορές στις μετρήσεις μεταξύ των πλευρών, (R-L), έχουν κατανομή με μέσο μηδέν και κανονική διακύμανση. Τα άλλα είδη αμφίπλευρης ασυμμετρίας, η κατευθυνόμενη ασυμμετρία (skew, λοξή) και η αντισυμμετρία (platykurtic, πλατύκυρτη) αποκλίνουν από το κανονικό πρότυπο της FA. Οι Palmer & Strobeck (1992) προτείνουν τη χρήση απλών στατιστικών της λοξότητας (skew) και της κύρτωσης (kurtosis) για τον έλεγχο της ιδανικής FA. Ο στατιστικός έλεγχος για την πιθανότητα οι τιμές (R-L) να έχουν λοξότητα ( $g_1$ ) και κύρτωση ( $g_2$ ) ίση με το 0 έγινε με t-test (Sokal & Rohlf 1981). Συγκεκριμένα υπολογίσθηκαν οι τιμές  $g_1$  και  $g_2$  των τιμών (R-L) για κάθε χαρακτήρα και για κάθε έτος χωριστά. Οι ελεγχουσυναρτήσεις ( $t_s$ ) είναι:

- Λοξότητα  $t_{g1} = \frac{g_1}{SE_{g1}}$  όπου :  $SE_{g1} = \sqrt{\frac{6n(n-1)}{(n-2)(n+1)(n+3)}}$ , με β.ε.= ∞
- Κύρτωση  $t_{g2} = \frac{g_2}{SE_{g2}}$  όπου :  $SE_{g2} = \sqrt{\frac{24n(n-1)^2}{(n-3)(n-2)(n+3)(n+5)}}$ , με β.ε.= ∞

Εάν  $t_{g1}, t_{g2} < t_{critical}$ , τότε  $g_1, g_2 = 0$ , και οι μετρήσεις (R-L) παρουσιάζουν “ιδανική” FA.

Εάν  $t_{g1} > t_{critical}$ , τότε  $g_1 \neq 0$ , και έχουμε ένδειξη κατευθυνόμενης ασυμμετρίας.

Εάν  $t_{g2} > t_{critical}$ , τότε  $g_2 \neq 0$ , και ελέγχουμε το πρόσημό της:

- εάν  $g_2 < 0$  τότε έχουμε ένδειξη αντισυμμετρίας (πλατύκυρτη κατανομή),
- εάν  $g_2 > 0$  τότε έχουμε λεπτόκυρτη κατανομή (όχι αντισυμμετρία).

Η εξάρτηση της FA από το μέγεθος επηρεάζει τόσο την ανάλυση της ασυμμετρίας όσο και την εν συνεχεία χρήση της ως δείκτη ευρωστίας (Somarakis et al. 1997b). Η εξάρτηση της FA από το μέγεθος διερευνήθηκε για κάθε χαρακτήρα (MOR, OP) και έτος χωριστά με έλεγχο της σημαντικότητας της συσχέτισης  $\ln |R-L|$  με το μέγεθος και την ηλικία (Somarakis et al. 1997a).

Τέλος υπολογίσθηκαν δύο δείκτες διακυμαινόμενης ασυμμετρίας: ο μέσος των απολύτων τιμών (R-L) ( $\text{mean} |R-L|$ ) και η διασπορά (R-L) [ $\text{Var}(R-L)$ ].

Οι μεταξύ των ετών διαφορές στην ασυμμετρία ελέγχθηκαν με F-test για τις  $\text{Var}(R-L)$  μετά από διόρθωση Bonferroni (Palmer 1994).

#### 2.7.4. Εκτίμηση της θνησιμότητας των ιχθυονυμφών

Η θνησιμότητα των ιχθυονυμφών υπολογίστηκε για τα έτη 1994, 1995 και 1996, δηλαδή τα έτη στα οποία ήταν διαθέσιμες εκτιμήσεις της αύξησης. Η εκτίμηση της θνησιμότητας περιλάμβανε τις κλάσεις μήκους 4.5 έως και 9.5 mm (παρατηρούμενο μήκος). Η κλάση μήκους 3.5mm (3-4mm) δε χρησιμοποιήθηκε γιατί περιείχε λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες οι οποίες χαρακτηρίζονται από διαφορετικούς ρυθμούς θνησιμότητας (mortality stanzas) σε σχέση με τις τρεφόμενες ιχθυονύμφες (βλέπε Κεφ. 2.6, Lo 1985b,c, Somarakis et al. 1998). Εξάλλου, ιχθυονύμφες >10mm παρουσιάζουν εξαιρετικά μεγάλη διαφυγή (avoidance) απ’ το Bongo-net (Somarakis et al. 1998).

Η εκτίμηση της θνησιμότητας περιλάμβανε τα εξής βήματα:

- Διόρθωση των αφθονιών για την αποφυγή του δειγματολήπτη, βάσει του τύπου (Hewitt & Methot 1982):

$$f1 = \frac{(1 + DN_L)}{2} + \frac{(1 - DN_L)}{2} \cos\left(\frac{2\pi t}{24}\right)$$

όπου  $DN_L$  = ο λόγος αφθονίας ημέρας-νύκτας για την κλάση μήκους  $L$  και  $t$  = η ώρα δειγματοληψίας. Οι λόγοι  $DN_L$  υπολογίσθηκαν στους Somarakis et al. (1998).

- Διόρθωση για τη διάρκεια κάθε κλάσης μήκους (Hewitt & Methot 1982, Lo et al. 1989) βάσει των δεδομένων αύξησης των ιχθυονυμφών. Ο μέσος όρος των διορθωμένων τιμών αφθονίας μιας κλάσης μήκους  $L$ , ονομάζεται ημερήσια παραγωγή ιχθυονυμφών μήκους  $L$ .
- Χρησιμοποίηση των δεδομένων της μέσης παραγωγής ιχθυονυμφών ανά κλάση μήκους και της μέσης ηλικίας τους (υπολογιζόμενης από τα δεδομένα της αύξησης) για τη μη γραμμική παλινδρόμηση εκτίμησης του στιγμιαίου ρυθμού θνησιμότητας -απλό εκθετικό μοντέλο:

$$P_t = P_0 e^{-zt}$$



όπου  $P_t$ : η ημερήσια παραγωγή ιχθυονυμφών ηλικίας  $t$ ,  
 $t$ : η ηλικία σε ημέρες απ' το τέλος του σταδίου λεκιθοφόρου ιχθυονύμφης,  
 $P_0$ : η ημερήσια παραγωγή ιχθυονυμφών ηλικίας  $t=0$ , και  
 $Z$ : ο στιγμιαίος ημερήσιος ρυθμός θνησιμότητας

### 3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

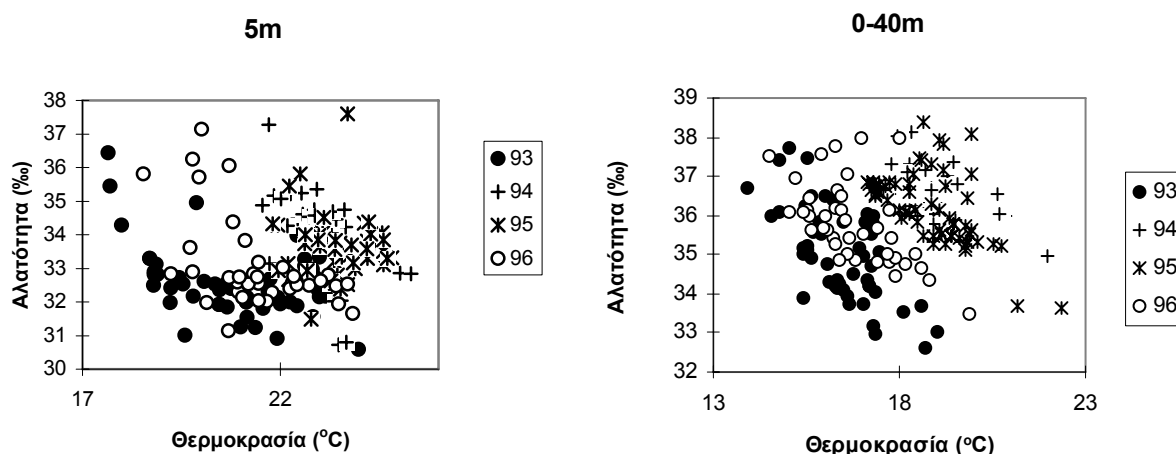
#### 3.1. Περιβαλλοντικές συνθήκες

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης των υδρογραφικών δεδομένων συνοψίζονται στον Πίνακα 3.1. Παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές ανάμεσα στα έτη: Τόσο η θερμοκρασία όσο και η αλατότητα (στην επιφάνεια, 5m: T5 και S5, αλλά και στα 0-40m: T40 και S40) ήταν χαμηλότερες το 1993 και το 1996 σε σχέση με το 1994 και 1995 (ANOVAs,  $P < 0.001$ , Tukey tests).

**Πίνακας 3.1.** Σύνοψη των αποτελεσμάτων της ανάλυσης των υδρολογικών στοιχείων. Max= μέγιστη τιμή, Min = ελάχιστη τιμή, SD = τυπική απόκλιση.

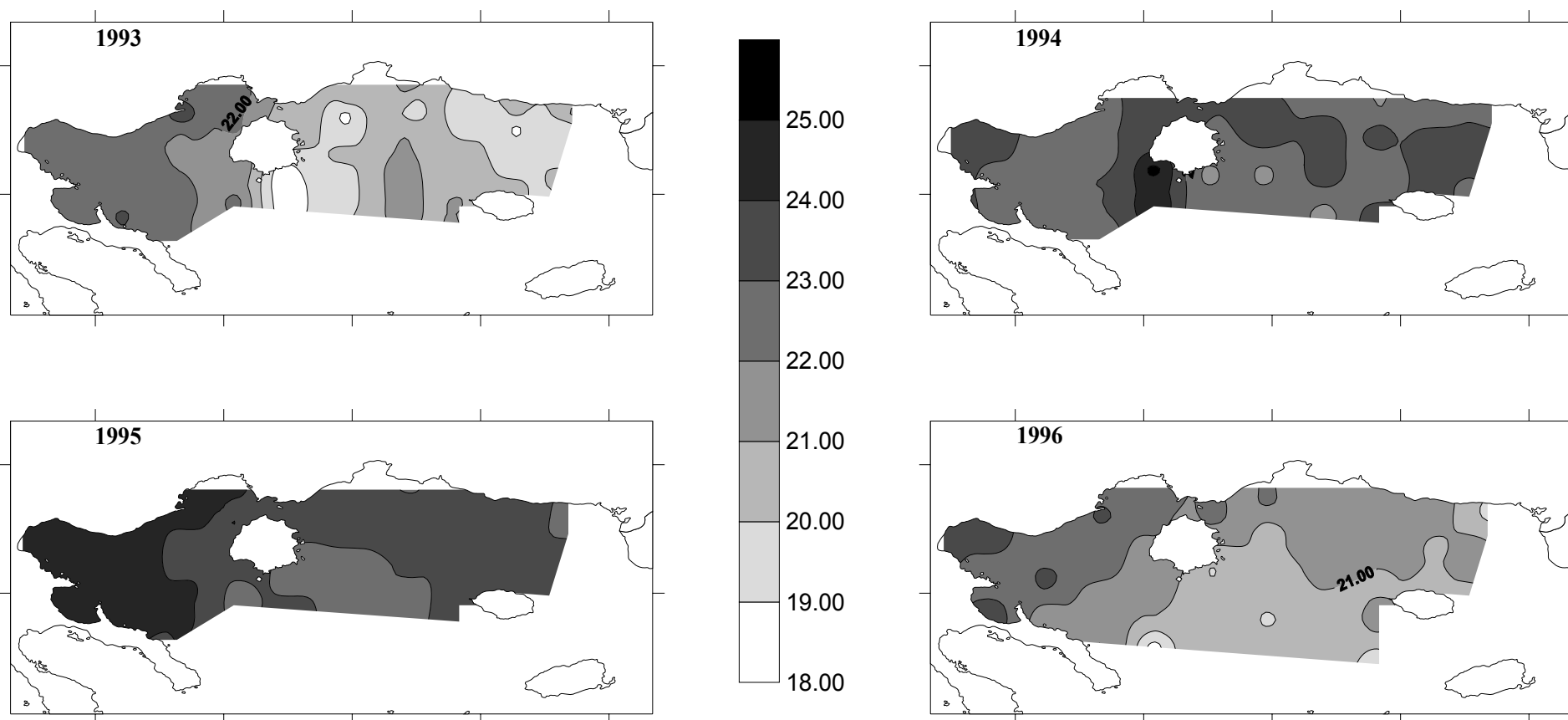
Έτος	Παράμετρος	Μέση τιμή	Max	Min	SD
1993	T5 (°C)	21.20	23.97	17.69	1.600
	S5 (psu)	32.49	35.45	30.59	1.050
	T40 (°C)	16.74	19.01	14.78	1.020
	S40 (psu)	34.70	37.70	32.61	1.240
1994	T5 (°C)	22.96	25.30	21.56	0.850
	S5 (psu)	34.07	37.28	30.73	1.375
	T40 (°C)	18.93	21.96	17.55	0.98
	S40 (psu)	36.59	38.13	34.97	0.647
1995	T5 (°C)	23.55	24.82	21.81	0.807
	S5 (psu)	33.65	37.60	31.50	0.936
	T40 (°C)	18.93	22.36	17.15	1.223
	S40 (psu)	36.18	38.37	33.64	1.026
1996	T5 (°C)	21.63	23.84	19.71	1.107
	S5 (psu)	32.70	36.24	31.15	0.834
	T40 (°C)	16.82	19.87	15.05	1.138
	S40 (psu)	35.55	37.58	33.49	0.836

Στα διαγράμματα T-S (Σχήμα 3.1) τα κρύα-χαμηλότερης αλατότητας νερά του 1993 και 1996 ξεχώριζαν σαφώς απ' τα θερμότερα και υψηλότερης αλατότητας νερά του 1994 και 1995.



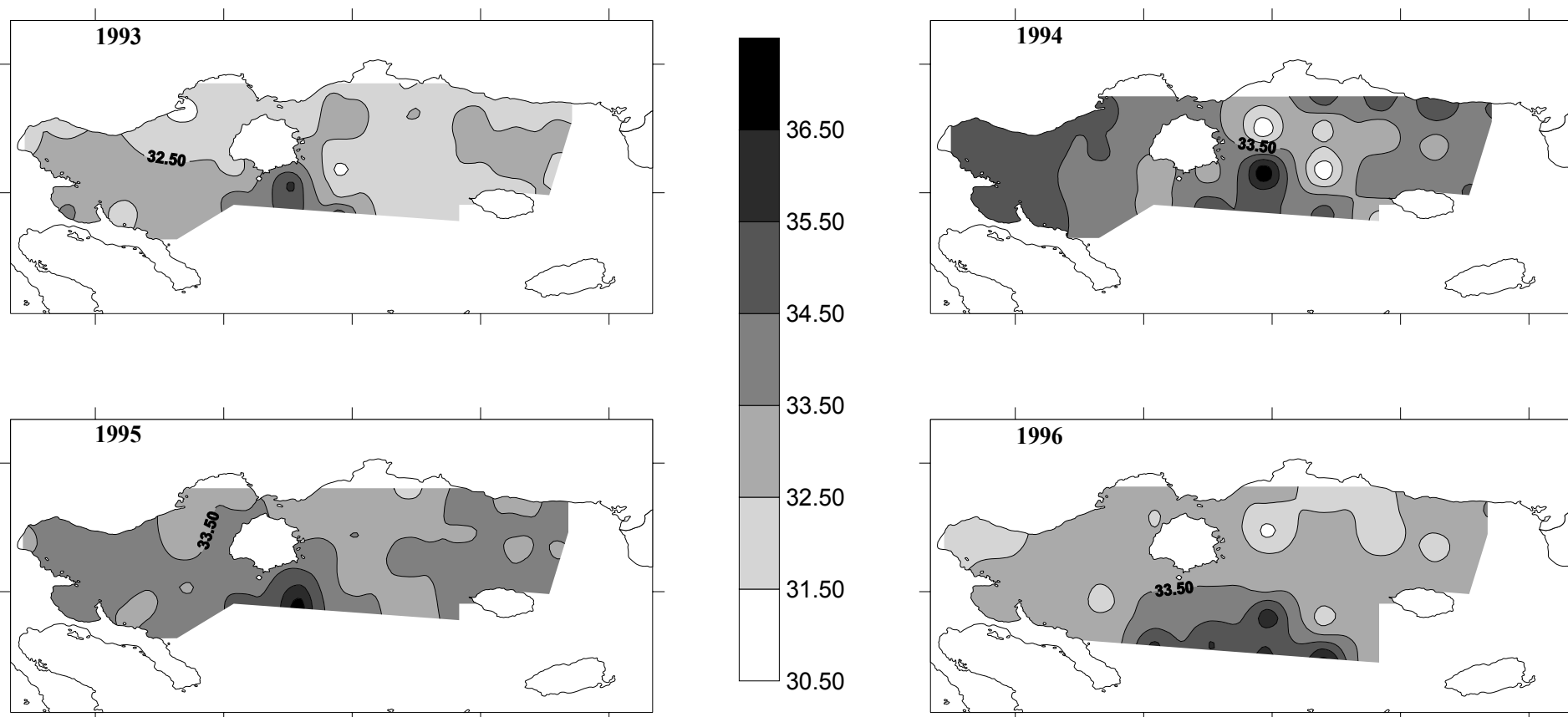
**Σχήμα 3.1.** Διάγραμμα T-S των σταθμών στην επιφάνεια (5m) και στα 0-40m.

Οι οριζόντιες κατανομές της θερμοκρασίας και της αλατότητας (5m και 0-40m) παρουσιάζονται στα Σχήματα 3.2, 3.3, 3.4, και 3.5.



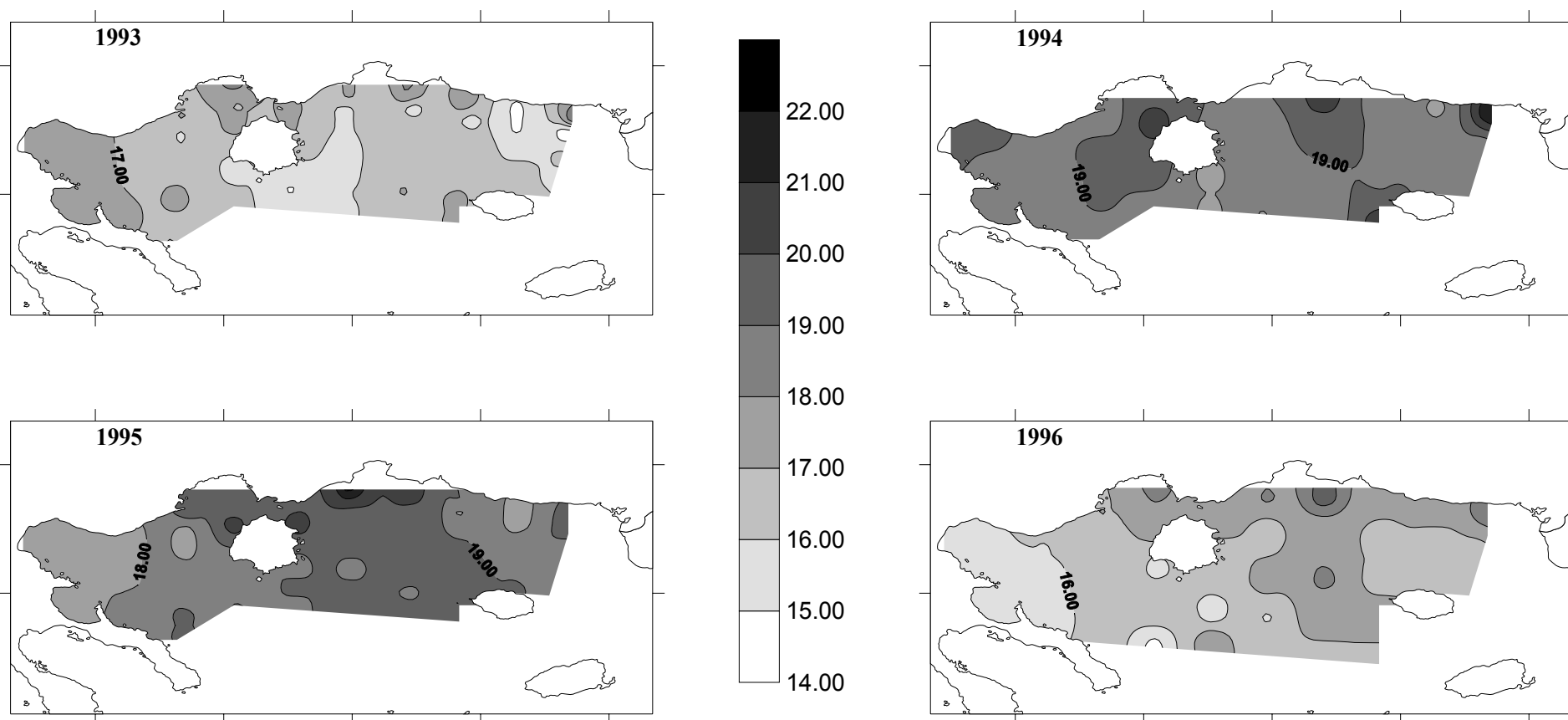
**ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΑ (5m)**

Σχήμα 3.2. Οριζόντια κατανομή της επιφανειακής θερμοκρασίας (T5) τον Ιούνιο του 1993, 1994, 1995, 1996.



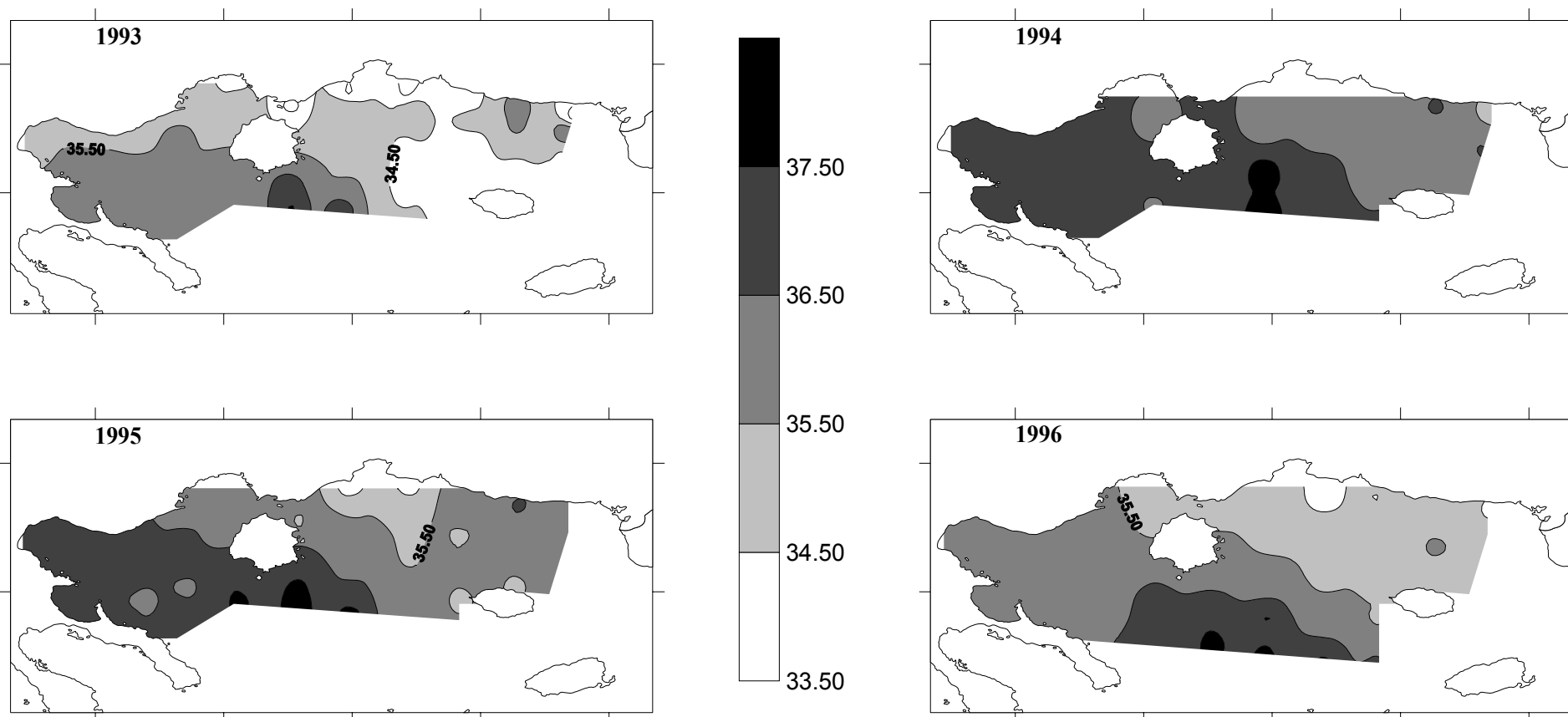
**ΑΛΑΤΟΤΗΤΑ (5M)**

Σχήμα 3.3. Οριζόντια κατανομή της επιφανειακής αλατότητας (S5) τον Ιούνιο του 1993, 1994, 1995, 1996.



**ΘΕΡΜΟΚΡΑΣΙΑ (0-40M)**

**Σχήμα 3.4.** Οριζόντια κατανομή της μέσης θερμοκρασίας του ανωτέρω στρώματος της στήλης νερού (T40) τον Ιούνιο του 1993, 1994, 1995, 1996.



**ΑΛΑΤΟΤΗΤΑ (0-40M)**

Σχήμα 3.5. Οριζόντια κατανομή της αλατότητας του ανωτέρω στρώματος της στήλης νερού (S40) τον Ιούνιο του 1993, 1994, 1995, 1996.

Η επιφανειακή θερμοκρασία και αλατότητα (Σχήματα 3.2 και 3.3 αντίστοιχα) παρουσίαζαν, σε γενικές γραμμές, κοινό πρότυπο μεταξύ των ετών: Ν.-Ν.Α. της Θάσου υπήρχε ένας κυκλώνας, με ψυχρότερα και υψηλότερης αλατότητας νερά, τα οποία σχημάτιζαν ένα μέτωπο (thermohaline front) με τα γενικώς θερμότερα και χαμηλότερης αλατότητας νερά της υφαλοκρηπίδας. Με κάποιες εξαιρέσεις, η περιοχή του Κόλπου της Καβάλας (δυτικά της Θάσου) χαρακτηριζόταν από υψηλότερες επιφανειακές θερμοκρασίες (Πίνακας 3.2) σε σχέση με την περιοχή ανατολικά της Θάσου (Θρακικό). Οι χαμηλότερες επιφανειακές αλατότητες παρατηρήθηκαν στην περιοχή νότια του Πόρτο-Λάγος (Σχήμα 3.3).

**Πίνακας 3.2.** Μέση θερμοκρασία (T, °C) και αλατότητα (S, ‰) στην περιοχή του Θρακικού (ανατολικά της Θάσου) και του Κόλπου Καβάλας (δυτικά της Θάσου) τα τέσσερα διαφορετικά έτη. P = σημαντικότητα της διαφοράς ανάμεσα στις δύο περιοχές (t-test). \* P<0.05, \*\* P<0.01, \*\*\* P<0.001.

Παράμετρος	Έτος	Θρακικό	Κόλπος Καβάλας	P
T5	1993	20.19	22.72	***
	1994	22.75	23.27	
	1995	23.11	24.15	
	1996	21.01	22.50	
T40	1993	16.53	17.06	
	1994	18.87	19.03	
	1995	19.31	18.38	
	1996	17.20	16.29	
S5	1993	32.48	32.50	
	1994	33.88	34.35	
	1995	33.57	33.74	
	1996	32.76	32.70	
S40	1993	34.62	35.46	*
	1994	36.48	36.76	
	1995	35.87	36.61	
	1996	35.29	35.91	

Όσον αφορά στη μέση θερμοκρασία του ανωτέρου στρώματος της στήλης νερού (T40, Σχήμα 3.4), η εικόνα διέφερε από έτος σε έτος. Γενικά, στην περιοχή Β.Α. της Σαμοθράκης τα νερά ήταν ψυχρότερα από ότι στα Β.Δ. Το 1995 και 1996 οι χαμηλότερες θερμοκρασίες παρατηρήθηκαν στο Στρυμονικό σε αντίθεση με το 1993 και 1994. Η οριζόντια κατανομή της αλατότητας (S40, Σχήμα 3.5) ήταν παρόμοια μεταξύ των ετών, με υψηλότερες τιμές νότια και δυτικά της Θάσου (Πίνακας 3.2).

Στα Σχήματα 3.6, 3.7, 3.8, και 3.9 παρουσιάζονται οι κατακόρυφες κατανομές της θερμοκρασίας, της αλατότητας, της πυκνότητας και της σταθερότητας (stability, E), κατά μήκος δύο διαφορετικών διατομών (transects), το 1993, 1994, 1995 και 1996 αντίστοιχα: Τη διατομή Νο 4 στο Θρακικό και τη διατομή Νο 8 στον Κόλπο της Καβάλας (βλέπε Σχήμα 2.1). Η σταθερότητα (E), που είναι η διαφορά της πυκνότητας ( $\sigma_t$ ) απ' την πυκνότητα στην επιφάνεια (Husby & Nelson 1982, Owen et al. 1989, Somarakis et al. 1997a), δείχνει τη στρωματοποίηση (stratification) του νερού. Το 1993 (Σχήμα 3.6) η στρωματοποίηση ήταν έντονη στο Θρακικό (διατομή Νο 4) και υπήρχε ένα κλινές, τόσο στη θερμοκρασία όσο και στην αλατότητα, που ξεκινούσε απ' τα 40m και έφτανε ως την επιφάνεια. Αντίθετα, στον Κόλπο της Καβάλας (Σχήμα 3.6, διατομή Νο 8), τόσο το αλοκλινές όσο και το θερμοκλινές ξεκινούσαν ρηχότερα (30m), ενώ υπήρχε μια επιφανειακή ομογενής ζώνη (surface mixed layer) πλάτους περίπου 10m. Ανάλογη εικόνα παρατηρήθηκε και το 1994 (Σχήμα 3.7). Το 1995 (Σχήμα 3.8) η κατάσταση ήταν διαφορετική. Η ομογενής επιφανειακή ζώνη στην περιοχή του Θρακικού (διατομή Νο 4) ήταν πλατύτερη (>10m), ενώ στον Κόλπο της Καβάλας (διατομή Νο 8), τα κλινή, τα οποία γενικώς άρχιζαν πάνω απ' τα 30m, έφταναν σχεδόν ως την επιφάνεια. Παρόμοια εικόνα παρατηρήθηκε και το 1996 (Σχήμα 3.9). Την ίδια χρονιά, λόγω του ότι η διατομή Νο 4 είναι μακρύτερη (40 ναυτ. μίλια) παρατηρήθηκε και το έντονο μέτωπο (shelf break front) (30-40 ναυτ. μίλια) μεταξύ του θερμού και γλυκού νερού της υφαλοκρηπίδας και του ψυχρότερου και αλμυρού νερού του κυκλώνα της Λεκάνης του Αθω (North Aegean Trench).

Οι τιμές του όγκου ζωοπλαγκτού (ZDV) έδειξαν σημαντικές διαφορές μεταξύ των ετών (Πίνακας 3.3, ANOVA, P<0.001). Συγκεκριμένα, ο ZDV ήταν σημαντικά μεγαλύτερος το 1996 σε σχέση με όλες τις άλλες χρονιές και το 1993 ήταν μεγαλύτερος σε σχέση με 1995 (Tukey test). Μεταξύ των διαφορετικών περιοχών (Θρακικό - Κόλπος Καβάλας, Σχήμα 3.10) δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές

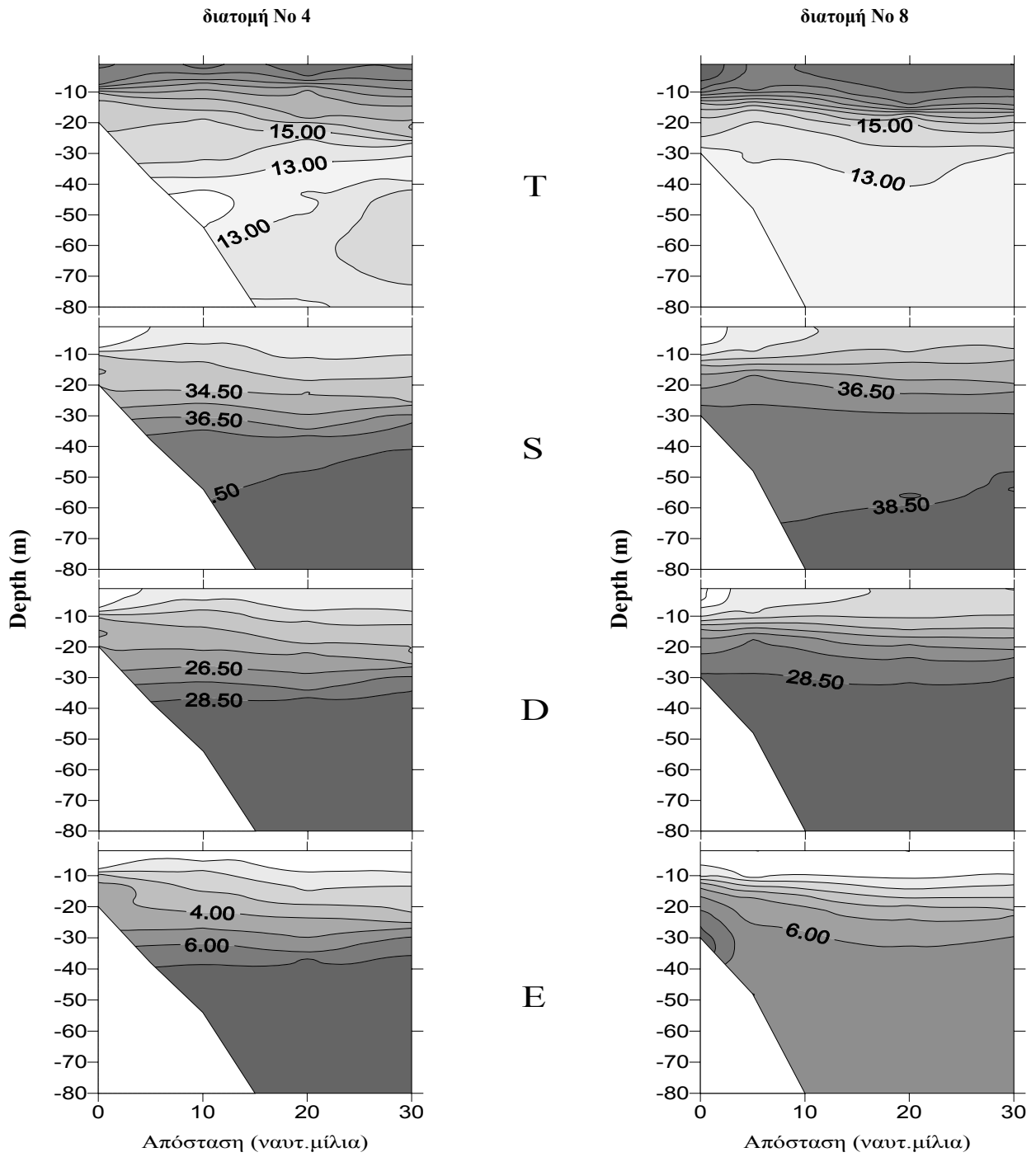
διαφορές, με εξαίρεση το 1996 που ο ZDV ήταν σημαντικά μεγαλύτερος στον κόλπο της Καβάλας ( $t$ -test,  $P < 0.01$ ).

**Πίνακας 3.3.** Μέσος όγκος ζωοπλαγκτού (zooplankton displacement volume, ml/m<sup>2</sup>) ανά έτος και περιοχή (Θρακικό - Κόλπος Καβάλας).

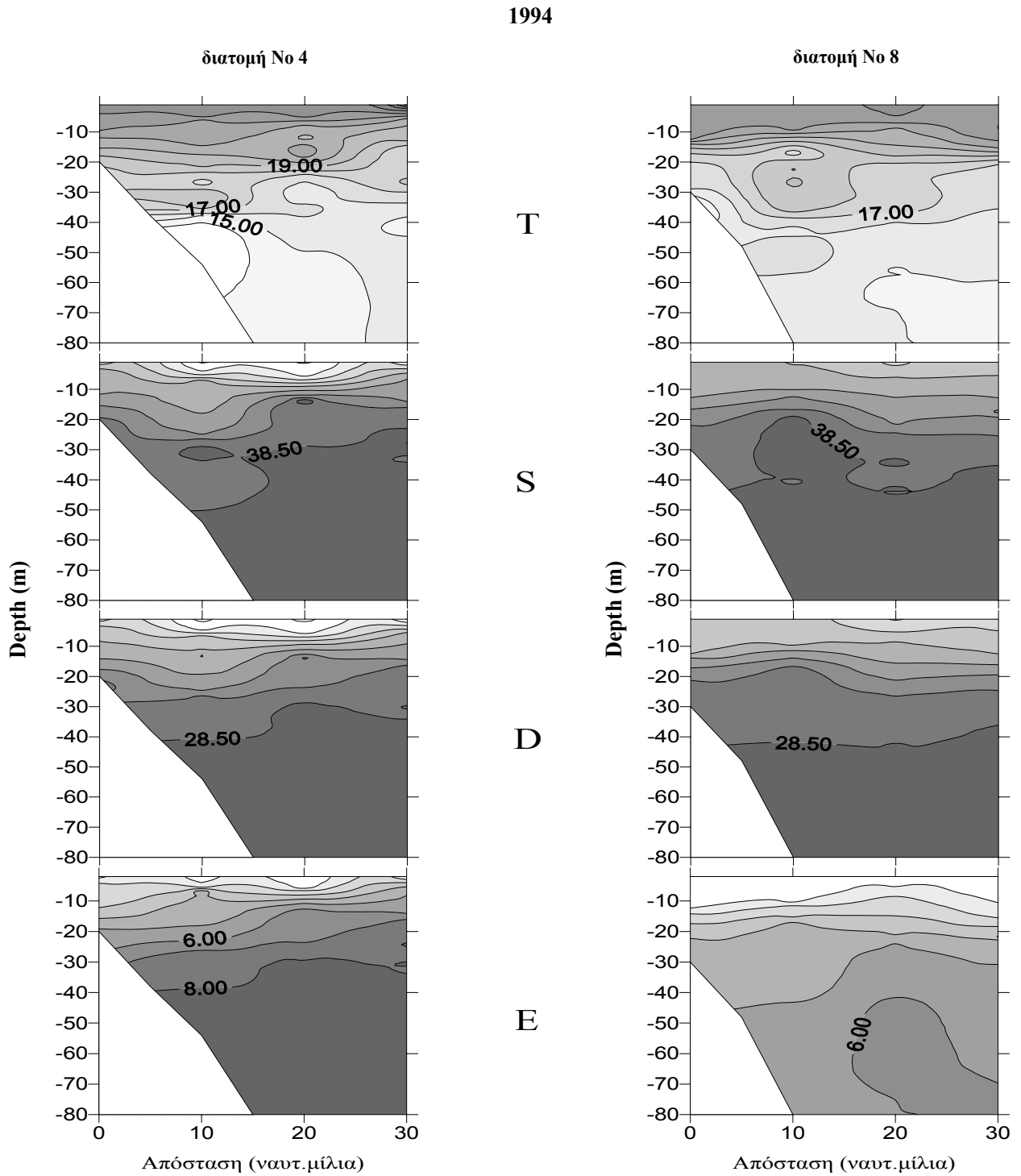
Έτος	Θρακικό	Κόλπος Καβάλας	Σύνολο
1993	21.46	28.42	24.31
1994	18.76	21.81	20.02
1995	17.92	19.86	18.72
1996	29.19	40.68	33.64



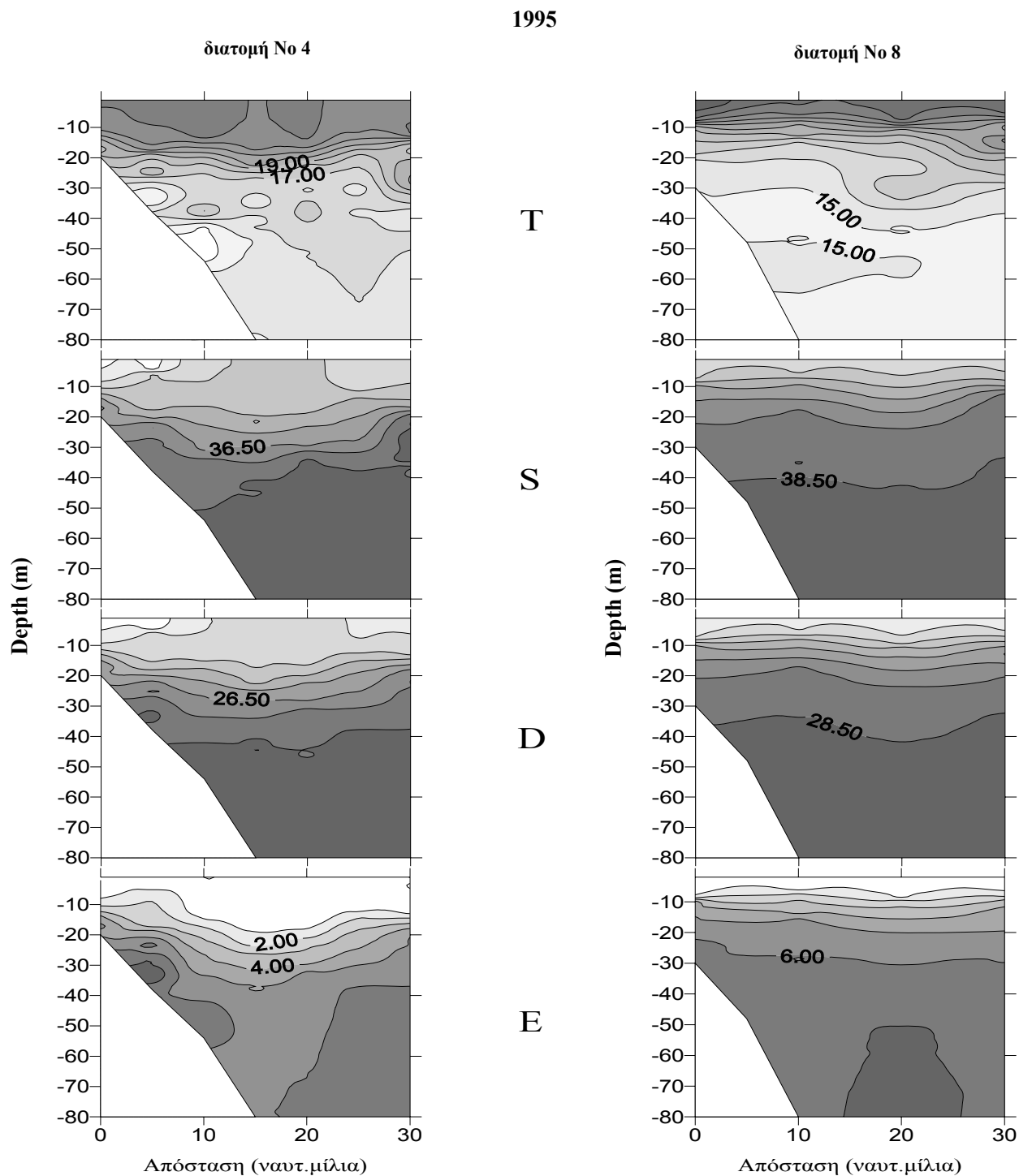
1993



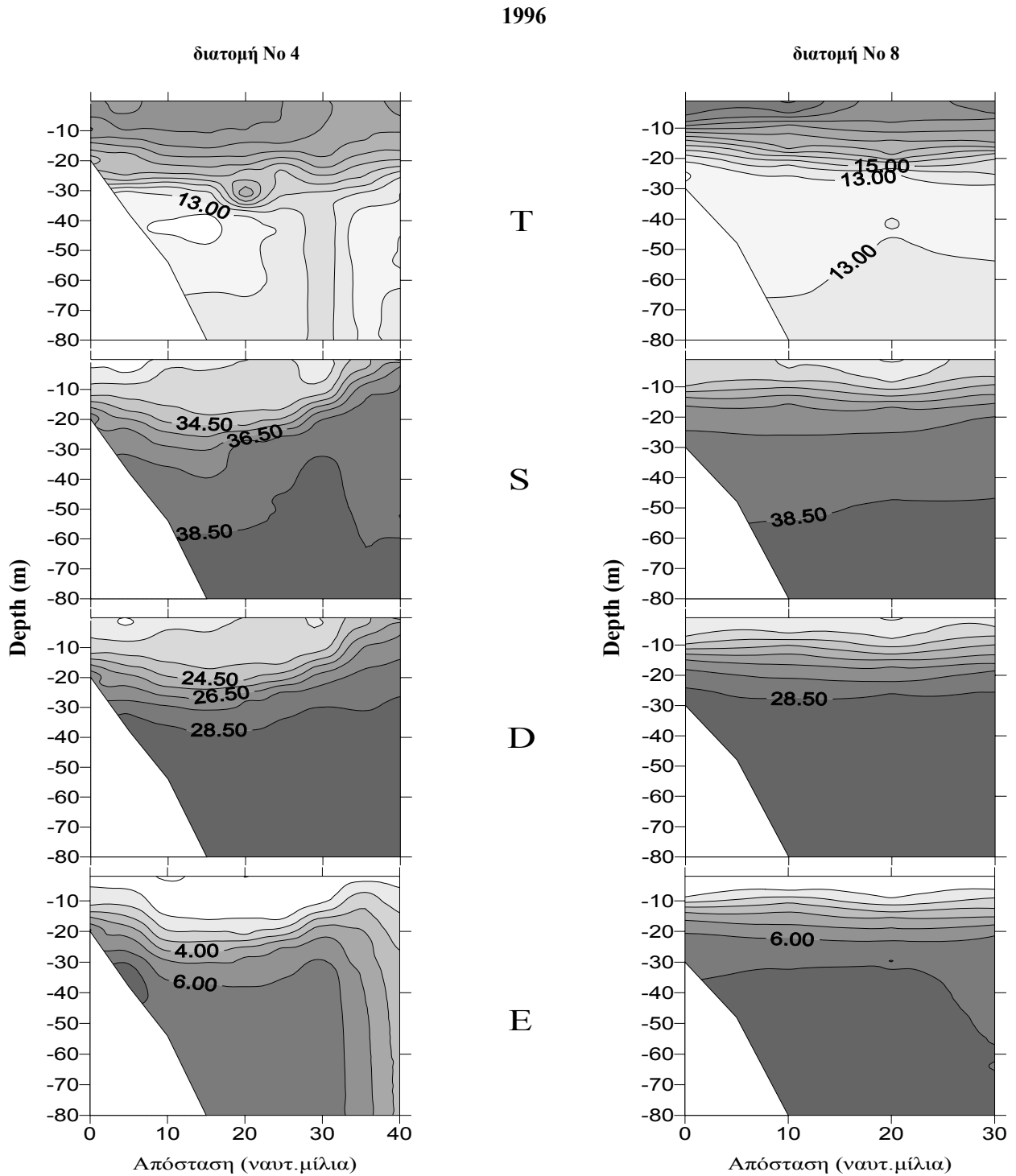
Σχήμα 3.6. Διατομές θερμοκρασίας (T), Αλατότητας (S), Πυκνότητας (D,  $\sigma_t$ ) και Σταθερότητας (E), στο Θρακικό (διατομή No 4) και στον Κόλπο Καβάλας (διατομή No 8), τον Ιούνιο του 1993.



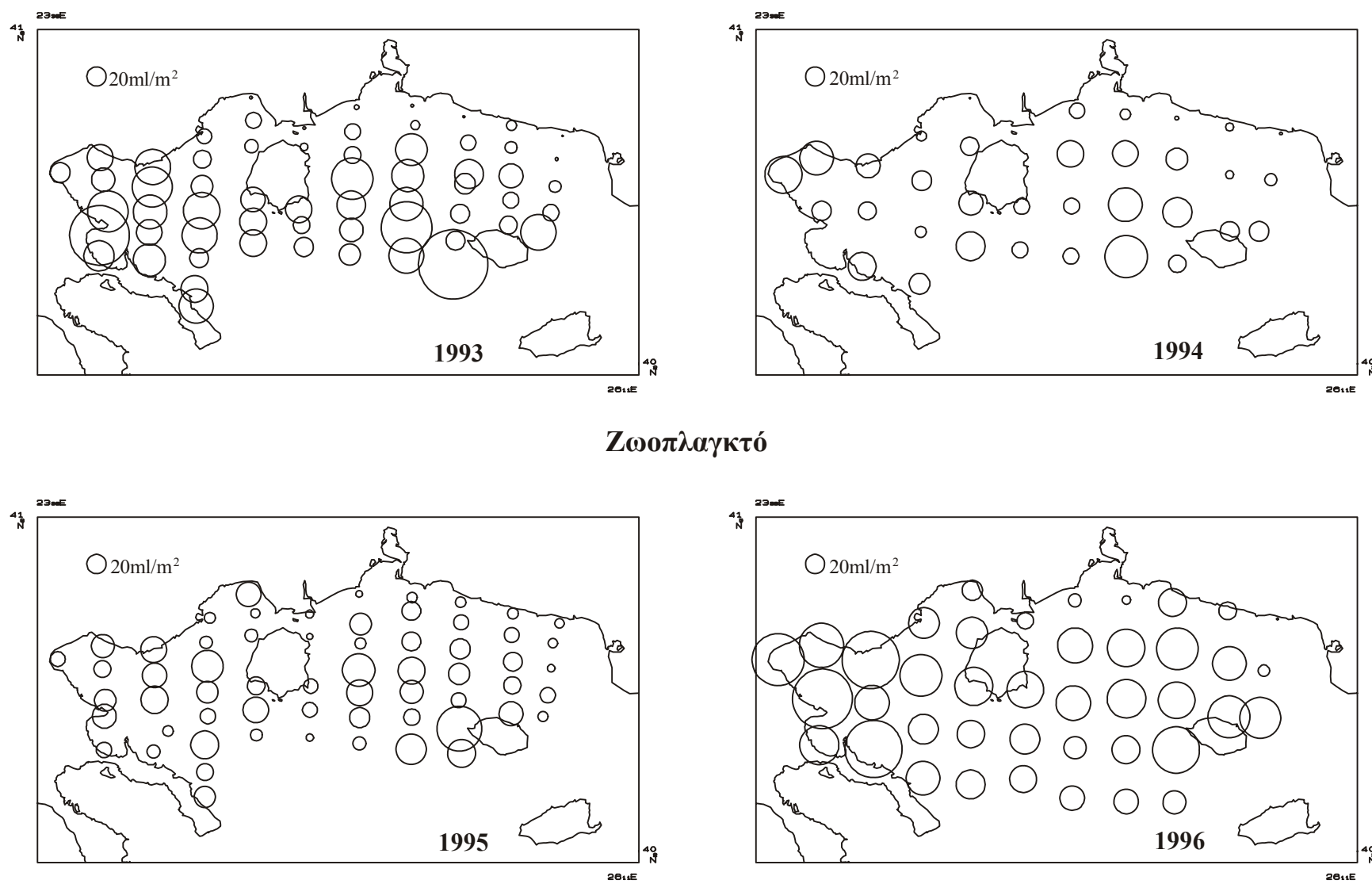
**Σχήμα 3.7.** Διατομές Θερμοκρασίας (T), Αλατότητας (S), Πυκνότητας (D,  $\sigma_t$ ) και Σταθερότητας (E), στο Θρακικό (διατομή No 4) και στον Κόλπο Καβάλας (διατομή No 8), τον Ιούνιο του 1994.



**Σχήμα 3.8.** Διατομές Θερμοκρασίας (T), Αλατότητας (S), Πυκνότητας (D, σ<sub>θ</sub>) και Σταθερότητας (E), στο Θρακικό (διατομή No 4) και στον Κόλπο Καβάλας (διατομή No 8), τον Ιούνιο του 1995.



**Σχήμα 3.9.** Διατομές Θερμοκρασίας (T), Αλατότητας (S), Πυκνότητας (D,  $\sigma_t$ ) και Σταθερότητας (E), στο Θρακικό (διατομή No 4) και στον Κόλπο Καβάλας (διατομή No 8), τον Ιούνιο του 1996.



**Σχήμα 3.10.** Οριζόντια κατανομή του δείκτη ZDV (Zooplankton Displacement Volume). Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του μεγέθους του ZDV.

### 3.2. Ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις

Τα αποτελέσματα της ανάλυσης των ιχθυονυμφών συνοψίζονται στον Πίνακα 3.4. Συνολικά αναγνωρίστηκαν 60 taxa (46 σε επίπεδο είδους, 11 σε επίπεδο Γένους και 3 σε επίπεδο Οικογένειας), απ' τα οποία τα 30 συλλέχθηκαν και στα τέσσερα ταξίδια. Οι πιο κοινές ιχθυονύμφες ήταν αυτές των μικρών και μεσαίων πελαγικών ειδών *Engraulis encrasicolus*, *Sardinella aurita*, *Trachurus mediterraneus* και *Scomber japonicus*, ορισμένων μεσοπελαγικών ειδών, π.χ. *Ceratoscopelus maderensis*, *Hygophum spp.*, *Myctophum punctatum*, *Maurolicus muelleri* και των βενθοπελαγικών *Serranus hepatus*, *Callionymus spp.*, *Cepola rubescens*, *Arnoglossus spp.*, Gobiidae, Sparidae, *Serranus cabrilla*, *Mullus spp.* και *Chomis chromis*, *Coris julis*, *Symphodus spp.*

#### 3.2.1. Διαφορές μεταξύ των ετών

Παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές στις τάσεις αφθονίας των διαφορετικών taxa ανάμεσα στα έτη (Πίνακας 3.4), που συνοψίζονται στον Πίνακα 3.5, με παραδείγματα στο Σχήμα 3.11. Σε γενικές γραμμές βρέθηκαν τα εξής :

1. Ιχθυονύμφες μεσοπελαγικών ειδών. Το σύνολο σχεδόν των μεσοπελαγικών taxa (*C.braueri*, *Vinciguerrria spp.*, *B.glaciale* [Σχήμα 3.11.A], *C.maderensis*, *M.punctatum* [Σχήμα 3.11.A], *Hygophum spp.* [Σχήμα 3.11.A], *L.crocodilus*, *Lestidiops spp.*, *M.muelleri* [Σχήμα 3.11.A]) παρουσίαζαν μεγαλύτερες αφθονίες το 1996, και κάποια απ' αυτά (π.χ. *M. muelleri*, *Hygophum spp.*) και το 1993. (Το γεγονός ότι το 1996 είχαμε περισσότερους σταθμούς εκτός υφαλοκρηπίδας δεν επηρέαζε τα αποτελέσματα.)
2. Ιχθυονύμφες επιπελαγικών ειδών. Με την εξαίρεση του γαύρου *E. encrasicolus* (Σχήμα 3.11.B) που παρουσίαζε υψηλές αφθονίες το 1993 και 1996, οι ιχθυονύμφες των υπολοίπων ειδών (*S. aurita* [Σχήμα 3.11.B], *T. mediterraneus*, *S. japonicus* [Σχήμα 3.11.B], *A. rochei* [Σχήμα 3.11.B]) παρουσίαζαν τάση υψηλότερης αφθονίας κατά το 1994 και 1995 (τα “θερμά” έτη). Το *T. trachurus* βρέθηκε σε πάρα πολύ μικρές συγκεντρώσεις (προφανώς ο Ιούνιος είναι το τέλος της αναπαραγωγής του) και δεν παρουσίαζε συγκεκριμένη τάση μεταξύ των ετών (Πίνακας 3.4).
3. Ιχθυονύμφες βενθοπελαγικών ειδών. Ορισμένα είδη (*Mullus spp.* [Σχήμα 3.11.Γ], *S. cabrilla* [Σχήμα 3.11. Γ], *Scorpaena spp.* [Σχήμα 3.11.Γ], *C. julis* [Σχήμα 3.11.Γ] και *C. chromis*) παρουσίαζαν υψηλότερες αφθονίες τα “θερμά” έτη και ιδιαίτερα το 1994. Τα υπόλοιπα, είτε δεν παρουσίαζαν καμία τάση, ή είχαν ψηλή/χαμηλή συγκέντρωση κάποια μεμονωμένη χρονιά (*S. hepatus*, *C. rubescens*, *Callionymus spp.*, *Arnoglossus spp.*, *P. pagrus*, *B. luteum*, *Symphodus spp.*).

**Πίνακας 3.4.** Σύνοψη των αποτελεσμάτων ανάλυσης των ιχθυονυμφών (Ιούνιος 1993, 1994, 1995, 1996). N%: ποσοστό θετικών σταθμών. X: μέση αφθονία (αριθμός ατόμων/m<sup>2</sup>).

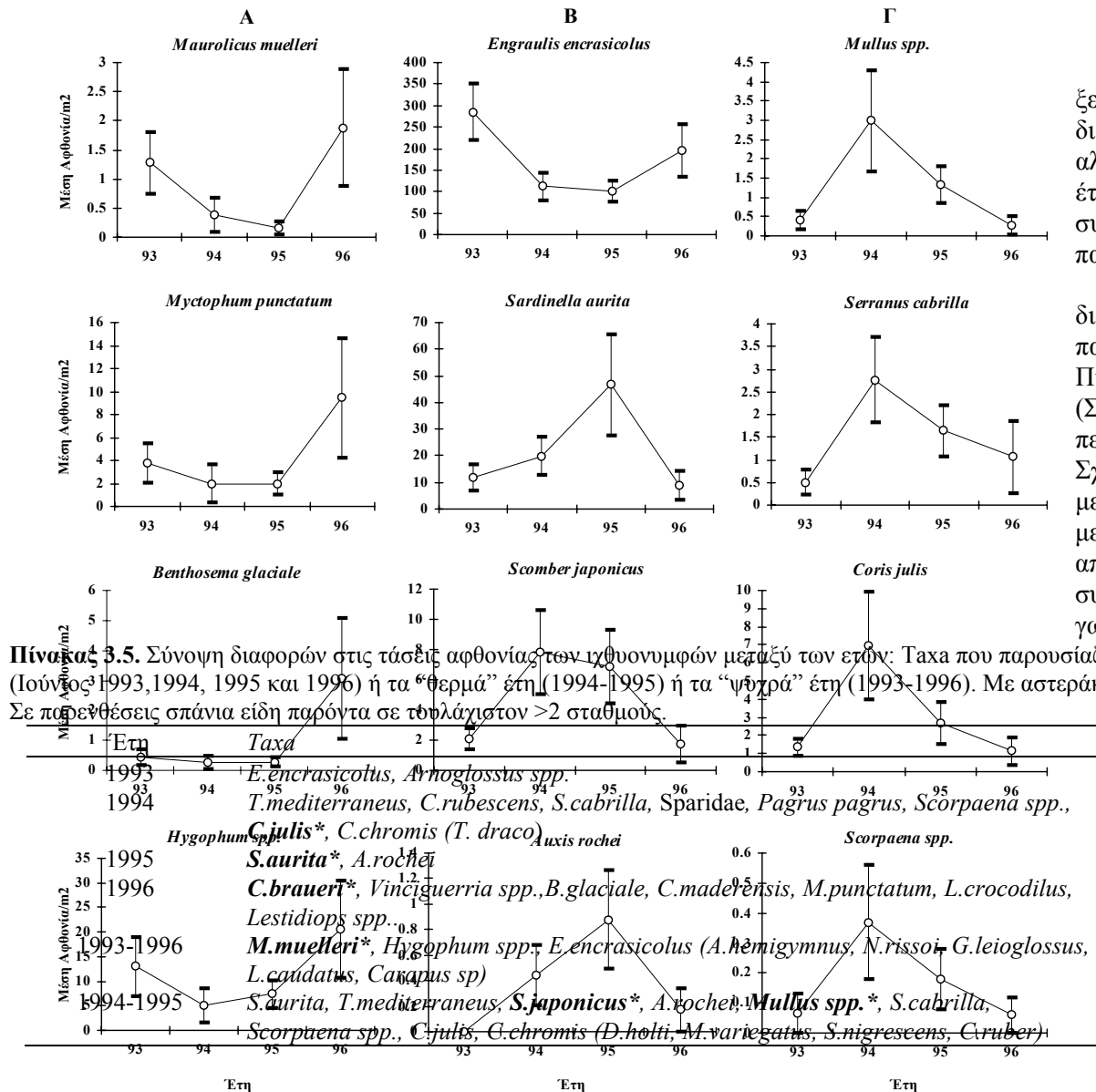
\*: στατιστικά σημαντικές διαφορές στην αφθονία μεταξύ των ετών.

Taxa	1993		1994		1995		1996		
	N%	x	N%	x	N%	x	N%	x	
<i>Sardinella aurita</i>	44.26	11.32	70.59	19.80	93.44	43.03	56.10	7.91	*
<i>Engraulis encrasicolus</i>	100	285.06	94.12	110.12	100	99.65	100	186.54	*
<i>Cyclothone braueri</i>	3.28	0.06	11.76	0.14	22.95	0.27	17.07	1.08	*
<i>Argyroteleus hemigymnus</i>	11.48	0.19					4.88	0.07	
<i>Maurolicus muelleri</i>	32.79	1.15	14.71	0.34	11.48	0.15	31.71	1.83	*
<i>Vinciguerrria spp.</i>	14.75	0.38	14.71	0.27	11.48	0.11	29.27	1.42	*
<i>Stomias boa</i>			5.88	0.05	4.92	0.04	12.20	0.15	
<i>Glossanodon leioglossus</i>	1.64	0.02					4.88	0.12	
<i>Benthoosema glaciale</i>	18.03	0.42	11.76	0.19	16.39	0.24	29.27	2.51	*

<i>Taxa</i>	1993		1994		1995		1996		
	N%	x	N%	x	N%	x	N%	x	
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	54.10	4.00	58.82	16.77	62.30	17.42	65.85	33.00	*
<i>Diaphus holti</i>			2.94	0.03	3.28	0.03			
<i>Hygophum spp.</i>	55.74	12.11	32.35	4.67	47.54	7.09	46.34	19.58	*
<i>Lampanyctus crocodilus</i>	8.20	0.17	20.59	0.75	27.87	0.36	26.83	1.65	
<i>Lobianchia dofleini</i>	8.20	0.34	14.71	0.20	27.87	0.62	21.95	0.84	
<i>Myctophum punctatum</i>	42.62	3.50	20.59	1.62	36.07	1.86	41.46	8.50	*
<i>Lestidiops spp.</i>	8.20	0.18	8.82	0.13	11.48	0.12	26.83	0.65	*
<i>Notolepis rissoi</i>	1.64	0.02					4.88	0.12	
<i>Belone belone gracilis</i>	1.64	0.02							
<i>Syngnathus sp.</i>	1.64	0.03			1.64	0.01			
<i>Coryphaenoides sp.</i>	1.64	0.01			1.64	0.03			
<i>Merluccius merluccius</i>	4.92	0.08			1.64	0.01	4.88	0.08	
<i>Anthias anthias</i>			5.88	0.05					
<i>Callanthias ruber</i>			14.71	0.14	9.84	0.08			
<i>Epinephelus sp.</i>	1.64	0.02	8.82	0.14	3.28	0.03			
<i>Serranus cabrilla</i>	24.59	0.45	70.59	2.76	60.62	1.50	24.39	0.97	*
<i>Serranus hepatus</i>	86.89	10.32	82.35	11.34	85.25	9.78	63.41	2.54	*
<i>Cepola rubescens</i>	72.13	4.61	85.29	8.17	72.13	4.09	60.98	2.10	*
<i>Trachurus mediterraneus</i>	63.93	5.96	79.41	10.74	86.89	7.07	65.85	3.17	*
<i>Trachurus trachurus</i>	14.75	0.20	17.65	0.26	11.48	0.16	12.20	0.15	
<i>Brama brama</i>					1.64	0.01			
<i>Mullus spp.</i>	18.03	0.34	64.76	2.75	49.18	1.30	7.32	0.21	*
<i>Boops boops</i>	16.39	0.24			11.48	0.07	7.32	0.14	
<i>Dentex dentex</i>	8.20	0.13	2.94	0.02			2.44	0.02	
<i>Pagrus pagrus</i>	8.20	0.07	47.06	1.09	16.39	0.21	21.95	0.34	*
Sparidae (ή Centracanthidae)	77.05	4.91	82.35	6.77	95.08	3.73	60.98	2.19	*
<i>Chromis chromis</i>	18.03	1.76	73.53	4.42	73.77	2.70	9.76	1.33	
<i>Coris julis</i>	50.82	1.28	67.65	6.65	63.93	2.39	26.83	0.92	*
<i>Symphodus spp.</i>	29.51	0.68	58.82	1.68	52.46	1.30	39.02	1.55	
<i>Trachinus draco</i>	1.64	0.03	17.65	0.26	8.20	0.05			*
<i>Uranoscopus scaber</i>	1.64	0.02			1.64	0.01			
<i>Lepidopus caudatus</i>			8.82	0.11	1.64	0.01			
<i>Auxis rochei</i>			26.47	0.39	44.26	0.82	4.88	0.13	*
<i>Euthynnus alletteratus</i>					1.64	0.03			
<i>Scomber japonicus</i>	57.38	1.98	64.71	7.62	65.57	6.59	34.15	1.45	*
Gobiidae	96.72	15.69	85.29	5.18	96.72	10.23	95.12	16.83	*
<i>Callionymus spp.</i>	98.36	12.94	85.29	4.99	91.80	11.86	95.12	8.70	*

<i>Taxa</i>	1993		1994		1995		1996		
	N%	x	N%	x	N%	x	N%	x	
<i>Blennius ocellaris</i>					1.64	0.01			
Blenniidae	18.03	0.36	38.24	0.44	39.34	0.36	24.39	0.40	
<i>Parophidion vassali</i>			8.82	0.08	21.31	0.19	2.44	0.02	
<i>Carapus sp.</i>	4.92	0.07					4.88	0.06	
<i>Liza saliens</i>			5.88	0.06	19.67	0.18	7.32	0.08	
<i>Scorpaena spp.</i>	3.28	0.04	29.41	0.33	16.39	0.14	4.88	0.05	*
<i>Lepidotrigla cavillone</i>	4.92	0.14	5.88	0.05			2.44	0.03	
<i>Arnoglossus spp.</i>	73.77	4.59	76.47	2.39	81.97	2.62	73.17	1.92	*
<i>Buglossidium luteum</i>	18.03	0.36	8.82	0.17	16.39	0.31	12.20	0.87	
<i>Microchirus variegatus</i>			5.88	0.06	1.64	0.01			
<i>Solea lascaris</i>	4.92	0.07			1.64	0.01	14.63	0.10	
<i>Symphurus nigrescens</i>			2.94	0.02	14.75	0.10			
<i>Remora remora</i>					1.64	0.01			
<i>Lophius budegassa</i>					1.64	0.01			
Απροσδιόριστα ή Κατεστραμμένα	96.72	30.35	85.29	5.89	98.36	10.64	95.12	25.60	





### 3.2.2. Ομαδοποιήσεις σταθμών-ειδών

Οι ομαδοποιήσεις σταθμών και ειδών για κάθε έτος ξεχωριστά χαρακτηρίζονταν από μεγάλη και ενδιαφέρουσα διακύμανση, αντανάκλαση της διακύμανσης στην αφθονία, αλλά και στην κατανομή των διαφόρων taxa ανάμεσα στα έτη. Οι χάρτες κατανομής και αφθονίας των άφθονων taxa (με συχνότητα παρουσίας > 10% σε τουλάχιστον δύο έτη) παρουσιάζονται στο Παράρτημα ΙΙ.

Η ανάλυση ομαδοποίησης (cluster analysis) έδωσε διαφορετικές ομάδες σταθμών για κάθε έτος που παρουσιάζονται στο Σχήμα 3.12 και περιγράφονται στον Πίνακα 3.6. Οι ομάδες αυτές ήταν διακριτές και στις NMDS (Σχήμα 3.13) των οποίων η διάταξη εξηγούνταν απ’ τις περισσότερες παραμέτρους που εξετάστηκαν (Πίνακας 3.7, Σχήμα 3.13). Σε γενικές γραμμές το βάθος (D) εξηγούσε το μεγαλύτερο ποσοστό της διακύμανσης και οι περισσότερες μεταβλητές, όπως το Γεωγραφικό πλάτος (LAT), η Απόσταση από την ακτή (Dist) και η αλατότητα (S40 ή S5) ήταν στενά συσχετισμένες με τη διαφοροποίηση σε σχέση με το βάθος (οι γωνίες τομής τους με τον άξονα D ήταν μικρές).

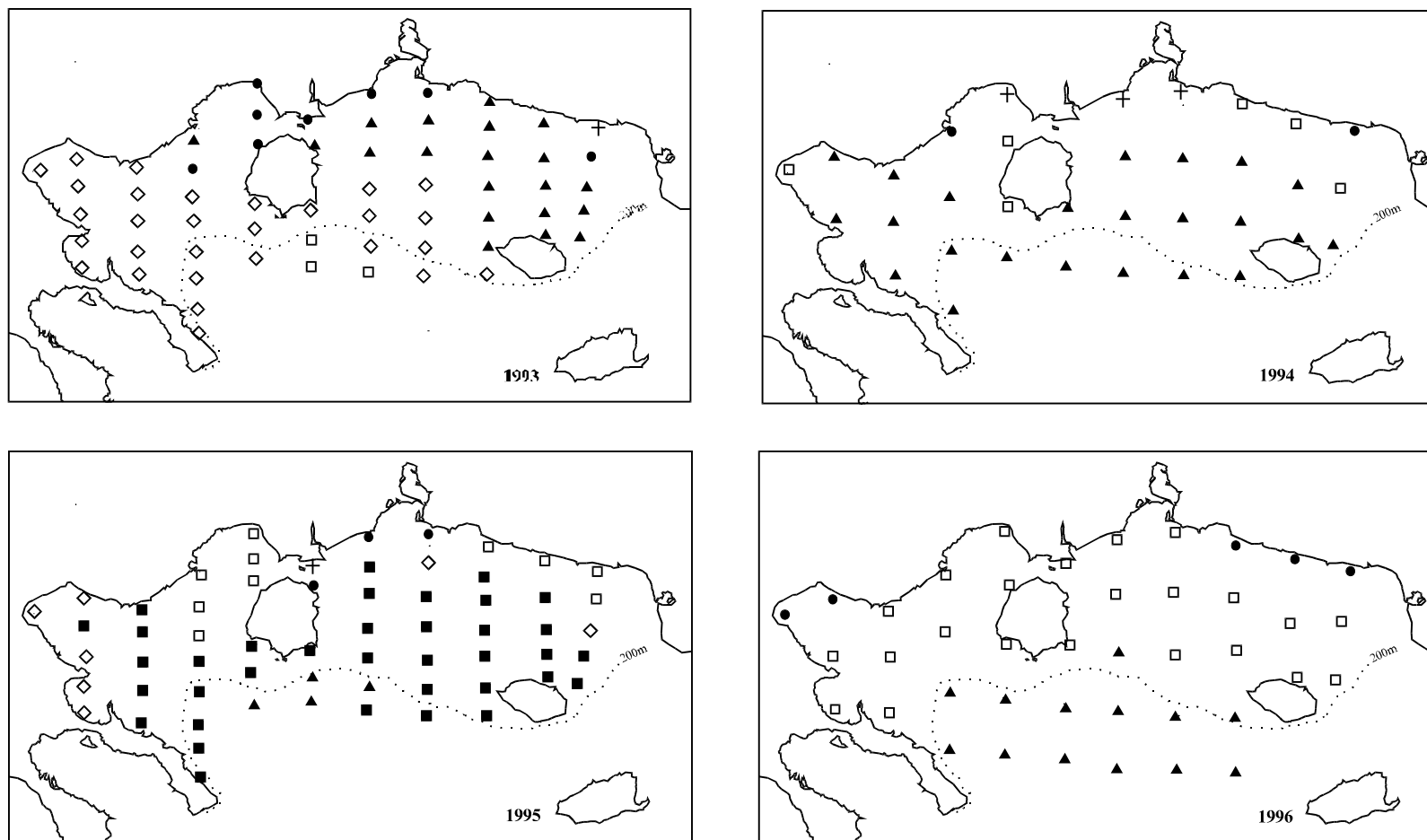
**Σχήμα 3.11.** Μέσες αφθονίες επιλεγμένων taxa κατά τον Ιούνιο 1993, 1994, 1995 και 1996 με 95% διαστήματα εμπιστοσύνης (bootstrapped). Α: μεσοπελαγικά taxa, Β: επιπελαγικά taxa, Γ: βενθοπελαγικά taxa.


Το μεγαλύτερο ενδιαφέρον είχαν τα “ψυχρά” έτη (1993 και 1996) στα οποία υπήρχε και μια διαφοροποίηση σε σχέση με το γεωγραφικό μήκος (LON), η οποία σχετιζόταν στενά με τη διαβάθμιση της επιφανειακής θερμοκρασίας (T5). Το γεγονός αυτό ήταν πιο έντονο το 1993, με τη διακριτή διαφοροποίηση των Ομάδων Γ και Δ (Σχήμα 3.12) που εκτός της επιφανειακής θερμοκρασίας φαινόταν να σχετίζεται με διαβαθμίσεις στο ζωοπλαγκτό (ZDV) και την αλατότητα (S40). Εξάλλου, η κατανομή ή/και αφθονία ορισμένων ειδών (π.χ. *S. aurita*, Παράρτημα II) παρουσίαζαν μια καθαρή διαφοροποίηση σε σχέση με το LON.

Η ομαδοποίηση των taxa (Σχήμα 3.14) παρουσίαζε μια ανάλογη με την ομαδοποίηση των σταθμών ποικιλότητα. Στα δύο αντίθετα άκρα βρισκόταν το 1994, με την ύπαρξη τριών διακριτών ομάδων ειδών, ενώ το 1993 ήταν αδύνατη κάποια ‘λογική’ ομαδοποίηση.

**Πίνακας 3.6.** Συνοπτική περιγραφή των ομάδων σταθμών (A, B, Γ, Δ, E) που προέκυψαν από την ανάλυση ομαδοποίησης (cluster analysis). Σε παρενθέσεις, δίπλα στα έτη, τα ποσοστά ομοιότητας χωρισμού των ομάδων. Ο: σταθμοί που δεν εντάσσονται σε καμία ομάδα (outlier stations).

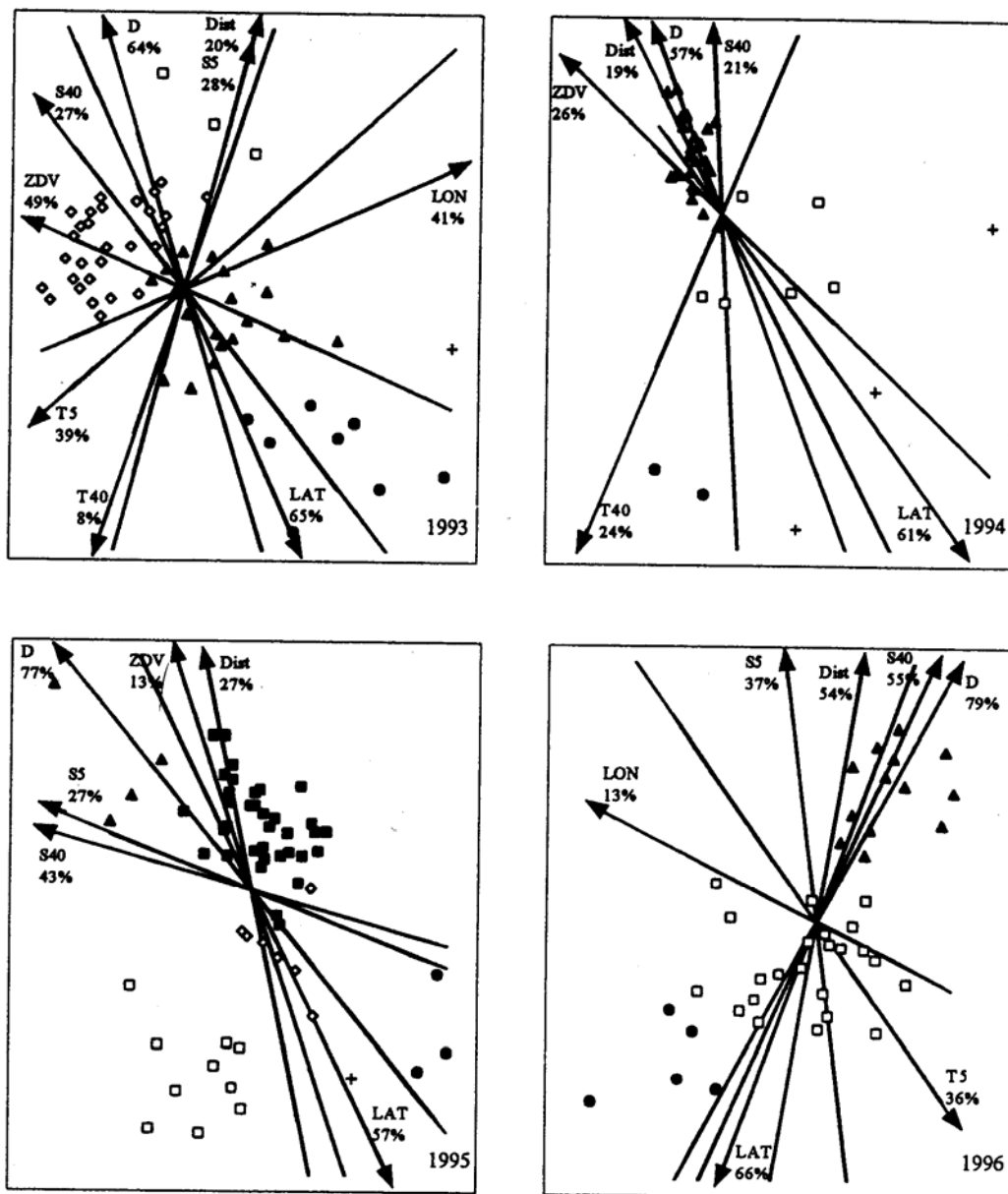
Ομάδα σταθμών	1993 (57%)	1994 (46%)	1995 (60%)	1996 (59%)
A	Μικρή παράκτια ομάδα	Μικρή παράκτια ομάδα	Μικρή παράκτια ομάδα	Μικρή παράκτια ομάδα
B	Μικρή “ωκεάνια” ομάδα	Μικρή παράκτια ομάδα	Μικρή παράκτια ομάδα	Ομάδα “υφαλοκρηπίδας”
Γ	Ομάδα κυρίως ενδιάμεσου βάρους σταθμών στο Θρακικό	Υπόλοιποι σταθμοί	Μικρή “ωκεάνια” ομάδα	“Ωκεάνια” ομάδα
Δ	Υπόλοιποι σταθμοί		Μικρή παράκτια ομάδα	
E			Υπόλοιποι σταθμοί	
O	Ένας παράκτιος σταθμός	Τρεις παράκτιοι σταθμοί	Ένας παράκτιος σταθμός	



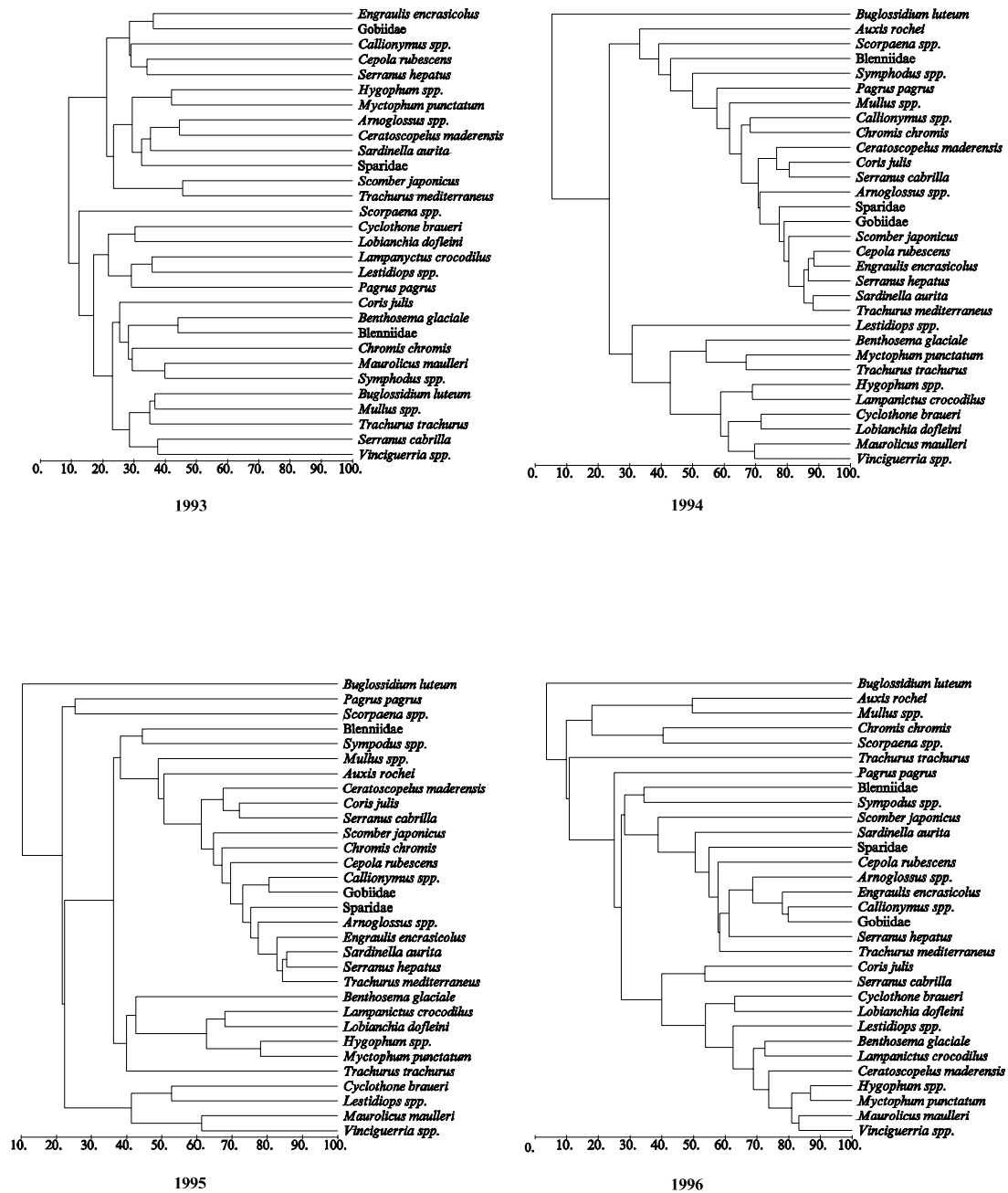
Σχήμα 3.12. Ομάδες σταθμών που προέκυψαν από την ανάλυση ομαδοποίησης των σταθμών. ● : ομάδα Α, □ : ομάδα Β, ▲ : ομάδα Γ,  : ομάδα Δ, ■ : ομάδα Ε, + : outliers.

**Πίνακας 3.7.** Αποτελέσματα της πολλαπλής παλινδρόμησης μεταξύ των διαφορετικών παραμέτρων και της βαθμολογίας (scores) στους δύο άξονες της NMDS. Adj.R<sup>2</sup>: συντελεστής προσδιορισμού, δηλ., το ποσοστό της διακύμανσης που εξηγείται. P: πιθανότητα (από την ανάλυση διακύμανσης).

Έτος	Παράμετρος	Συμβολισμός	Συντελεστές παλινδρόμησης		Συνημίτονα κατεύθυνσης		Adj.R <sup>2</sup>	P
			$b_x$	$b_y$	X	Y		
1993	Γεωγραφικό πλάτος	LAT	0.062	-0.142	0.400	-0.916	0.6482	0.0000
	Γεωγραφικό μήκος	LON	0.662	0.312	0.905	0.426	0.4052	0.0000
	Βάθος	D	-10.9	36.673	-0.285	0.959	0.6373	0.0000
	Απόσταση από την ακτή	Dist	0.824	3.25	0.246	0.969	0.2009	0.0006
	Όγκος ζωοπλαγκτού	ZDV	-10.585	4.855	-0.909	0.417	0.4928	0.0000
	Θερμοκρασία (0-40m)	T40	-0.186	-0.583	-0.304	-0.953	0.0814	0.0449
	Αλατότητα (0-40m)	S40	-0.425	0.562	-0.603	0.798	0.2654	0.0002
	Θερμοκρασία (5m)	T5	-1.599	-1.503	-0.729	-0.685	0.3909	0.0000
	Αλατότητα (5m)	S5	0.233	0.925	0.244	0.970	0.2816	0.0001
1994	Γεωγραφικό πλάτος	LAT	0.109	-0.113	0.694	-0.720	0.6063	0.0000
	Γεωγραφικό μήκος	LON	-	-	-	-	-	0.6560
	Βάθος	D	-12.757	25.607	-0.446	0.895	0.5681	0.0000
	Απόσταση από την ακτή	Dist	-1.446	2.149	-0.558	0.830	0.192	0.0139
	Όγκος ζωοπλαγκτού	ZDV	-5.485	4.005	-0.808	0.590	0.2565	0.0038
	Θερμοκρασία (0-40m)	T40	-0.401	-0.734	-0.479	-0.878	0.2401	0.0071
	Αλατότητα (0-40m)	S40	-0.032	0.424	-0.075	0.997	0.2143	0.0115
	Θερμοκρασία (5m)	T5	-	-	-	-	-	0.9797
	Αλατότητα (5m)	S5	-	-	-	-	-	0.4154
1995	Γεωγραφικό πλάτος	LAT	0.062	-0.13	0.430	-0.903	0.565	0.0000
	Γεωγραφικό μήκος	LON	-	-	-	-	-	0.0797
	Βάθος	D	-22.607	28.461	-0.622	0.783	0.7706	0.0000
	Απόσταση από την ακτή	Dist	-0.506	2.473	-0.200	0.980	0.2673	0.0000
	Όγκος ζωοπλαγκτού	ZDV	-1.121	3.424	-0.311	0.950	0.1265	0.0074
	Θερμοκρασία (0-40m)	T40	-	-	-	-	-	0.1110
	Αλατότητα (0-40m)	S40	-1.018	0.301	-0.959	0.284	0.4299	0.0000
	Θερμοκρασία (5m)	T5	-	-	-	-	-	0.2069
	Αλατότητα (5m)	S5	-0.688	0.281	-0.926	0.378	0.2747	0.0000
1996	Γεωγραφικό πλάτος	LAT	-0.054	-0.17	-0.303	-0.953	0.6611	0.0000
	Γεωγραφικό μήκος	LON	-0.599	0.352	-0.862	0.507	0.1301	0.0267
	Βάθος	D	16.67	35.668	0.423	0.906	0.7896	0.0000
	Απόσταση από την ακτή	Dist	0.79	5.397	0.145	0.989	0.5418	0.0000
	Όγκος ζωοπλαγκτού	ZDV	-	-	-	-	-	0.1077
	Θερμοκρασία (0-40m)	T40	-	-	-	-	-	0.1759
	Αλατότητα (0-40m)	S40	0.304	0.784	0.362	0.932	0.5468	0.0000
	Θερμοκρασία (5m)	T5	0.746	-1.216	0.523	-0.852	0.3562	0.0001
	Αλατότητα (5m)	S5	-0.114	1.051	-0.108	0.994	0.3722	0.0001



**Σχήμα 3.13.** Διαγράμματα NMDS των σταθμών δειγματοληψίας για τα έτη 1993, 1994, 1995, 1996. Απεικονίζονται οι άξονες των παραμέτρων που εξηγούν κατά σημαντικό βαθμό τη διάταξη (Πίνακας 3.7). Κάτω από κάθε παράμετρο σημειώνεται το ποσοστό της μεταβλητότητας που εξηγείται από την πολλαπλή παλινδρόμηση. Τα διαφορετικά σύμβολα αντιστοιχούν στις ομάδες σταθμών του Σχήματος 3.12.

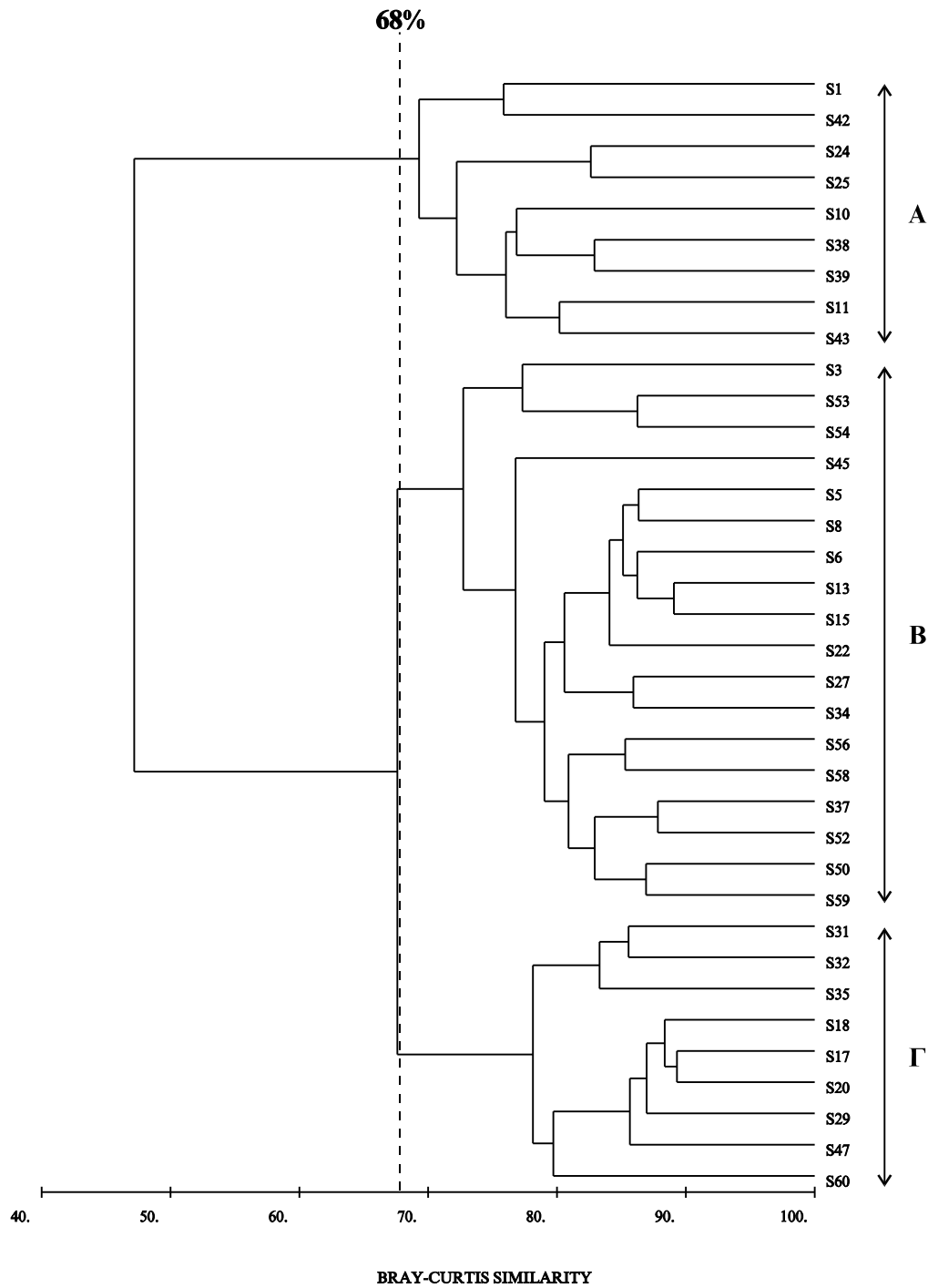


BRAY-CURTIS SIMILARITY

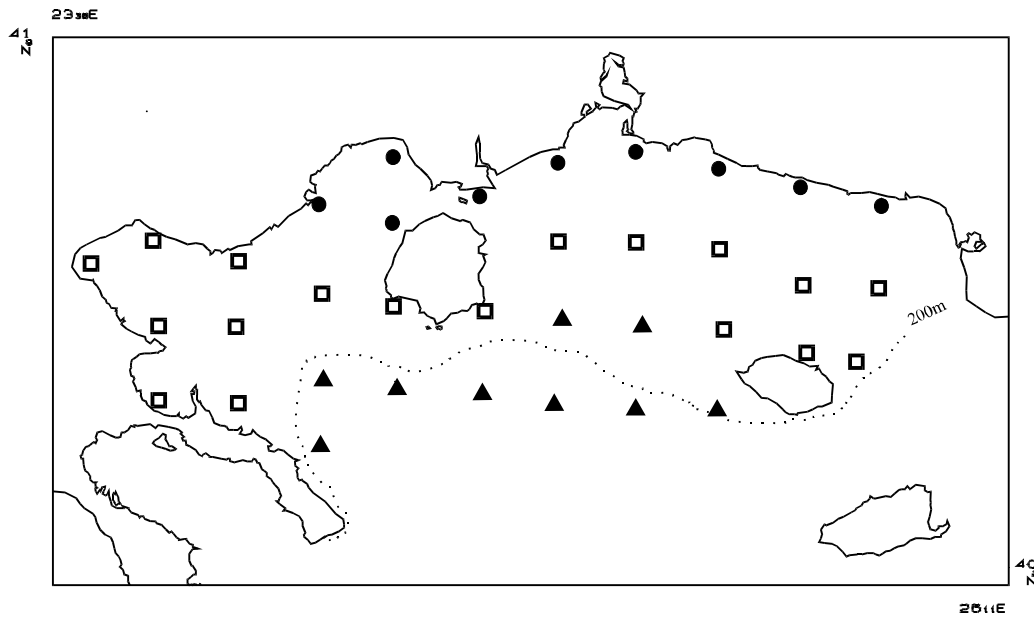
Σχήμα 3.14. Δενδρογράμματα ομαδοποίησης των taxa για τα 1993, 1994, 1995, 1996.

### 3.2.3. Μέση δομή των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων

Όταν χρησιμοποιήθηκαν τα δεδομένα απ' το σύνολο των σταθμών για την ομαδοποίηση, η εικόνα ήταν πιο ξεκάθαρη:



Σχήμα 3.15. Δενδρόγραμμα ομαδοποίησης των σταθμών μετά την ενοποίηση των ετών.



**Σχήμα 3.16.** Οι Ομάδες σταθμών που προέκυψαν από την ανάλυση ομαδοποίησης του Σχήματος 3.15. ● : Ομάδα Α, □ : Ομάδα Β, ▲ : Ομάδα Γ.

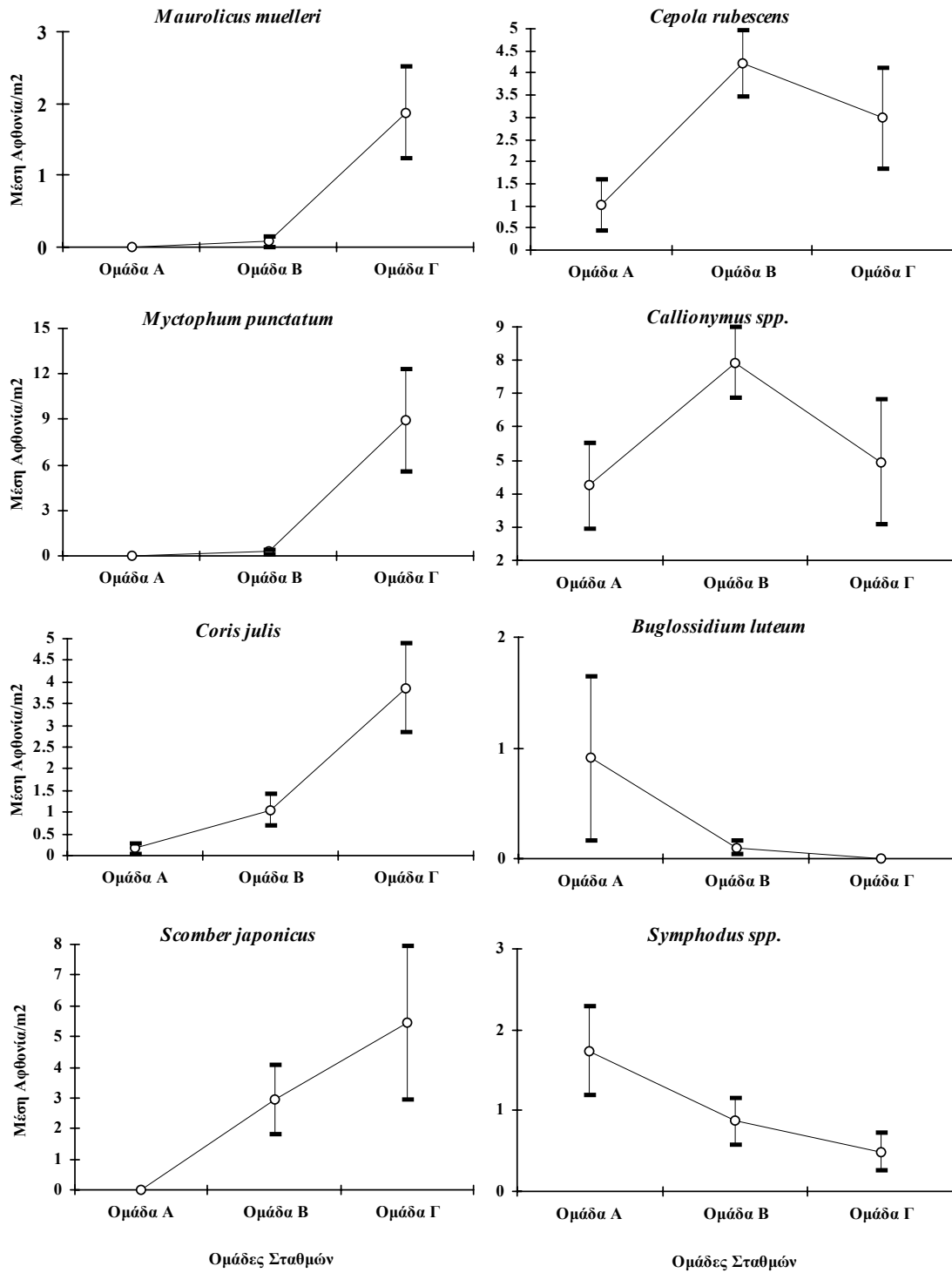
Οι σταθμοί (Σχήμα 3.15) ομαδοποιήθηκαν σε τρεις ευδιάκριτες ομάδες (Α, Β και Γ) που αντιστοιχούσαν σε τρεις διαφορετικές ζώνες βάρους (Σχήμα 3.16). Η Ομάδα Α περιλάμβανε όλους τους παράκτιους σταθμούς, βάρους <math><40\text{m}</math>. (Ο σταθμός Νο3 με βάθος 30m δεν ήταν παράκτιος. Απέχει >10 ναυτ. μίλια απ' την ακτή). Η Ομάδα Γ περιλάμβανε τους σταθμούς έξω ή κοντά στο χείλος της υφαλοκρηπίδας (την ισοβαθή των 200m) και συγκεκριμένα όλους τους σταθμούς με βάθος >110m. Η Ομάδα Β περιλάμβανε όλους τους υπόλοιπους σταθμούς.

Οι διαφορές στη μέση αφθονία για τα διάφορα taxa στις τρεις Ομάδες σταθμών παρουσιάζονται στον Πίνακα 3.8, με παραδείγματα στο Σχήμα 3.17. Γενικώς, οι παράκτιοι-ρηγοί σταθμοί (Ομάδα Α) χαρακτηριζόταν από πολύ χαμηλές αφθονίες (ή απουσία) ειδών που ήταν άφθονα στις Ομάδες Β και Γ, με εξαίρεση τα Gobiidae και Blenniidae και τα χαρακτηριστικά τους taxa (abundance indicator taxa) *B.luteum* και *Symphodus spp.* (Σχήμα 3.17). Χαρακτηριστικό taxon της Ομάδας Β ήταν το *Callionymus spp.* (αν και το *C.rubescens* [Σχήμα 3.17] ήταν επίσης άφθονο στην Ομάδα Β) και της Ομάδας Γ τα μεσοπελαγικά είδη (*C.braueri*, *M.muelleri*, *Vinciguerria spp.*, *B.glaciale*, *C.maderensis*, *Hygophum spp.*, *L.crocodilus*, *L.dolfeini*, *M.punctatum*, *Lestidiops spp.*) και το *C.julis*. Τέλος κάποια άλλα είδη (*S.japonicus* [Σχήμα 3.18] *S.aurita*, *T.trachurus*, *S.cabrilla*, *P.pagrus*) παρουσίαζαν μια σχετικά αυξημένη αφθονία στην Ομάδα Γ, παρόλο που δεν ήταν χαρακτηριστικά της είδη.

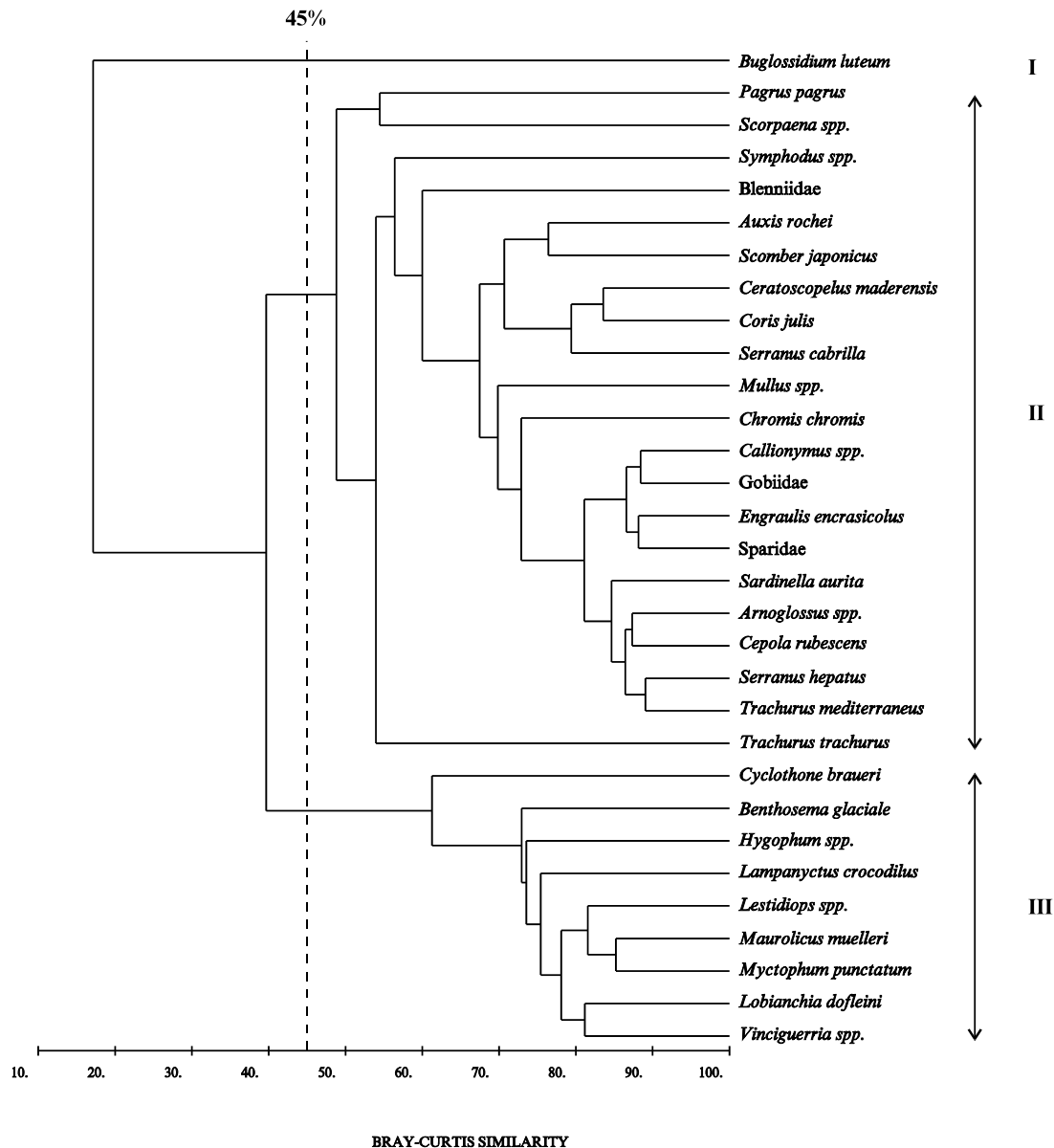


**Πίνακας 3.8.** Μέσες αφθονίες των επικρατών taxa στις τρεις Ομάδες σταθμών που προέκυψαν από την ανάλυση ομαδοποίησης των σταθμών μετά την ενοποίηση των ετών. Αφθονίες που διαφέρουν σε κάποια Ομάδα (όπως προκύπτει από τη σύγκριση των ορίων εμπιστοσύνης) σημειώνονται με αστερίσκο.

Taxa	Μέση Αφθονία		
	Ομάδα Α	Ομάδα Β	Ομάδα Γ
<i>Sardinella aurita</i>	0.385*	10.461	20.821
<i>Engraulis encrasicolus</i>	15.71*	147.618	163.127
<i>Cyclothone braueri</i>		0.027	0.755*
<i>Maurolicus muelleri</i>		0.059	1.86*
<i>Vinciguerria spp.</i>		0.008	1.338*
<i>Benthoosema glaciale</i>		0.04	1.198*
<i>Ceratospopelus maderensis</i>	0.01	3.787*	22.405**
<i>Hygophum spp.</i>		1.233*	23.06**
<i>Lampanyctus crocodilus</i>		0.055*	1.322**
<i>Lobianchia dofleini</i>		0.025	1.286*
<i>Myctophum punctatum</i>		0.249*	8.579**
<i>Lestidiops spp.</i>		0.021	0.664*
<i>Serranus cabrilla</i>	0.01*	0.822	1.633
<i>Serranus hepatus</i>	0.54*	7.806	6.663
<i>Cepola rubescens</i>	0.933*	4.186	2.841
<i>Trachurus mediterraneus</i>	0.424*	5.011	5.899
<i>Trachurus trachurus</i>	*	0.222	0.605
<i>Mullus spp.</i>	0.115*	0.688	0.999
<i>Pagrus pagrus</i>	0.01*	0.292	0.422
Sparidae ή Centracanthidae	1.219*	3.566	3.064
<i>Chromis chromis</i>	0.417*	1.378	1.535
<i>Coris julis</i>	0.162*	0.998	3.682
<i>Symphodus spp.</i>	1.732*	0.847	0.48
<i>Auxis rochei</i>	*	0.245	0.363
<i>Scomber japonicus</i>	0.019*	2.795	5.127
Gobiidae	6.816*	9.344	7.703
<i>Callionymus spp.</i>	4.119	7.855*	4.979
Blenniidae	0.279	0.274	0.32
<i>Scorpaena spp.</i>	*	0.1	0.157
<i>Arnoglossus spp.</i>	0.479*	2.42	3.126
<i>Buglossidium luteum</i>	0.799**	0.099*	



**Σχήμα 3.17.** Μέσες αφθονίες ( $\pm$  95% όρια εμπιστοσύνης) επιλεγμένων taxa στις τρεις Ομάδες σταθμών που προέκυψαν από την ανάλυση ομαδοποίησης (Σχήμα 3.15).



**Σχήμα 3.18.** Δενδρόγραμμα ομαδοποίησης των taxa μετά την ενοποίηση των ετών.

Ομαδοποίηση των ειδών σε επίπεδο ομοιότητας περίπου 45% (Σχήμα 3.18) κατέληξε σε τρεις Ομάδες. Την Ομάδα I που περιλάμβανε το *B. luteum* που ήταν χαρακτηριστικό είδος της Ομάδας σταθμών Α, την Ομάδα III που περιλάμβανε τα μεσοπελαγικά είδη που είναι χαρακτηριστικά της Ομάδας σταθμών Γ (με εξαίρεση το *C. maderensis*) και την Ομάδα II που περιλαμβάνει τα υπόλοιπα πελαγικά και βενθοπελαγικά είδη συμπεριλαμβανομένου και του *C. maderensis* (ήταν άφθονο και είχε ευρεία κατανομή, ακόμα και σε ρηχότερα σε σχέση με τα άλλα Myctophidae νερά).

### 3.3. Παραγωγή αβγών

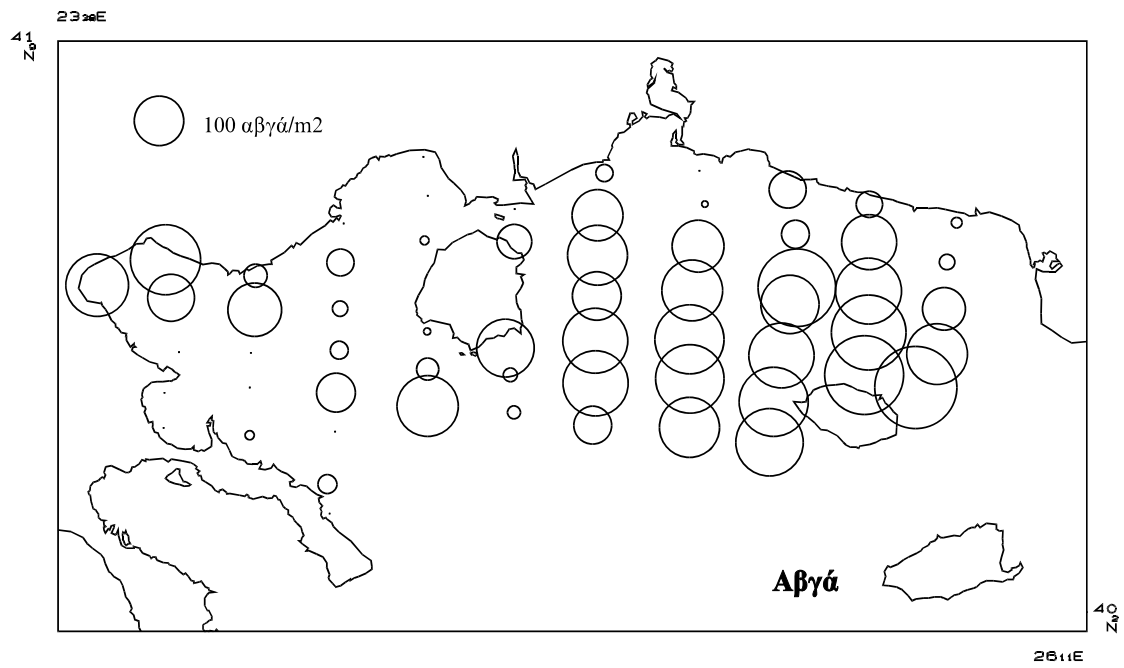
#### 3.3.1. Κατανομή και αφθονία

Οι χάρτες κατανομής και αφθονίας των αβγών παρουσιάζονται στα Σχήματα 3.19, 3.20, 3.21 και 3.22. Σε γενικές γραμμές, οι αφθονίες των αβγών ήταν μεγάλες και η κατανομή τους ευρεία στο σύνολο της περιοχής δειγματοληψίας. Με άλλα λόγια, το Β.Α. Αιγαίο είναι ένα σημαντικό πεδίο αναπαραγωγής του γαύρου. Η μέση αφθονία αβγών ήταν υψηλότερη το 1993 και 1996 (Σχήμα 3.23), ενώ, η αφθονία των αβγών ηλικίας 4-28 ωρών ("Αβγά 0"), ήταν πολύ υψηλή το 1996, εξαιρετικά χαμηλή το 1995 και μέτρια το 1993 και 1994. Θα πρέπει να σημειωθεί εδώ ότι η αφθονία των Αβγών 0, μας δίνει μια εικόνα της ημερήσιας παραγωγής αβγών, μη διορθωμένης ως προς τη θνησιμότητα.

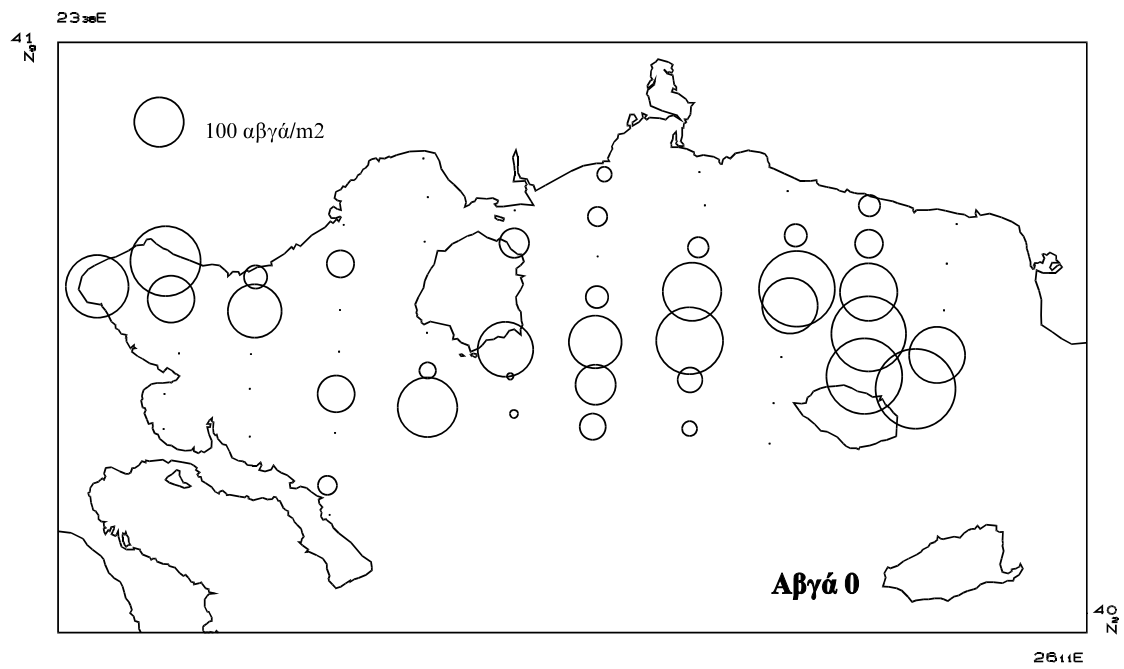
Η ανάλυση των CDFs για το κάθε έτος ξεχωριστά έδειξε ότι η κατανομή αφθονίας των αβγών ήταν, στις περισσότερες περιπτώσεις, ανάλογη των διαθέσιμων τιμών των παραμέτρων (Πίνακας 3.9). Κατ' εξαίρεση, το 1993 και 1995 η ένταση της ωοτοκίας διέφερε σημαντικά σε σχέση με το γεωγραφικό μήκος (ήταν μεγαλύτερη στο Θρακικό σε σχέση με τον κόλπο της Καβάλας, βλέπε επίσης Σχήματα 3.19 και 3.21), γεγονός που συνδυαζόταν με τη διαβάθμιση της επιφανειακής θερμοκρασίας συναρτήσει του γεωγραφικού μήκους (βλέπε Κεφ. 3.1), Έτσι το 1995, η σταθμισμένη CDF της επιφανειακής θερμοκρασίας διέφερε σημαντικά από τη μη σταθμισμένη CDF. Τέλος, το 1995 υπήρχε μια τάση συγκέντρωσης των αβγών μακριά από την ακτή.

Η ανάλυση των δεδομένων μετά την ενοποίηση των ετών, έδειξε ότι η ένταση της ωοτοκίας συνδεόταν ισχυρά με τους περιβαλλοντικούς παράγοντες (θερμοκρασία, αλατότητα, ζωοπλαγκτό), οι οποίοι παρουσίαζαν σημαντικά μεγαλύτερη διακύμανση ανάμεσα στα έτη σε σχέση με τη διακύμανση κάθε έτους ξεχωριστά (βλέπε Κεφ. 3.1). Η ένταση της ωοτοκίας ήταν αυξημένη όταν οι θερμοκρασίες και οι αλατότητες ήταν χαμηλές και ο όγκος του ζωοπλαγκτού μεγαλύτερος (Πίνακας 3.9, Σχήμα 3.24). Τέλος, υπήρχε μια τάση μεγαλύτερης συνολικής συγκέντρωσης αβγών σε μεγαλύτερα γεωγραφικά μήκη (ανατολικά της Θάσου) και σε μεγαλύτερη απόσταση από την ακτή (Πίνακας 3.9, Σχήμα 3.24), ωστόσο η τάση αυτή δεν ήταν σημαντική για τα Αβγά 0.

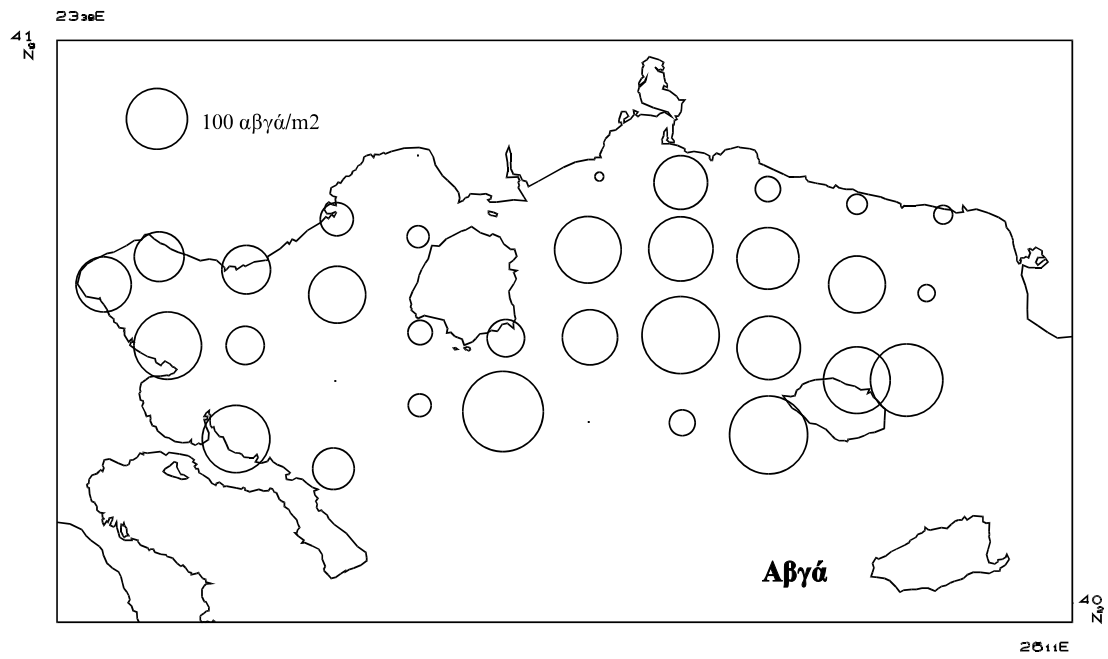
**Συνοψίζοντας, η διακύμανση στην αφθονία των αβγών ήταν μεγαλύτερη μεταξύ των ετών και φαινόταν να συνδέεται με διαφορές στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Μεγαλύτερες αφθονίες παρατηρήθηκαν ανατολικά της Θάσου (Θρακικό).**



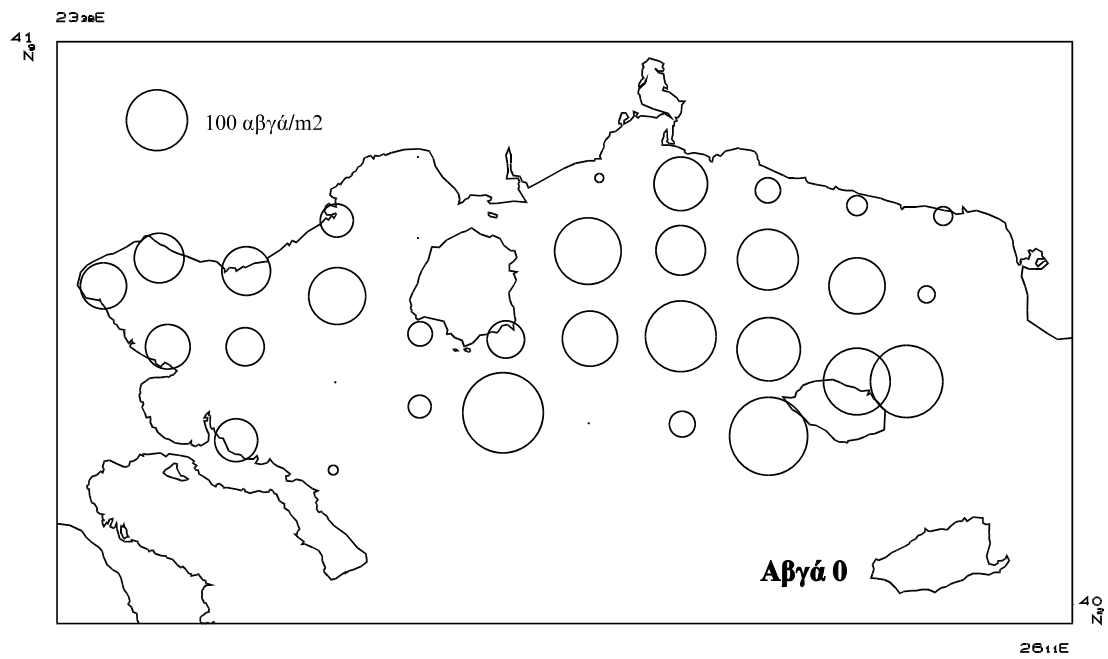
1993



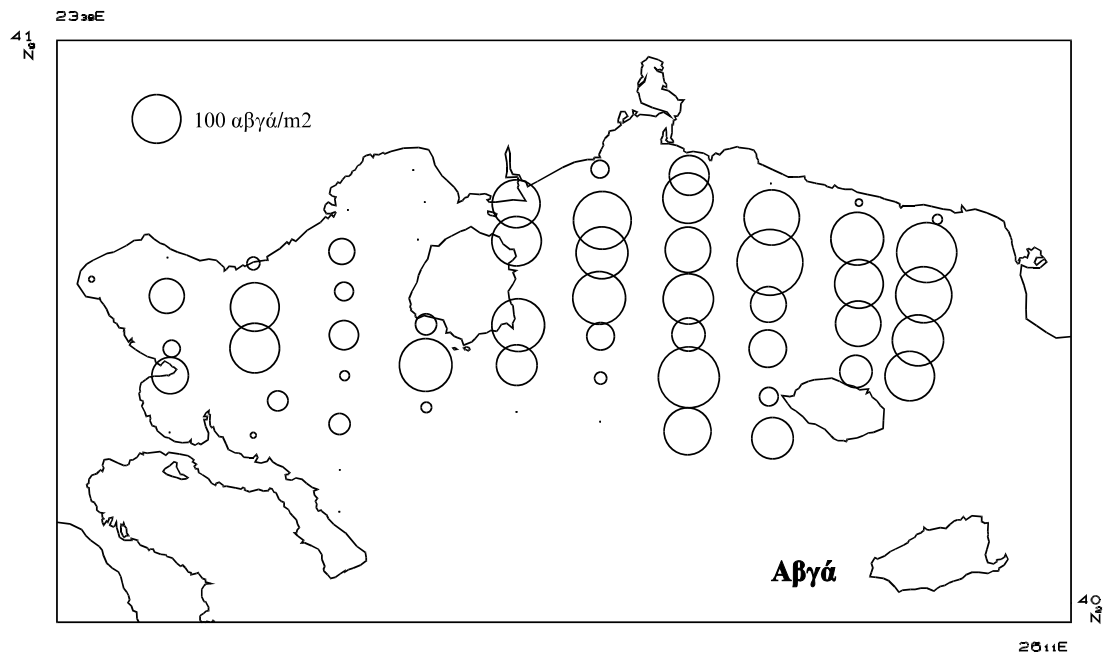
**Σχήμα 3.19.** Κατανομή και αφθονία των αβγών γαύρου κατά τον Ιούνιο 1993. Τα “Αβγά 0” είναι τα αβγά ηλικίας 4-28 ωρών. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



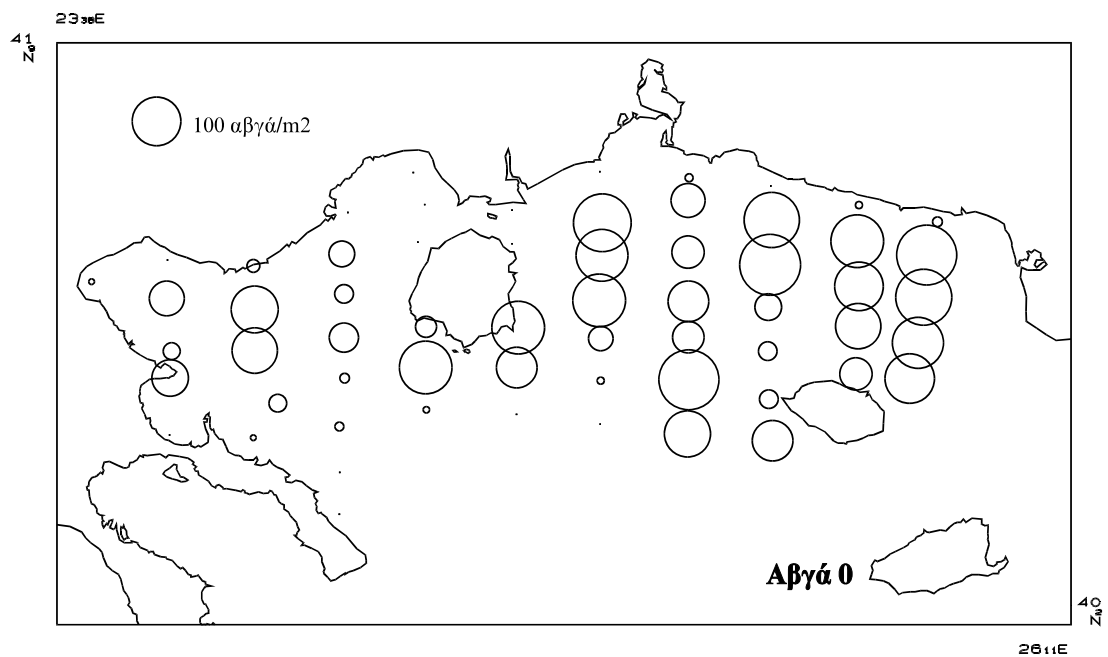
1994



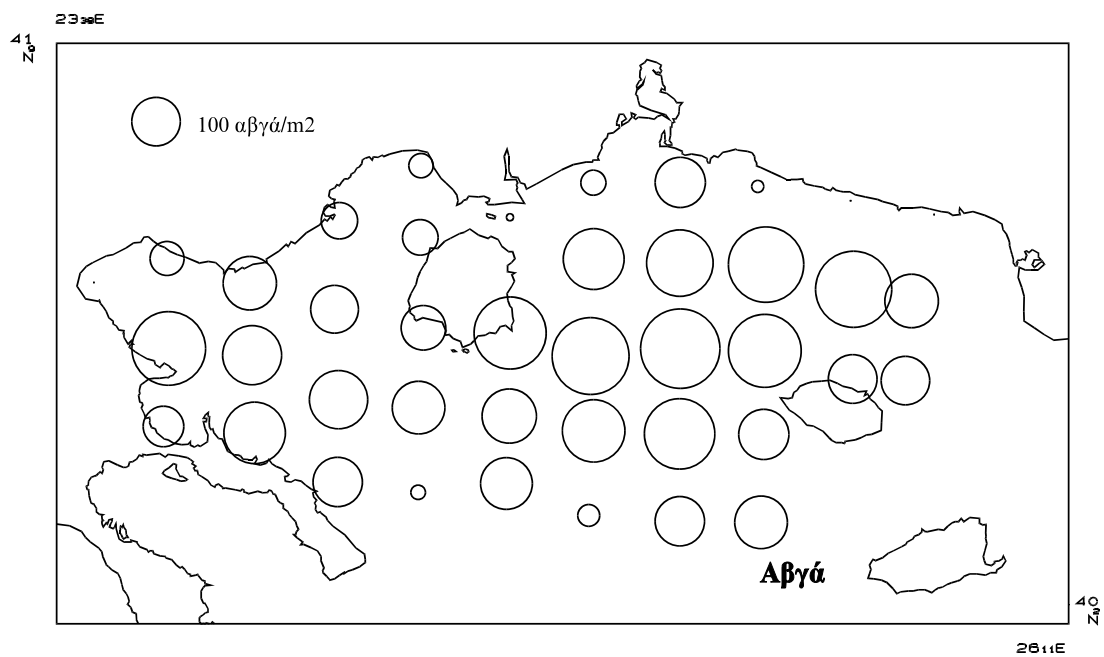
**Σχήμα 3.20.** Κατανομή και αφθονία των αβγών γαύρου κατά τον Ιούνιο 1994 Τα “Αβγά 0” είναι τα αβγά ηλικίας 4-28 ωρών. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



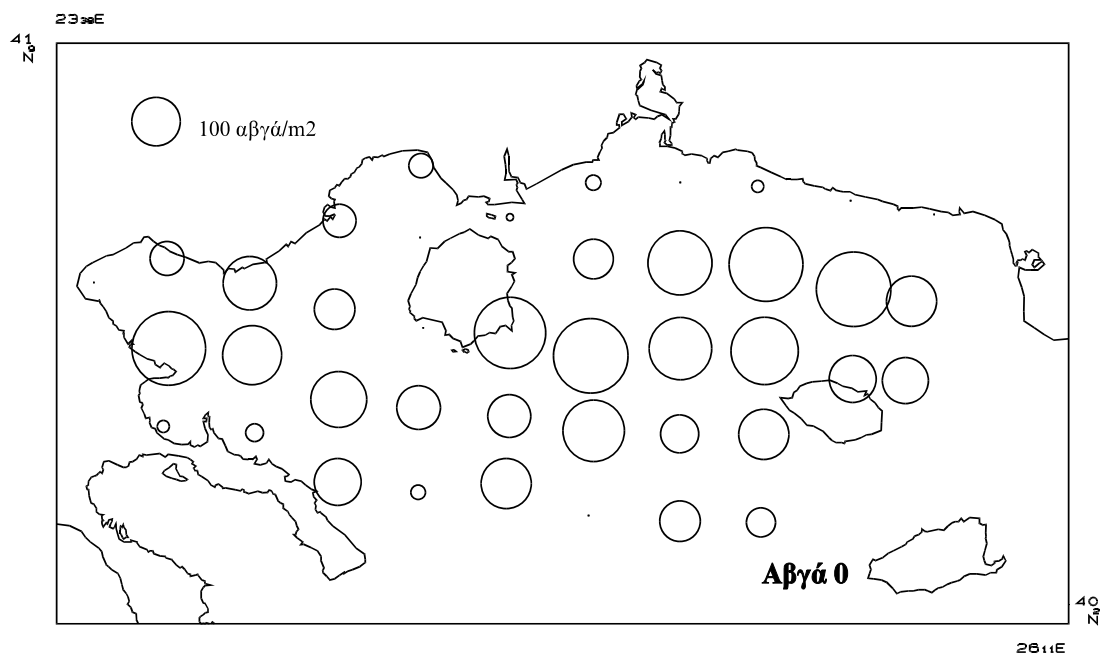
1995



**Σχήμα 3.21.** Κατανομή και αφθονία των αβγών γαύρου κατά τον Ιούνιο 1995 Τα “Αβγά 0” είναι τα αβγά ηλικίας 4-28 ωρών. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



1996



**Σχήμα 3.22.** Κατανομή και αφθονία των αβγών γαύρου κατά τον Ιούνιο 1996 Τα “Αβγά 0” είναι τα αβγά ηλικίας 4-28 ωρών. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



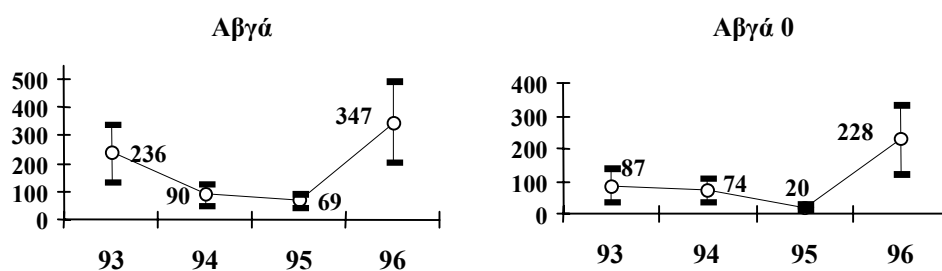
**Πίνακας 3.9.** Αποτελέσματα της σύγκρισης μεταξύ των σταθμισμένων με την αφθονία των αβγών αθροιστικών κατανομών και των μη σταθμισμένων αθροιστικών κατανομών των διαφόρων παραμέτρων (LAT: γεωγραφικό πλάτος, LON: γεωγραφικό μήκος, D: βάθος, Dist: απόσταση από την ακτή, ZDV: όγκος ζωοπλαγκτού, T40: θερμοκρασία 0-40m, S40: αλατότητα 0-40m, T5: θερμοκρασία 5m, S5: αλατότητα 5m). Αβγά: το σύνολο των αβγών. Αβγά 0: αβγά ηλικίας 4-28 ωρών. D: η μέγιστη απόλυτη κάθετη απόσταση των δύο κατανομών (test statistic). S: η διαφορά μεταξύ μέσης “διαθέσιμης” τιμής της παραμέτρου και μέσης τιμής της παραμέτρου που συγκεντρώνονται τα αβγά. P: η πιθανότητα η τιμή του D να είναι μεγαλύτερη ή ίση με την τιμή που παρατηρήθηκε (υπολογίστηκε με 5000 προσομοιώσεις).

Παράμετρος		1993			1994			1995			1996			Σύνολο		
		D	P	S	D	P	S	D	P	S	D	P	S	D	P	S
LAT	Αβγά	23.5	0.167	-182.5	23.2	0.178	-401.8	12.4	0.636	157.9	20.5	0.214	4	17.6	0.187	-218.8
	Αβγά 0	24.2	0.452	-166.2	25.0	0.190	-157.4	12	0.687	48.5	26.6	0.116	42.1	18.4	0.224	-91.7
LON	Αβγά	<b>39.8</b>	<b>0.000</b>	<b>2409.6</b>	20.5	0.301	55.5	<b>28.4</b>	<b>0.009</b>	<b>678.9</b>	20.5	0.194	148.8	<b>22.8</b>	<b>0.036</b>	<b>400.3</b>
	Αβγά 0	<b>46.1</b>	<b>0.001</b>	<b>2300.2</b>	27.3	0.142	327.5	<b>27.8</b>	<b>0.012</b>	<b>672.4</b>	18.2	0.484	103.7	22.5	0.098	427.7
D	Αβγά	20.8	0.227	-65.0	17.2	0.398	162.8	7.6	0.919	-30.2	20.8	0.177	242.1	17.8	0.108	28.5
	Αβγά 0	24.2	0.394	-71.4	18.6	0.462	185.0	7.4	0.926	26.6	17.2	0.53	-293.9	13.2	0.499	-109.2
Dist	Αβγά	16.7	0.558	119.0	22.0	0.190	122.3	<b>29.7</b>	<b>0.004</b>	<b>218.7</b>	24.5	0.097	143.3	<b>25</b>	<b>0.011</b>	<b>205.8</b>
	Αβγά 0	19.4	0.700	119.4	30.3	0.067	120.7	<b>28</b>	<b>0.011</b>	<b>182.7</b>	21.2	0.31	66.1	20.5	0.143	137.8
ZDV	Αβγά	20.3	0.324	83.7	21.9	0.227	164.5	12.3	0.573	-166.3	25.5	0.079	193	<b>37.7</b>	<b>0</b>	<b>450</b>
	Αβγά 0	21.2	0.517	62.6	19.1	0.514	109.1	12.7	0.555	-124.1	30.1	0.062	240.4	<b>35.8</b>	<b>0</b>	<b>417.7</b>
T40	Αβγά	25.6	0.686	208.2	5.8	0.948	21.5	13.3	0.468	0.2	10.9	0.696	24.1	<b>25.5</b>	<b>0.008</b>	<b>-365.6</b>
	Αβγά 0	29.9	0.848	31.2	12.1	0.673	42.5	13.1	0.491	-21.3	16.8	0.432	-22.7	<b>30.1</b>	<b>0.009</b>	<b>-407.6</b>
S40	Αβγά	25.8	0.727	-89.3	8.7	0.893	-10.2	17.2	0.255	70.4	15.4	0.489	-105.5	<b>26.1</b>	<b>0.003</b>	<b>-143.4</b>
	Αβγά 0	22.8	0.979	16.6	17.2	0.509	-29.7	14.8	0.399	-33.3	13.4	0.726	-15.8	<b>25.8</b>	<b>0.005</b>	<b>-114.5</b>
T5	Αβγά	26.1	0.080	-67.2	15.5	0.390	5.6	<b>24.1</b>	<b>0.028</b>	<b>-72.3</b>	18.4	0.367	-564.6	<b>33.4</b>	<b>0</b>	<b>-183</b>
	Αβγά 0	26.1	0.069	-129.1	14.4	0.587	5.5	<b>24.2</b>	<b>0.033</b>	<b>-80.7</b>	13.4	0.671	-38.5	<b>30.3</b>	<b>0.004</b>	<b>-156.9</b>
S5	Αβγά	18.1	0.302	-48.3	23.8	0.138	-220.4	16.1	0.209	-58.3	13.6	0.549	-163.3	<b>36.3</b>	<b>0</b>	<b>-290</b>
	Αβγά 0	18.5	0.293	-47.2	24.7	0.207	-228.8	12.1	0.476	-45.2	15.9	0.463	-94.7	<b>35.5</b>	<b>0</b>	<b>-199.4</b>

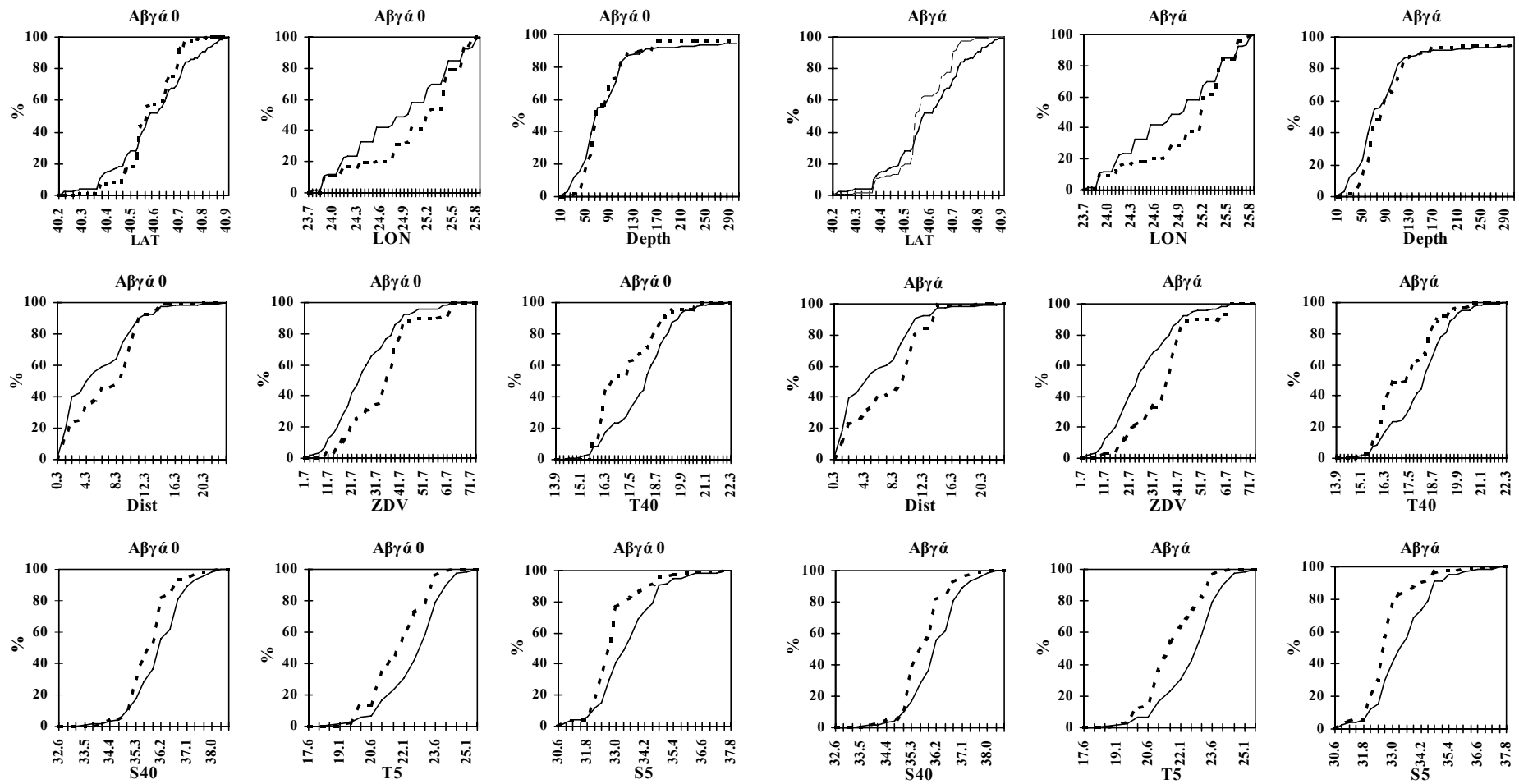
### 3.3.2. Ανάλυση σταδίων αβγών

Στους Πίνακες 3.10, 3.11, 3.12 και 3.13 παρουσιάζονται οι μέσες αφθονίες των αβγών ανά στάδιο εμβρυονικής ανάπτυξης τις διαφορετικές ώρες της ημέρας. Όπως προκύπτει απ' τις ώρες εμφάνισης των πρώιμων σταδίων (I και II) στο πλαγκτό, η ωτοκία λαμβάνει χώρα μια φορά την ημέρα κατά τις νυκτερινές ώρες. Αν και ο αριθμός των δειγμάτων (ανά ώρα ημέρας) ήταν μικρός με αποτέλεσμα να είναι δύσκολο να οριστεί με ακρίβεια η ώρα μέγιστης ωτοκίας (peak) καθώς και τα όρια της ημερήσιας περιόδου ωτοκίας, εντούτοις, θα λέγαμε (βάσει του συνόλου των δεδομένων σταδίων I και II) ότι το μέγιστο της ωτοκίας εντοπίζεται γύρω στα μεσάνυκτα (ή λίγο μετά τα μεσάνυκτα), ενώ τα όρια της ημερήσιας περιόδου ωτοκίας εντοπίζονται μεταξύ 21:00 και 4:00.

Γενικά, η διάρκεια του σταδίου του αβγού ήταν μεγαλύτερη το 1993 και το 1996 (Πίνακες 3.10 και 3.11) όταν οι επιφανειακές θερμοκρασίες ήταν χαμηλότερες (βλέπε Κεφ. 2.1). Με την πάροδο ενός εικοσιτετραώρου απ' την ώρα γονιμοποίησης, τα αβγά κατά την πλειοψηφία τους βρίσκονταν στο στάδιο VI. Στη συνέχεια ήταν δύσκολο να παρακολουθήσουμε τη συνολική πορεία τους (την πορεία της κοόρτης), λόγω των σοβαρών επικαλύψεων που προκαλούσε η διακύμανση στην επιφανειακή θερμοκρασία των σταθμών. Εντούτοις, όπως προβλεπόταν και απ' τις εξισώσεις διάρκειας των σταδίων συναρτήσει της θερμοκρασίας (Σχήμα 2.4), έως και τρεις κοόρτες αβγών ήταν δυνατό να διακριθούν σε κάποιους σταθμούς. Αποτέλεσμα της διακύμανσης στους ρυθμούς επώασης, ήταν η εκκόλαψη να λαμβάνει χώρα καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας. Το 1994 και 1995 που οι θερμοκρασίες ήταν υψηλότερες και η μεταξύ των σταθμών διακύμανση στη θερμοκρασία μικρότερη, οι ρυθμοί επώασης ήταν παρόμοιοι μεταξύ σταθμών (Πίνακες 3.11 και 3.12). Οι ρυθμοί εμβρυονικής διαφοροποίησης ήταν αυξημένοι και η διάρκεια του σταδίου του αβγού κατά κανόνα μικρότερη από 1.5 ημέρα, με την εκκόλαψη να λαμβάνει χώρα τις πρώτες πρωινές έως μεσημβρινές ώρες στο σύνολο σχεδόν των σταθμών.



**Σχήμα 3.23.** Μέση αφθονία (αριθμοί/μ<sup>2</sup>) των αβγών γαύρου με 95% όρια εμπιστοσύνης. Τα “Αβγά 0” είναι τα αβγά ηλικίας 4-28 ωρών.



Σχήμα 3.24. Αθροιστικές κατανομές συχνοτήτων παραμέτρων του ενδιαιτήματος (συνεχής γραμμή) και των σταθμισμένων με την αφθονία των αβγών δεδομένων (στικτή γραμμή). Τα “Αβγά 0” είναι τα αβγά ηλικίας 4-28 ωρών.

**Πίνακας 3.10.** Ιούνιος 1993. Αφθονία αβγών γαύρου ανά στάδιο σε συνάρτηση με την ώρα της ημέρας. Τα σκιασμένα κελιά είναι μέσοι όροι δύο ή περισσότερων παρατηρήσεων, ενώ τα μη σκιασμένα είναι μεμονωμένες παρατηρήσεις. Έντονοι (bold) αριθμοί: εμφανή μέγιστα (modal egg stages).

Ώρα	Αριθμός σταθμών	Θετικοί σταθμοί	ΣΤΑΔΙΑ											
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
0:00	3	3					29,9	<b>34,1</b>	30,1	36,1	10,6	<b>63,3</b>	3,1	
1:00	3	3	473,8	<b>674,6</b>				<b>148,3</b>	81,0	56,0	44,8	8,1	1,0	
2:00	3	2		<b>205,0</b>		6,8	6,0	<b>1063,7</b>	100,4			<b>18,1</b>	<b>10,5</b>	
3:00	3	2		<b>886,9</b>				40,6	<b>136,5</b>	18,7	5,2			
4:00	3	2		<b>56,3</b>				6,3	<b>63,7</b>	<b>27,8</b>	<b>5,7</b>			
5:00	2	2		<b>11,6</b>				<b>21,1</b>	<b>2,5</b>	76,5	<b>184,2</b>	8,1		
6:00	2	2		<b>7,4</b>					1,3	2,7	<b>4,1</b>			
7:00	2	2		<b>113,3</b>					<b>3,8</b>		<b>14,3</b>	6,3		
8:00	1	1						5,1	<b>26,4</b>	4,1	24,4	<b>70,1</b>		
9:00	3	3		1,1	<b>52,6</b>				1,1	<b>6,9</b>		<b>43,4</b>		
10:00	4	3			<b>343,5</b>				<b>1,3</b>		<b>141,5</b>	<b>1,3</b>		
11:00	2	2			<b>125,5</b>			5,0	<b>171,1</b>	<b>23,1</b>	17,0			
12:00	4	3			<b>8,3</b>		2,8		7,1	100,3	<b>349,6</b>	1,0		
13:00	2	2						4,0	<b>23,2</b>	<b>22,6</b>	<b>84,6</b>	58,4	1,0	
14:00	2	1									<b>2,0</b>			
15:00	3	3						<b>11,7</b>	1,6	<b>18,6</b>	<b>16,8</b>	58,5	<b>111,9</b>	4,1
16:00	4	2			<b>26,5</b>		12,6	<b>69,4</b>	<b>214,5</b>	7,6	<b>12,9</b>	<b>105,3</b>	<b>104,3</b>	<b>13,0</b>
17:00	2	1					55,5	<b>67,8</b>	7,4	2,5	6,2	<b>18,5</b>	11,1	
18:00	3	1						<b>5,4</b>		23,8	<b>53,0</b>	10,8	<b>14,1</b>	
19:00	3	2							<b>62,5</b>	13,5	1,0			
20:00	2	2							4,0	<b>232,0</b>				
21:00	1	1							<b>2,7</b>			<b>1,3</b>		
22:00	2	2					6,9	<b>10,2</b>	10,6	<b>22,2</b>	<b>46,9</b>	1,1		
23:00	2	2							7,0	<b>289,0</b>				

**Πίνακας 3.11.** Ιούνιος 1994. Αφθονία αβγών γαύρου ανά στάδιο σε συνάρτηση με την ώρα της ημέρας. Τα σκιασμένα κελιά είναι μέσοι όροι δύο ή περισσότερων παρατηρήσεων, ενώ τα μη σκιασμένα είναι μεμονωμένες παρατηρήσεις. Έντονοι (bold) αριθμοί: εμφανή μέγιστα (modal egg stages).

Ώρα	Αριθμός σταθμών	Θετικοί σταθμοί	ΣΤΑΔΙΑ											
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
0:00	3	3							1,9	<b>16,1</b>	1,8	1,0		
1:00	2	2		<b>23,0</b>	10,5				5,2	<b>53,4</b>	25,7	3,0		
2:00	1	1								1,1	<b>2,5</b>	0,4		
3:00	3	3	6,4	<b>125,6</b>					3,2	<b>59,8</b>	18,0	9,6		
4:00	2	2	36,3	<b>263,9</b>						2,4	45,6	<b>52,8</b>		
5:00	1	1		<b>5,0</b>	1,0									
6:00	2	2		<b>1,0</b>								4,0	<b>6,0</b>	2,0
7:00	0	0												
8:00	0	0												
9:00	1	1		85,6	<b>179,8</b>						59,9	<b>77,0</b>	25,7	
10:00	0	0												
11:00	1	1			19,0		<b>21,7</b>	2,7				19,0	<b>59,6</b>	8,1
12:00	1	1					<b>35,7</b>	27,3						
13:00	0	0												
14:00	0	0												
15:00	2	2						3,6	<b>3,9</b>					
16:00	2	2					2,3	<b>31,0</b>	2,2					<b>2,3</b>
17:00	1	1						55,7	<b>96,3</b>					
18:00	2	1						80,4	<b>187,6</b>					
19:00	1	1						3,0	<b>87,0</b>					
20:00	1	1						1,8	<b>15,2</b>					
21:00	2	2						6,1	<b>59,8</b>	7,7			<b>3,0</b>	
22:00	1	1							<b>5,0</b>					
23:00	1	1							154,2	<b>324,7</b>	8,1			

**Πίνακας 3.12.** Ιούνιος 1995. Αφθονία αυγών γαύρου ανά στάδιο σε συνάρτηση με την ώρα της ημέρας. Τα σκιασμένα κελιά είναι μέσοι όροι δύο ή περισσότερων παρατηρήσεων, ενώ τα μη σκιασμένα είναι μεμονωμένες παρατηρήσεις. Έντονοι (bold) αριθμοί: εμφανή μέγιστα (modal egg stages).

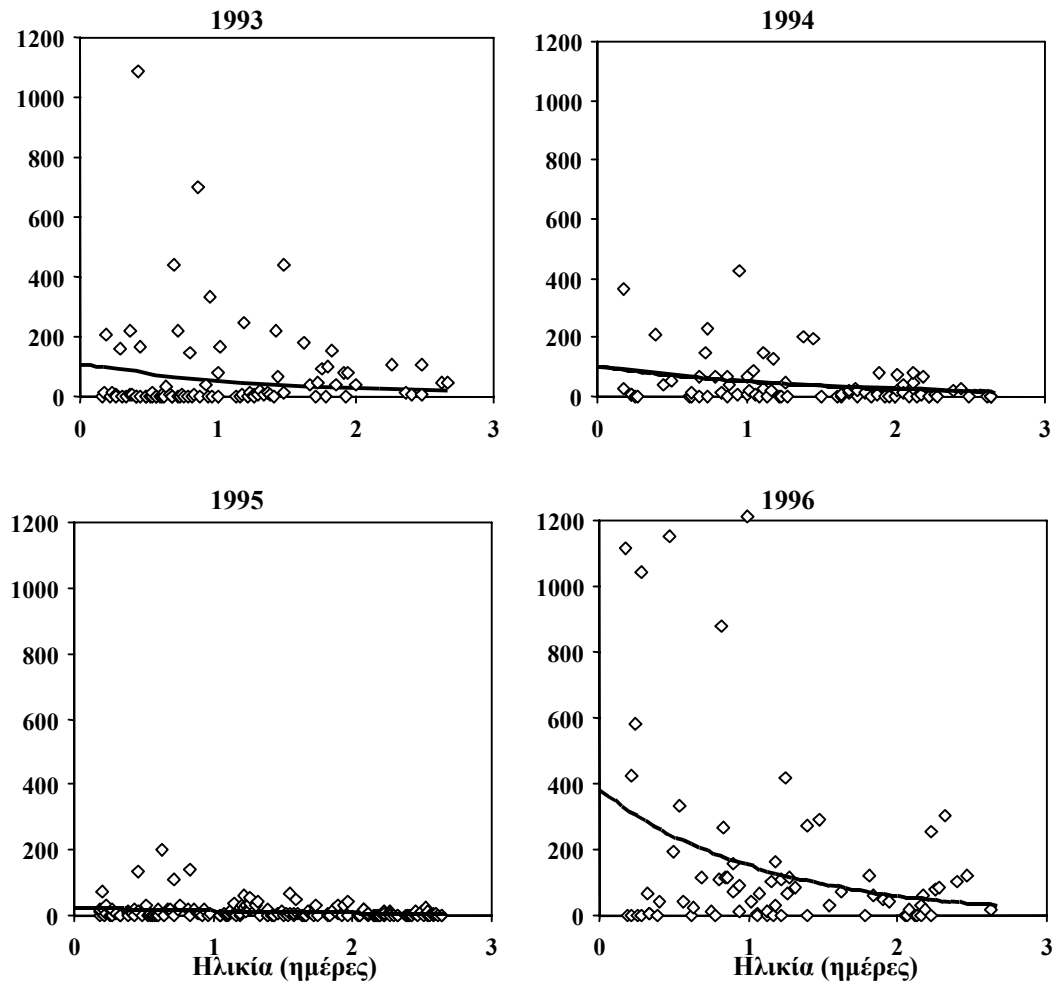
Ώρα	Αριθμός σταθμών	Θετικοί σταθμοί	ΣΤΑΔΙΑ													
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI			
0:00	0	0														
1:00	3	2	<b>51,0</b>	15,5							2,0	<b>6,0</b>				
2:00	2	1								6,0	<b>22,0</b>	2,0				
3:00	3	2		<b>229,5</b>	3,0					1,0	<b>12,0</b>	2,0				
4:00	4	3		<b>197,0</b>				1,0		2,0	1,0	<b>124,0</b>	34,0			
5:00	5	5		<b>38,5</b>	7,0				8,7	<b>43,5</b>	10,3	<b>18,3</b>	11,7			
6:00	5	5		17,3	<b>18,5</b>				3,0	<b>15,0</b>	1,0	13,0	<b>34,3</b>	3,0		
7:00	1	1		<b>6,0</b>	4,0							1,0	<b>25,0</b>	14,0		
8:00	2	1					2,0					11,0	<b>63,0</b>	4,0		
9:00	3	3						8,5	1,5	3,0		<b>8,0</b>	2,0	2,0		
10:00	3	3			5,0		<b>13,0</b>	5,0	1,0							
11:00	2	2			1,0		<b>97,5</b>	4,5								
12:00	2	2					6,5	<b>18,0</b>	1,0							
13:00	3	2			1,0		2,5	<b>4,0</b>				1,0	<b>4,0</b>	1,0		
14:00	3	2						1,0	<b>1,5</b>				<b>1,0</b>			
15:00	2	2					7,0	<b>154,5</b>	63,0							
16:00	3	2					<b>16,0</b>	11,5	<b>21,0</b>							
17:00	2	1						<b>169,0</b>	72,0							
18:00	2	2						4,5	<b>25,0</b>							
19:00	0	0														
20:00	3	3						16,0	<b>70,3</b>	10,0						
21:00	2	2							12,0	<b>17,0</b>	2,5	8,0				
22:00	2	1							2,0	<b>4,0</b>	4,0					
23:00	3	3							4,0	<b>10,3</b>	5,0					

**Πίνακας 3.13.** Ιούνιος 1996. Αφθονία αυγών γαύρου ανά στάδιο σε συνάρτηση με την ώρα της ημέρας. Τα σκιασμένα κελιά είναι μέσοι όροι δύο ή περισσότερων παρατηρήσεων, ενώ τα μη σκιασμένα είναι μεμονωμένες παρατηρήσεις. Έντονοι (bold) αριθμοί: εμφανή μέγιστα (modal egg stages).

Ώρα	Αριθμός σταθμών	Θετικοί σταθμοί	ΣΤΑΔΙΑ											
			I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	
0:00	3	3	12,0	<b>77,0</b>					<b>365,7</b>	238,5	12,5	9,0	2,0	2,0
1:00	2	1								<b>1,0</b>				
2:00	1	1	1,0	<b>815,0</b>	1,0	4,0			<b>25,0</b>	15,0				
3:00	2	2							1,0	<b>5,0</b>	1,0	1,0		
4:00	4	4		<b>605,7</b>	35,0				<b>8,5</b>	<b>329,7</b>	166,0	27,7	13,0	
5:00	2	1		<b>401,0</b>	34,0				1,0	15,0	<b>68,0</b>	25,0		<b>1,0</b>
6:00	2	2		<b>427,0</b>	66,0			1,0	8,0	24,5	<b>91,0</b>	79,5	2,0	
7:00	2	2		<b>363,0</b>	341,0		19,0		1,0	<b>78,0</b>	36,0	17,0	6,5	
8:00	3	3		5,0	<b>12,0</b>				5,0	8,0	16,5	<b>37,3</b>	9,3	1,5
9:00	1	1			<b>2,0</b>									
10:00	1	1		4,0	<b>22,0</b>				8,0	<b>85,0</b>	40,0	29,0		
11:00	1	1		5,0	69,0		<b>439,0</b>		7,0	5,0	11,0	<b>85,0</b>	22,0	
12:00	1	1					<b>131,0</b>	9,0	3,0	5,0	7,0	<b>16,0</b>	13,0	
13:00	2	2			44,0		<b>169,0</b>	2,0	<b>36,0</b>	4,5	<b>10,0</b>	9,5	7,5	1,0
14:00	1	1											<b>5,0</b>	1,0
15:00	1	1						2,0	<b>16,0</b>			<b>5,0</b>	1,0	
16:00	1	1					7,0	<b>69,0</b>				3,0	<b>10,0</b>	
17:00	0	0												
18:00	1	1							<b>10,0</b>	6,0	22,0	24,0	<b>48,0</b>	1,0
19:00	2	1							11,0	<b>50,0</b>	7,0	<b>10,0</b>	2,0	
20:00	3	3				68,0	<b>256,0</b>	84,7	70,0	3,3	9,0	<b>13,7</b>	3,0	
21:00	1	1						<b>76,0</b>	3,0	1,0		<b>1,0</b>		
22:00	3	3		<b>137,0</b>				1,0	<b>39,0</b>	34,5	11,0	12,0	<b>17,5</b>	2,0
23:00	1	1						2,0	<b>105,0</b>		3,0	<b>4,0</b>	3,0	

### 3.3.3. Θνησιμότητα εμβρύων

Οι εκτιμήσεις των παραμέτρων του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας (Σχήμα 3.25) και οι συντελεστές μεταβλητότητάς τους (Coefficients of Variation, CVs) παρουσιάζονται στον Πίνακα 3.14. Οι εκτιμήσεις της παραγωγής αβγών δηλαδή, του αριθμού αβγών που ελευθερώθηκαν από το απόθεμα ανά μονάδα επιφάνειας (P), ήταν γενικά πολύ υψηλές, ιδιαίτερα το 1996. Οι εκτιμήσεις για το 1993 και 1994 ήταν παρόμοιες, ενώ το 1995 η παραγωγή αβγών ήταν σημαντικά χαμηλότερη (ANCOVA,  $p < 0.05$ ). Η θνησιμότητα φαινόταν να αυξάνεται με την αύξηση του P, προφανώς εξαιτίας της υψηλής συσχέτισης μεταξύ των παραμέτρων ( $r > 0.79$ ).



**Σχήμα 3.25.** Προσαρμογή του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας στα δεδομένα αφθονίας (αριθμοί/μ<sup>2</sup>)-ηλικίας των εμβρύων γαύρου.

**Πίνακας 3.14.** Εκτιμήσεις των παραμέτρων του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας των εμβρύων γαύρου. P: η ημερήσια παραγωγή αβγών (αριθμός αβγών/μ<sup>2</sup>). Z: ο στιγμιαίος ημερήσιος ρυθμός θνησιμότητας. Σε παρενθέσεις οι συντελεστές μεταβλητότητας (CVs).

Παράμετρος	Έτος			
	1993	1994	1995	1996
P	109.22 (0.269)	101.871 (0.306)	25.709 (0.235)	384.333 (0.312)
Z	0.680 (0.392)	0.675 (0.438)	0.515 (0.386)	0.927 (0.466)

### 3.3.4. Μέγεθος αβγών



Τα αποτελέσματα της ανάλυσης του μεγέθους αβγών συνοψίζονται στον Πίνακα 3.15. Οι μετρήσεις του μεγάλου άξονα κυμάνθηκαν από 1.02 ως 1.48 mm, του μικρού άξονα από 0.48 ως 0.64 mm και του όγκου από 0.13 ως 0.29 mm<sup>3</sup>.

**Πίνακας 3.15.** Σύνοψη των δεδομένων των σχετικών με τις διαστάσεις των αβγών του γαύρου. X = μέσος, SD: τυπική απόκλιση, n: αριθμός αβγών που μετρήθηκαν.

Έτος	n	Μεγάλος άξονας (mm)			Μικρός άξονας (mm)			Όγκος (mm <sup>3</sup> )		
		X	SD	Εύρος	X	SD	Εύρος	X	SD	Εύρος
93	506	<b>1.258</b>	0.07	1.02-1.46	<b>0.558</b>	0.025	0.48-0.64	<b>0.206</b>	0.023	0.14-0.29
94	283	<b>1.29</b>	0.065	1.06-1.47	<b>0.555</b>	0.023	0.51-0.60	<b>0.208</b>	0.021	0.14-0.28
95	423	<b>1.254</b>	0.065	1.06-1.42	<b>0.544</b>	0.02	0.48-0.63	<b>0.195</b>	0.018	0.13-0.27
96	358	<b>1.27</b>	0.077	1.08-1.48	<b>0.55</b>	0.023	0.48-0.62	<b>0.201</b>	0.022	0.14-0.27

Οι συγκρίσεις μεταξύ των ετών (Πίνακας 3.16) έδωσαν διαφορετικά αποτελέσματα για το μεγάλο και το μικρό άξονα, που οφειλόταν στο γεγονός ότι οι άξονες ήταν ασυσχέτιστοι ( $r = 0.11$ ,  $p > 0.05$ ). Κατά συνέπεια, ο όγκος ήταν καλύτερη μέτρηση του μεγέθους αβγού. Ο μέσος όγκος αβγών ήταν μεγαλύτερος το 1993 και 1994 σε σχέση με το 1995 και 1996 (Πίνακας 3.16).

**Πίνακας 3.16.** Αποτελέσματα της ανάλυσης διακύμανσης (ANOVA) του μεγέθους αβγού ανάμεσα στα έτη. Οι ομογενείς ομάδες προέκυψαν απ' τον έλεγχο Tukey.

	F	P<	Ομογενείς ομάδες
Μεγάλος άξονας	7.491	0.001	93-95-96, 94
Μικρός άξονας	16.113	0.001	93, 94-96, 95
Όγκος	14.889	0.001	93-94, 95-96

Τέλος, αντίθετα με τα αναμενόμενα, το μέγεθος αβγού δε σχετιζόταν πάντα με τη θερμοκρασία (Πίνακας 3.17). Για παράδειγμα, ο όγκος αβγού σχετιζόταν σημαντικά με τη θερμοκρασία (T5) μόνο κατά το 1994 και 1996.

**Πίνακας 3.17.** Συντελεστές συσχέτισης Pearson ( $r$ ) μεταξύ μεγέθους αβγού και επιφανειακής θερμοκρασίας (T5). P: πιθανότητα. Με έντονα γράμματα οι στατιστικά σημαντικοί συντελεστές.

Έτος	Μεγάλος άξονας		Μικρός άξονας		Όγκος	
	r	P	R	P	r	P
93	<b>-0.336</b>	0.028	0.205	0.187	0.012	0.937
94	-0.125	0.518	<b>-0.486</b>	0.007	<b>-0.511</b>	0.005
95	-0.024	0.867	<b>-0.318</b>	0.026	-0.256	0.075
96	<b>-0.518</b>	0.001	<b>-0.504</b>	0.001	<b>-0.594</b>	0.000
Συνολικά	<b>-0.159</b>	0.045	<b>-0.336</b>	0.000	<b>-0.341</b>	0.000

### 3.3.5. Παράμετροι ενηλίκων και εκτίμηση αναπαραγόμενου αποθέματος

Η ιστολογική περιγραφή των ωοθηλακίων του γαύρου δίνεται στο Παράρτημα III. Το σύνολο των γονάδων που εξετάστηκαν ιστολογικά περιείχαν ωοθηλάκια στο στάδιο της λεκιθογένεσης, ενώ η ατρησία (αποδιοργάνωση και απορρόφηση των ωοθηλακίων) (Hunter & Macewitz 1985) ήταν πολύ περιορισμένη. Ατρητικά ωοκύτταρα σταδίου α παρατηρήθηκαν σε ελάχιστες γονάδες (<5%) και

αφορούσαν ένα ποσοστό <5% των λεκιθογενετικών κυττάρων. Κατά συνέπεια, το σύνολο των θηλυκών που εξετάστηκαν ήταν αναπαραγωγικά ενεργά και η περίοδος ωοτοκίας ήταν κοντά στο μέγιστο.

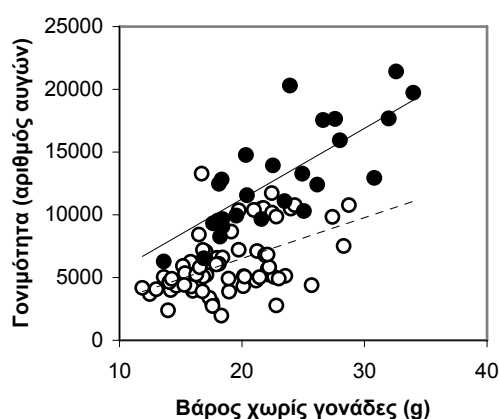
Τα χαρακτηριστικά των δειγμάτων ενηλίκων (ημερομηνία, ώρα) και τα αποτελέσματα της ιστολογικής ανάλυσης των γονάδων συνοψίζονται στον Πίνακα 3.18. Το 1993 τα ψάρια ήταν γενικά πιο εύρωστα ( $K=0.550$ ,  $n=1035$ ,  $SD=0.039$ ) σε σχέση με το 1995 ( $K=0.526$ ,  $n=412$ ,  $SD=0.031$ ) ( $P<0.0001$ ).

Η συχνότητα ωοτοκίας (S) ήταν 0.286 το 1993 και 0.150 το 1995 (Πίνακας 3.19), που σημαίνει ότι το 28.6% των θηλυκών ωοτοκούσε κάθε βράδυ ή, ότι το μέσο θηλυκό ωοτοκούσε κάθε 3-4 ημέρες το 1993 (περίπου 3 φορές τη βδομάδα), ενώ το 1995 το 15% των θηλυκών ωοτοκούσε κάθε βράδυ, ή, το μέσο θηλυκό ωοτοκούσε κάθε 6-7 ημέρες (περίπου μια φορά τη βδομάδα).

Η γονιμότητα ομάδας (batch fecundity) υπολογίστηκε για όλα τα ενυδατωμένα θηλυκά που συλλέχθηκαν (1993:  $n=25$ , 1995:  $n=70$ ). Απλές ευθείες παλινδρόμησης οι οποίες περνούσαν από την αρχή των αξόνων προσαρμοζόταν ικανοποιητικά στα δεδομένα γονιμότητας-βάρους (Σχήμα 3.26):

- 1993:  $F = 562.98W^*$   $r^2 = 0.63$
- 1995:  $F = 325.38W^*$   $r^2 = 0.22$

όπου F = ο αριθμός των ενυδατωμένων ωοκυττάρων στη γονάδα και  $W^* =$  το βάρος του ψαριού χωρίς γονάδες. Τα 95% όρια εμπιστοσύνης της σχετικής γονιμότητας (της κλίσης των ευθειών) ήταν 518-608 αβγά/g το 1993 και 298-353 αβγά/g το 1995.



**Σχήμα 3.26.** Εξισώσεις γονιμότητας για το 1993 (μαύροι κύκλοι) και το 1995 (άδειοι κύκλοι).

Οι τελικές εκτιμήσεις των παραμέτρων της Μεθόδου της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών και της Βιομάζας του αναπαραγόμενου αποθέματος δίδονται στον Πίνακα 3.19.

**Πίνακας 3.19.** Εκτιμήσεις των παραμέτρων της Μεθόδου της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (DEPM) και της Βιομάζας του αναπαραγόμενου αποθέματος στο Β.Α. Αιγαίο τον Ιούνιο του 1993 και Ιούνιο του 1995. Σε παρενθέσεις οι συντελεστές μεταβλητότητας (CVs).

Παράμετρος	1993	1995
P	109.22 (0.269)	25.709 (0.235)
W	24.890 (0.027)	25.647 (0.029)
R	0.510 (0.049)	0.514 (0.079)
F	12451 (0.045)	7781 (0.058)
S	0.286 (0.207)	0.150 (0.109)
B	14001 (0.339)	10281 (0.191)

**Πίνακας 3.18.** Σύνοψη των αποτελεσμάτων της ιστολογικής ανάλυσης των γονάδων γαύρου. POFs-0, -1 και -2+: οι διαφορετικοί τύποι κενών ωοθηλακίων (βλέπε Παράρτημα ΙΙ).

Δείγμα	Ημερομηνία	Ωρα	Αναλογία				Ενυδάτωση	Ωορρηξία
			POFs-0	POFs-1	POFs-2+	Όχι POF's		
93K1	8-6-93	2:00		0.6	0.3	0.1		
93K2	8-6-93	4:00	0.1	0.2	0.6	0.1		
93K3	8-6-93	5:00		0.3	0.7			
93K4	9-6-93	5:00		0.4	0.5	0.1		
93K5	9-6-93	2:00			0.1	0.2	0.2	0.5
93K6	9-6-93	4:00	0.5	0.2	0.2	0.1		
93K7	10-6-93	4:00	0.4	0.5	0.1			
93K8	10-6-93	3:00	0.3	0.7				
93K9	10-6-93	5:00	1					
93K10	11-6-93	2:00	1					
93K11	11-6-93	4:00	0.8		0.1	0.1		
93K12	11-6-93	2:00			0.6	0.4		
93K13	12-6-93	4:00	0.6	0.1	0.3			
93K14	12-6-93	2:00			0.3		0.6	0.1
93K15	12-6-93	4:00			0.8	0.2		
93K16	13-6-93	4:00	0.2	0.5		0.3		
93K17	13-6-93	4:00		0.4	0.6			
93K18	13-6-93	4:00			0.9	0.1		
93K19	14-6-93	5:00	0.8			0.2		
93K20	14-6-93	4:00	0.1	0.3	0.5	0.1		
93K21	14-6-93	4:00	0.2	0.4	0.1	0.3		
93K22	15-6-93	4:00		0.6	0.4			
93K23	15-6-93	5:00		0.4	0.5	0.1		
93K24	15-6-93	4:00	0.5	0.2		0.3		
93K25	16-6-93	5:00		0.6	0.4			
93K26	17-6-93	4:00		0.7	0.2	0.1		
93K27	17-6-93	5:00	0.5	0.1	0.3	0.1		
93K28	17-6-93	4:00	0.4	0.6				
95k1	22-6-95	5:00		0.1	0.2	0.7		
95k2	22-6-95	4:00	0.1	0.2	0.2	0.5		
95k3	22-6-95	4:00		0.0	0.0	1.0		
95k4	23-6-95	4:00		0.3	0.0	0.7		
95k5	23-6-95	5:00	0.3	0.2	0.1	0.4		
95k6	23-6-95	2:30	0.1			0.9		
95k7	24-6-95	5:30	0.3	0.3	0.3	0.1		
95k8	24-6-95	4:00	0.2	0.3	0.1	0.4		
95k9	24-6-95	4:30	0.4	0.1	0.1	0.4		
95k10	25-6-95	4:00	0.1	0.2	0.0	0.7		
95k11	25-6-95	4:00			0.7	0.3		
95k12	25-6-95	3:30	0.1		0.3	0.6		
95k13	26-6-95	4:30	0.1	0.3	0.1	0.5		
95k14	26-6-95	4:00	0.1	0.2	0.1	0.6		
95p1	14-6-95	22:00				0.2	0.8	
95p2	15-6-95	0:00		0.1		0.1	0.6	0.2
95p3	15-6-95	1:00	0.1			0.1	0.2	0.6
95p4	19-6-95	0:00				0.3	0.5	0.2
95p5	21-6-95	23:00		0.1	0.1	0.1	0.7	

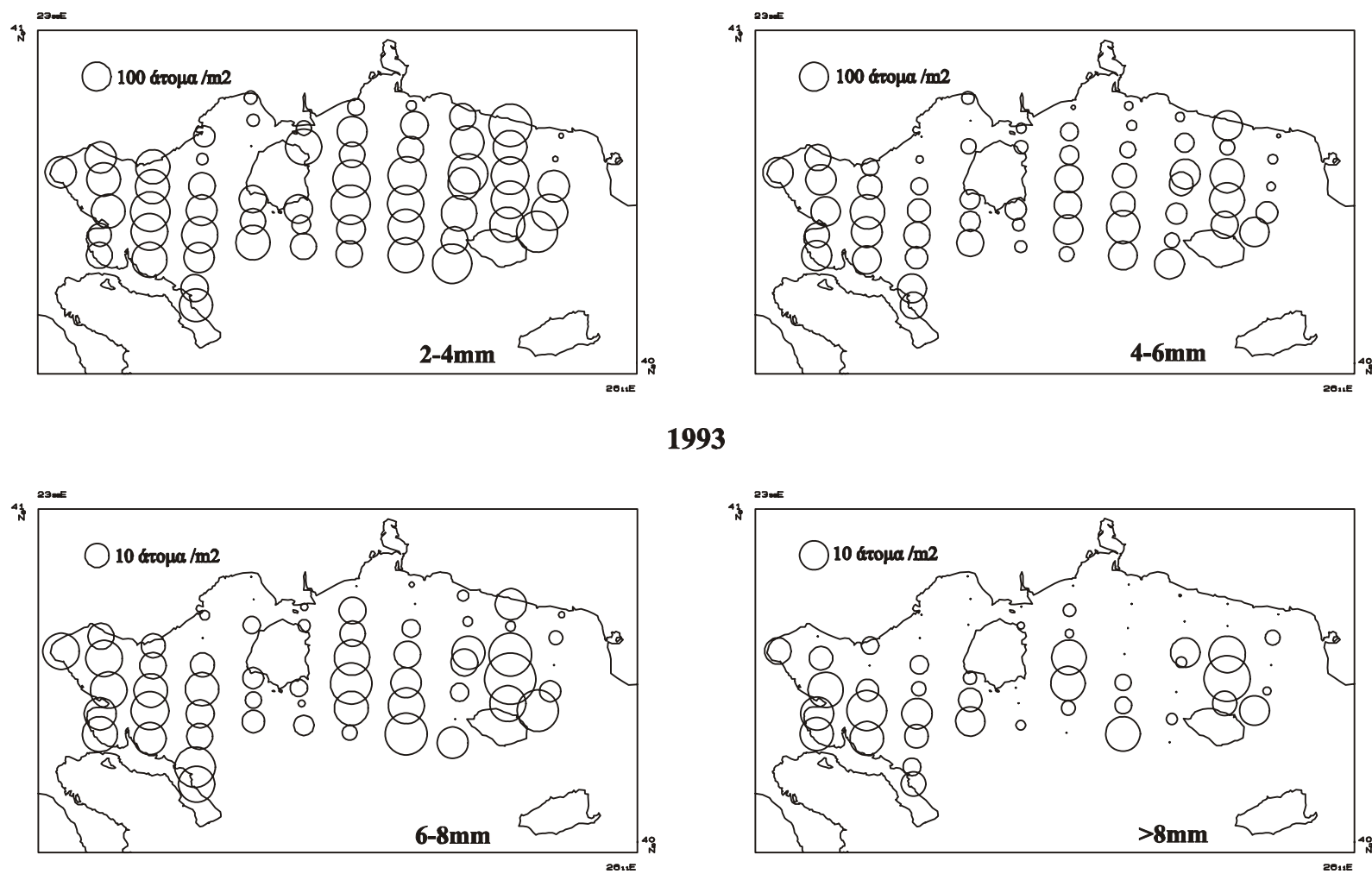
### 3.4. Παραγωγή ιχθυονυμφών

#### 3.4.1. Κατανομή και αφθονία

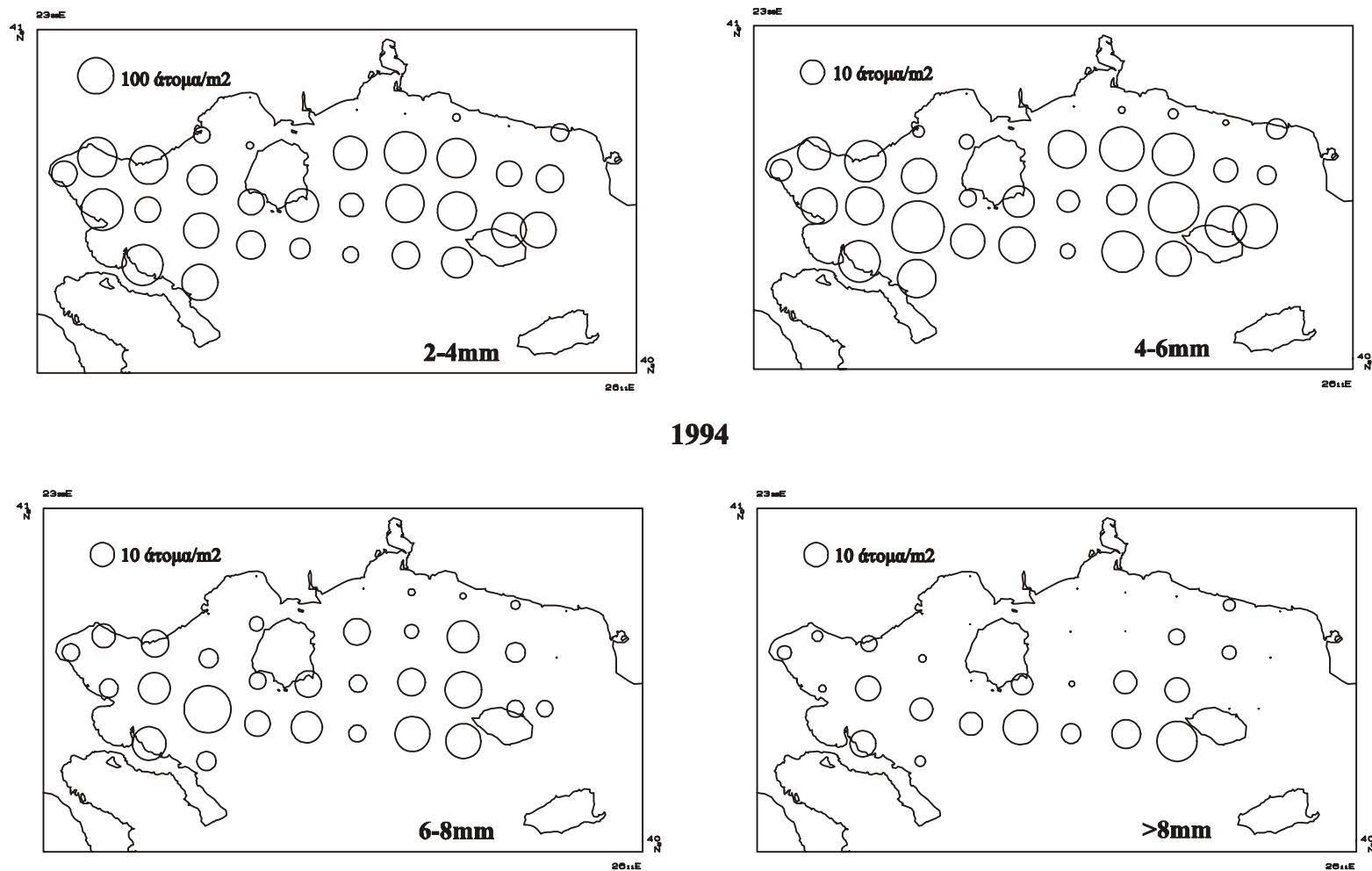
Οι χάρτες κατανομής και αφθονίας των ιχθυονυμφών για κάθε μια απ' τις τέσσερις κλάσεις μήκους, 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm και >8mm, παρουσιάζονται στα Σχήματα 3.27, 3.28, 3.29 και 3.30. Όπως και στην περίπτωση των αβγών, οι αφθονίες των ιχθυονυμφών ήταν υψηλές και η κατανομή τους ευρεία στο σύνολο της περιοχής δειγματοληψίας. Επίσης, υπήρχε μια τάση συγκέντρωσης των μεγαλύτερων ιχθυονυμφών νοτιότερα (σε βαθύτερα νερά και μακρύτερα απ' την ακτή). Οι μέσες αφθονίες των ιχθυονυμφών διέφεραν ανάμεσα στα έτη ανάλογα με το μήκος (Σχήμα 3.31): Η αφθονία των νεαρών ιχθυονυμφών (2-4mm), όπως και στην περίπτωση των αβγών (Κεφ. 3.3), ήταν μεγαλύτερη το 1993 και 1996 (τα "ψυχρά" έτη). Ενώ όμως το 1993 η τάση μεγαλύτερης συγκέντρωσης υπήρχε και στις επόμενες κλάσεις μήκους (4-6mm και 6-8mm), η αφθονία μειωνόταν αισθητά με το μήκος το 1996, με αποτέλεσμα ιχθυονύμφες >6mm να είναι σημαντικά πιο λίγες το 1996 σε σύγκριση με τα υπόλοιπα έτη.

Η ανάλυση των CDFs (Πίνακας 3.20) έδειξε ότι σε πολλές περιπτώσεις, οι κατανομές αφθονίας των ιχθυονυμφών δεν ήταν ανάλογες των διαθεσίμων τιμών των παραμέτρων: Με εξαίρεση το 1996, που οι αφθονίες των >6mm ιχθυονυμφών ήταν πολύ χαμηλές, υπήρχε μια στατιστικά σημαντική αύξηση της συγκέντρωσης των μεγαλύτερων ιχθυονυμφών σε μικρότερα γεωγραφικά πλάτη (νοτιότερα). Η τάση αυτή συνοδευόταν από σημαντική αύξηση της συγκέντρωσης των μεγαλύτερων ιχθυονυμφών σε μεγαλύτερα βάθη κατά το 1994 και 1995. Συνολικά (για όλα τα έτη, Σχήμα 3.32), η τάση μεγαλύτερης συγκέντρωσης νοτιότερα υπήρχε σε όλες τις κλάσεις μήκους και η τάση συγκέντρωσης σε μεγαλύτερα βάθη στις ιχθυονύμφες >6mm. Οι περιπτώσεις σημαντικής συσχέτισης μεταξύ αφθονίας των ιχθυονυμφών και του γεωγραφικού μήκους ήταν περιορισμένες (Πίνακας 3.20), αφορούσαν κάποια συγκεκριμένη κλάση μήκους και πάντα δήλωναν τάση μεγαλύτερης συγκέντρωσης ανατολικά της Θάσου, όπως ακριβώς και στην περίπτωση των αβγών. Τέλος, υπήρχαν περιπτώσεις αυξημένης συγκέντρωσης ιχθυονυμφών μακριά από την ακτή που προφανώς σχετιζόταν με την τάση αύξησης των συγκεντρώσεων σε μικρότερα γεωγραφικά πλάτη-μεγαλύτερα βάθη.

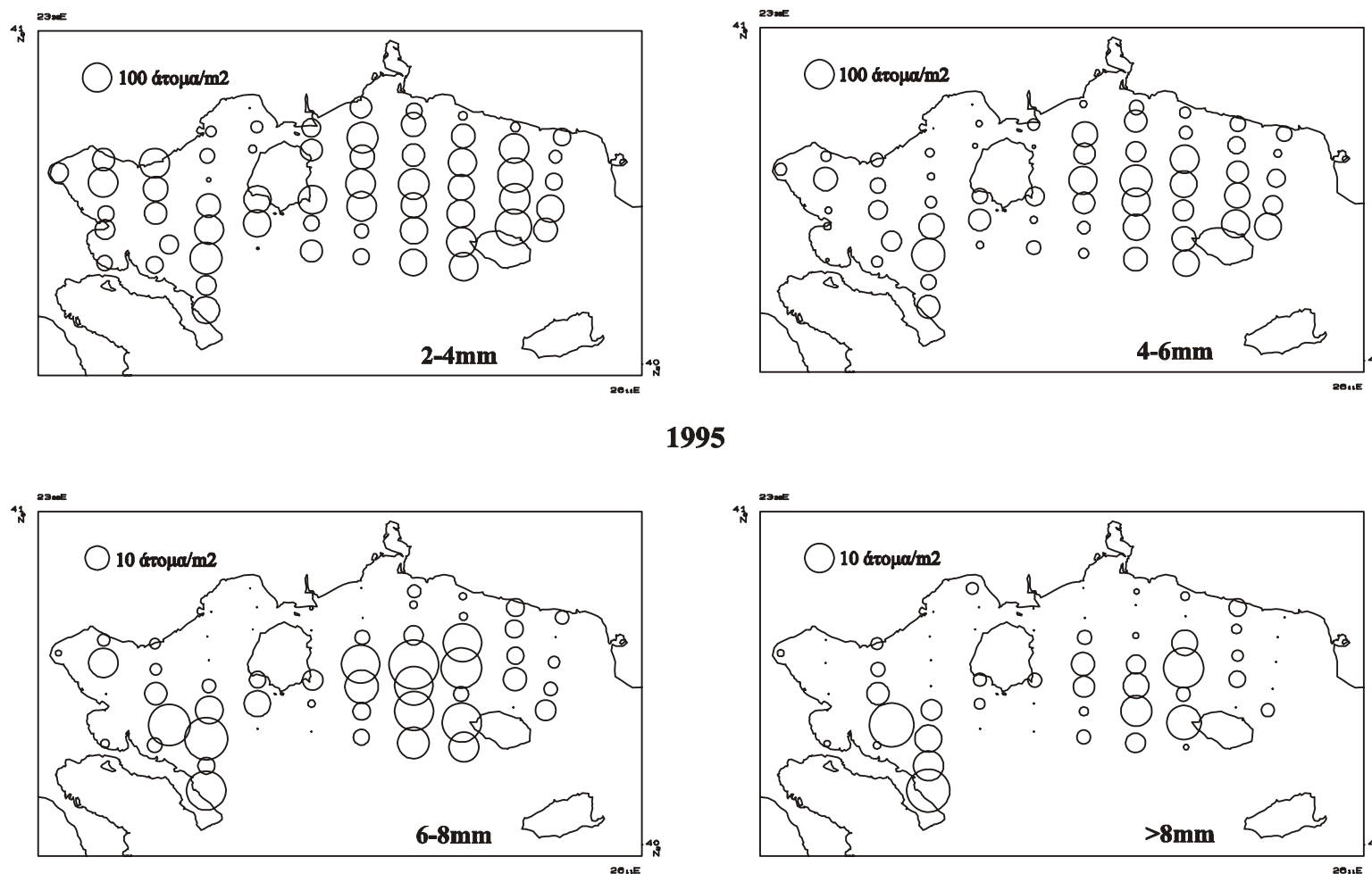
Το 1995 και για τις ιχθυονύμφες 4-8mm, η κατανομή αφθονίας δεν ήταν ανάλογη του γεωγραφικού μήκους και της αλατότητας 0-40m (Πίνακας 3.20, Σχήμα 3.29), γεγονός που οφειλόταν στην αυξημένη συγκέντρωση ιχθυονυμφών ανατολικά της Θάσου όπου και τα νερά ήταν χαμηλότερης αλατότητας (Κεφ. 3.1).



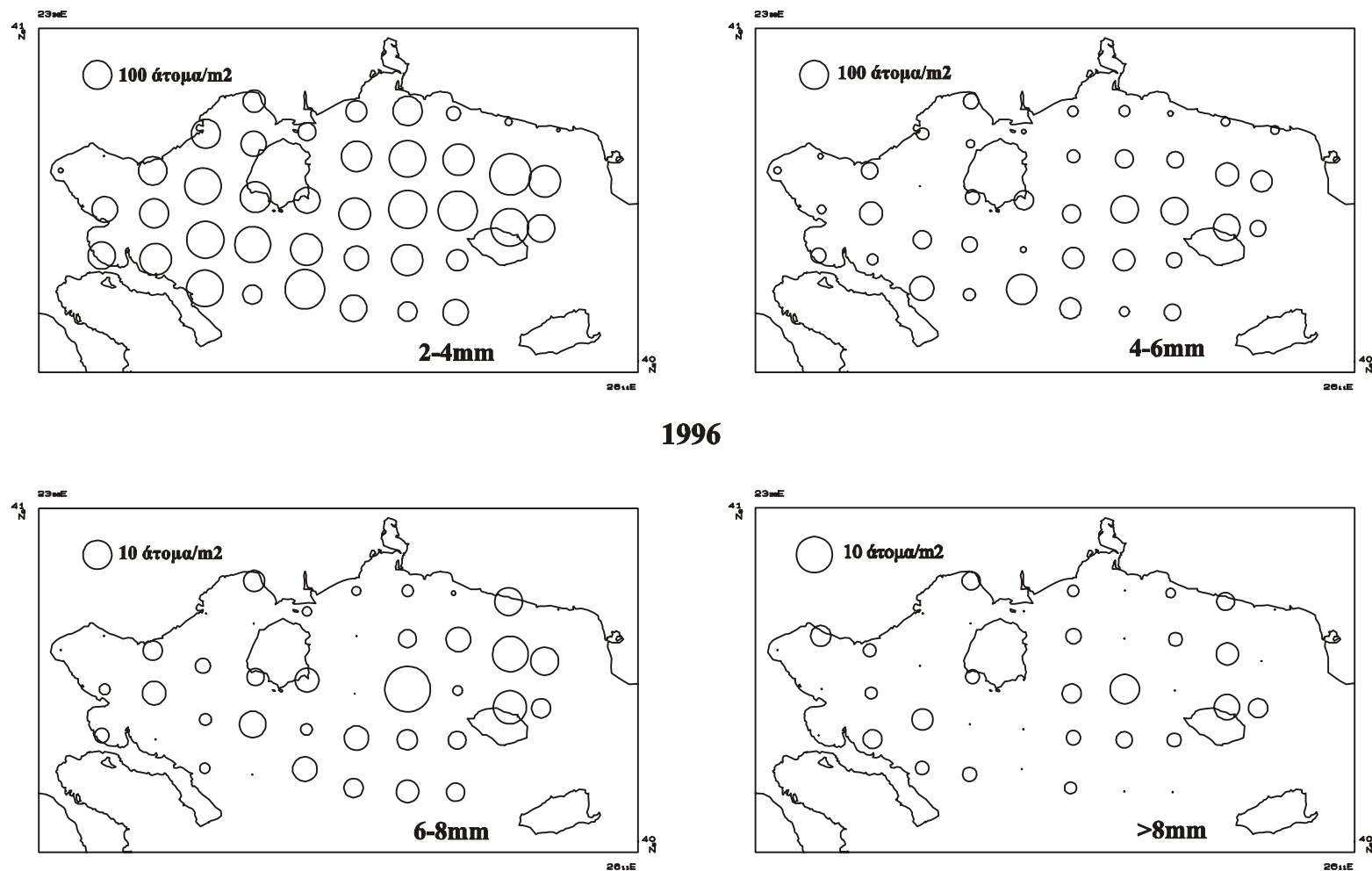
**Σχήμα 3.27.** Κατανομή και αφθονία των νυμφών γαύρου κατά τον Ιούνιο 1993. 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm: Κλάσεις μήκους. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



**Σχήμα 3.28.** Κατανομή και αφθονία των νυμφών γάυρου κατά τον Ιούνιο 1994. 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm: Κλάσεις μήκους. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



**Σχήμα 3.29.** Κατανομή και αφθονία των νυμφών γαύρου κατά τον Ιούνιο 1995. 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm: Κλάσεις μήκους. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.

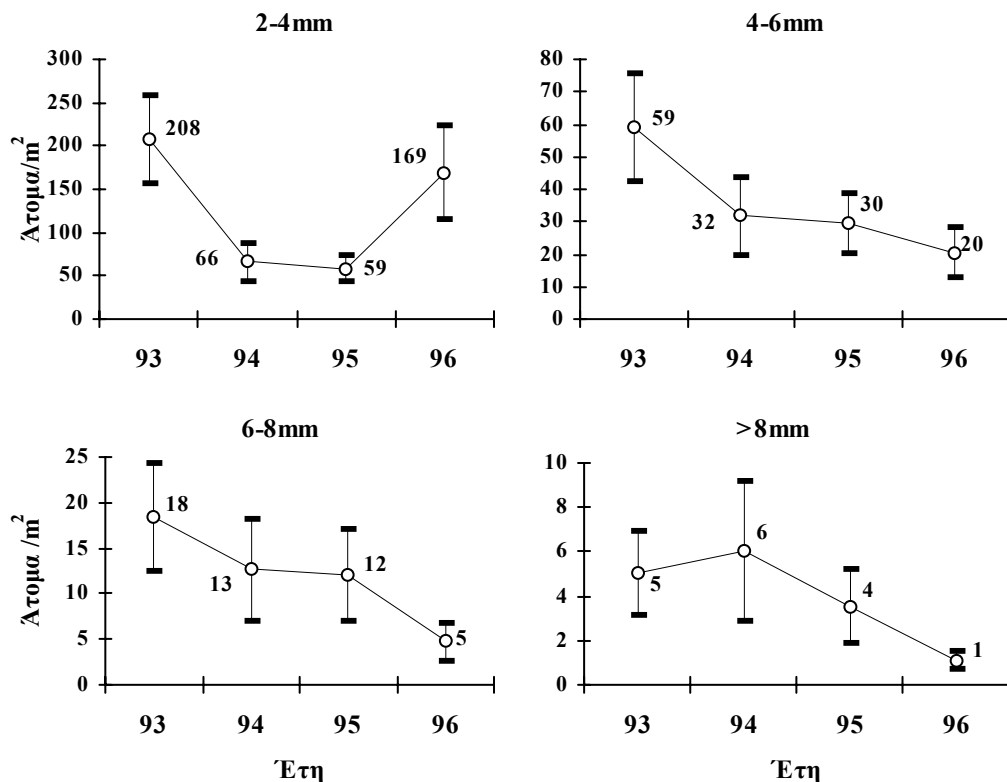


**Σχήμα 3.30.** Κατανομή και αφθονία των νυμφών γαύρου κατά τον Ιούλιο 1996. 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm: Κλάσεις μήκους. Οι διάμετροι των δίσκων είναι ανάλογοι του λογαρίθμου της αφθονίας.



Η συσχέτιση αυτή επηρέαζε και τα συνολικά αποτελέσματα (ενοποίηση των ετών) και οι ιχθυονύμφες 4-8mm φαινόταν να συγκεντρώνονται σε χαμηλότερης αλατότητας νερά (Πίνακας 3.20). Όλες οι υπόλοιπες στατιστικά σημαντικές περιπτώσεις σύνδεσης της αφθονίας ιχθυονυμφών με περιβαλλοντικούς παράγοντες, στα ενοποιημένα δεδομένα, αφορούσαν στις ιχθυονύμφες 2-4mm (στην πλειοψηφία τους λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες) και, όπως και στην περίπτωση των αβγών, έδειχναν αυξημένες αφθονίες σε χαμηλότερης αλατότητας και θερμοκρασίας νερά με μεγαλύτερες ποσότητες ζωοπλαγκτού (Σχήμα 3.32). Τέλος, με εξαίρεση το 1996 που οι όγκοι ζωοπλαγκτού ήταν ιδιαίτερα υψηλοί σε ολόκληρη την περιοχή μελέτης (Κεφ. 3.1), υπήρχε η τάση συγκέντρωσης των ιχθυονυμφών (τουλάχιστον των <8mm) σε υψηλές τιμές όγκου ζωοπλαγκτού (Πίνακας 3.20).

Συνοψίζοντας, όπως και στην περίπτωση των αβγών, η διακύμανση στην αφθονία των ιχθυονυμφών 2-4mm (κυρίως λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες) ήταν μεγαλύτερη μεταξύ των ετών και φαινόταν να συνδέεται με τις δια-ετήσιες διαφορές στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Μεγαλύτερες συγκεντρώσεις ιχθυονυμφών φαινόταν να συμπίπτουν με αυξημένες τιμές ζωοπλαγκτού, ενώ υπήρχε μια τάση αύξησης της αφθονίας των ιχθυονυμφών νοτιότερα (βαθύτερα) αυξανόμενου του μήκους τους.



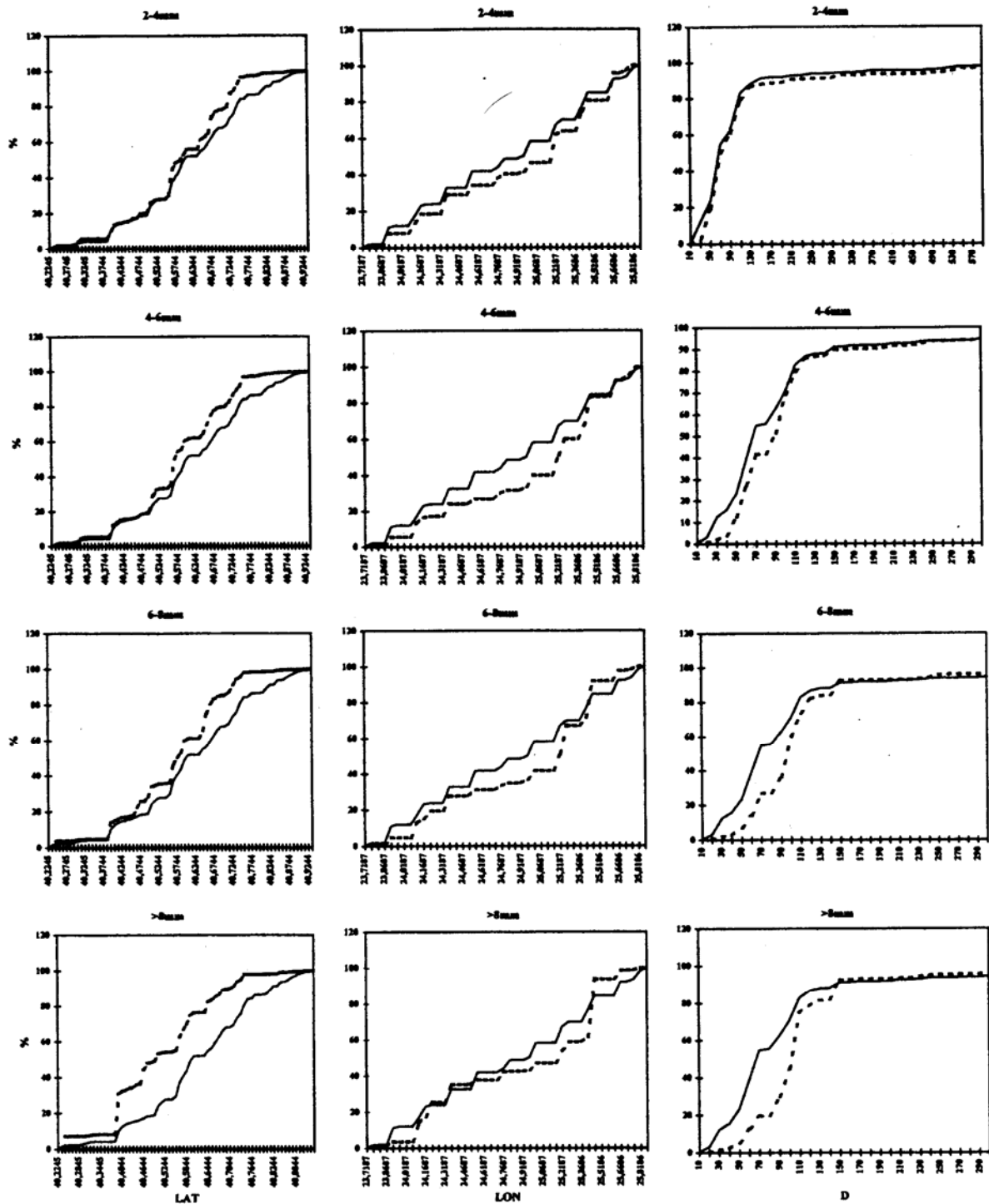
**Σχήμα 3.31.** Μέση αφθονία ( $\pm$  95% όρια εμπιστοσύνης) των ιχθυονυμφών του γαύρου κατά τον Ιούνιο 1993, 1994, 1995, 1996. 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm: κλάσεις μήκους.

**Πίνακας 3.20.** Αποτελέσματα της σύγκρισης μεταξύ των σταθμισμένων με την αφθονία των ιχθυονομφών αθροιστικών κατανομών και των μη σταθμισμένων αθροιστικών κατανομών των διαφόρων παραμέτρων (LAT = γεωγραφικό πλάτος, LON = γεωγραφικό μήκος, D = βάθος, Dist = απόσταση από την ακτή, ZDV = όγκος ζωοπλαγκτού, T40 = θερμοκρασία 0-40m, S40 = αλατότητα 0-40m, T5 = θερμοκρασία 5m, S5 = αλατότητα 5m). 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm = κλάσεις μηκών των ιχθυονομφών. D = η μέγιστη απόλυτη κάθετη απόσταση των δύο κατανομών (test statistic). S = η διαφορά μεταξύ μέσης “διαθέσιμης” τιμής της παραμέτρου και μέσης τιμής της παραμέτρου που συγκεντρώνονται οι ιχθυονομφες. P = η πιθανότητα η τιμή του D να είναι μεγαλύτερη ή ίση με την τιμή που παρατηρήθηκε (υπολογίστηκε με 5000 προσομοιώσεις).

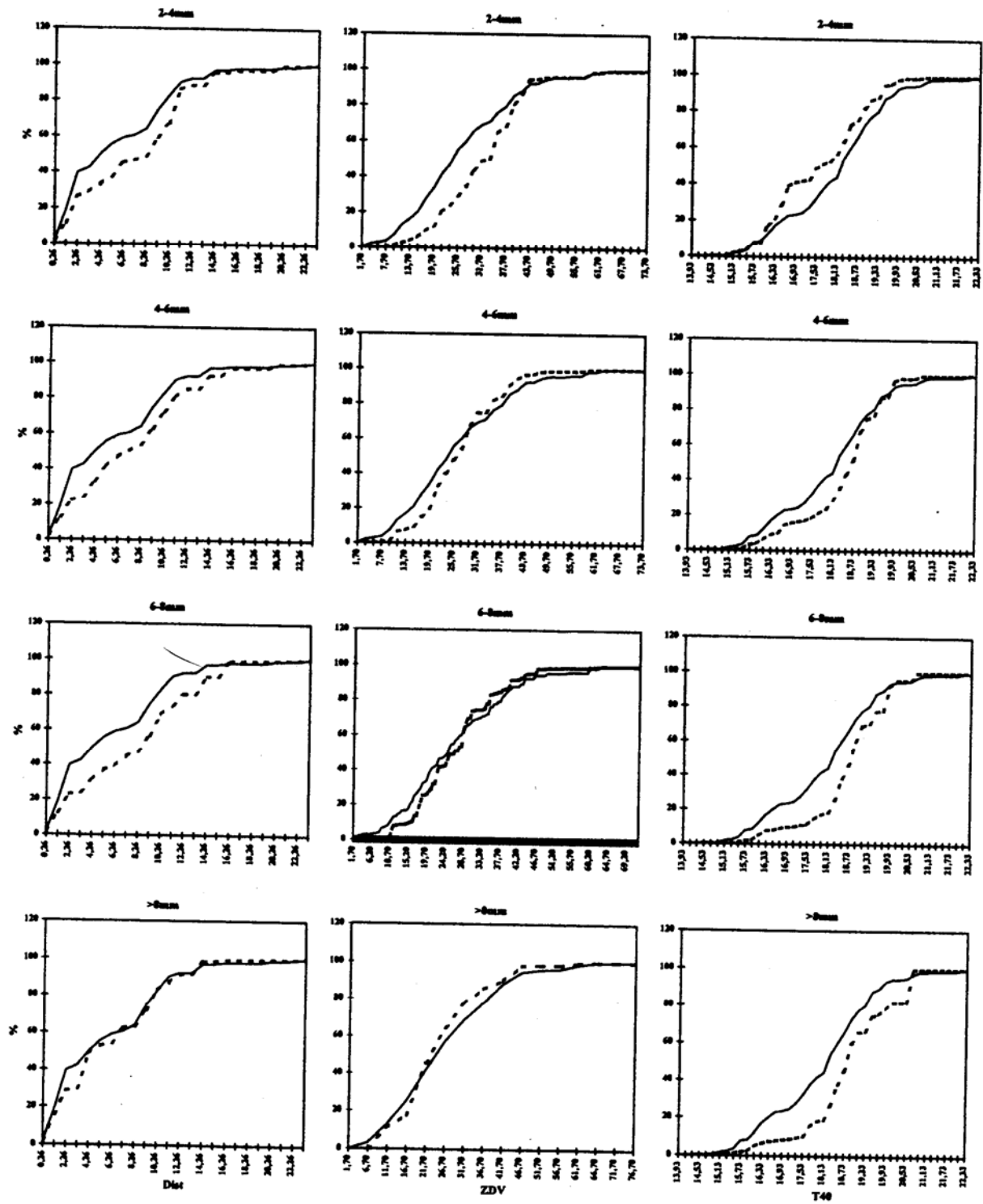
Παράμετρος		1993			1994			1995			1996			Σύνολο		
		D	P	S	D	P	S	D	P	S	D	P	S	D	P	S
LAT	2-4mm	9.7	0.251	-23.4	18.4	0.152	-187.6	11.8	0.267	-34.5	16.5	0.151	-48.3	<b>13.3</b>	<b>0.041</b>	<b>-288.5</b>
	4-6mm	<b>24.8</b>	<b>0</b>	<b>-302</b>	<b>25.2</b>	<b>0.035</b>	<b>-115.6</b>	15.4	0.21	-151.3	<b>23.2</b>	<b>0.045</b>	<b>-136.3</b>	<b>15.1</b>	<b>0.047</b>	<b>-402.6</b>
	6-8mm	<b>25.4</b>	<b>0</b>	<b>-343</b>	<b>25</b>	<b>0.035</b>	<b>-392.9</b>	<b>34.7</b>	<b>0.01</b>	<b>-316.7</b>	17.5	0.428	-22.4	<b>20.9</b>	<b>0.021</b>	<b>-504.8</b>
	>8mm	<b>30</b>	<b>0.001</b>	<b>-387</b>	<b>43.5</b>	<b>0.005</b>	<b>-295.4</b>	<b>34.8</b>	<b>0.02</b>	<b>-634.6</b>	8.3	0.886	-1.7	<b>30.4</b>	<b>0.004</b>	<b>-1054</b>
LON	2-4mm	<b>15.8</b>	<b>0.031</b>	<b>2206</b>	14.7	0.336	-102.4	16.3	0.057	341	12.5	0.392	76.8	11.7	0.16	209
	4-6mm	17.2	0.069	-124	12.8	0.589	84.8	<b>29.1</b>	<b>0.0013</b>	<b>573</b>	18.5	0.208	88.4	<b>18.2</b>	<b>0.009</b>	<b>364.6</b>
	6-8mm	13.5	0.368	4.5	13.3	0.781	-38.6	24.2	0.128	331.9	<b>28.5</b>	<b>0.025</b>	<b>138.4</b>	16.4	0.099	234.5
	>8mm	19.8	0.15	-120	20	0.595	55.8	12.2	0.882	148.3	14.2	0.327	60	15.3	0.254	123.6
D	2-4mm	9.1	0.416	49.7	19.5	0.093	17.9	14	0.138	4.9	11.4	0.509	-17	9.5	0.18	59.5
	4-6mm	15.3	0.109	53	17.6	0.22	89.4	18.9	0.083	133.9	21.5	0.081	159.3	13.8	0.05	77
	6-8mm	15.6	0.173	66.1	<b>30.7</b>	<b>0.024</b>	<b>251.5</b>	<b>39.2</b>	<b>0.002</b>	<b>253.5</b>	16.5	0.419	-29.8	<b>28.5</b>	<b>0</b>	<b>75.6</b>
	>8mm	17.4	0.24	63.7	<b>46.7</b>	<b>0.002</b>	<b>390.4</b>	<b>42.8</b>	<b>0.0003</b>	<b>275</b>	10.1	0.615	-233.2	<b>35.7</b>	<b>0</b>	<b>106</b>
Dist	2-4mm	<b>15.2</b>	<b>0</b>	<b>123.6</b>	8.3	0.85	26.1	10	0.453	75.5	<b>25.4</b>	<b>0.007</b>	<b>184.6</b>	<b>18.3</b>	<b>0.004</b>	<b>159.9</b>
	4-6mm	11.8	0.31	74.2	16.1	0.316	49.4	<b>24.7</b>	<b>0.009</b>	<b>259.7</b>	<b>22.7</b>	<b>0.042</b>	<b>186.2</b>	<b>18.5</b>	<b>0.008</b>	<b>162.9</b>
	6-8mm	14.2	0.317	67.9	16.7	0.535	79.4	<b>31.7</b>	<b>0.013</b>	<b>330.7</b>	<b>27.4</b>	<b>0.03</b>	<b>241.8</b>	<b>19.8</b>	<b>0.021</b>	<b>210.4</b>
	>8mm	11.4	0.679	38.8	24.7	0.335	35.9	21.1	0.344	75.8	11.5	0.412	18	13.1	0.348	29.8

Πίνακας 3.20. (συνέχεια)

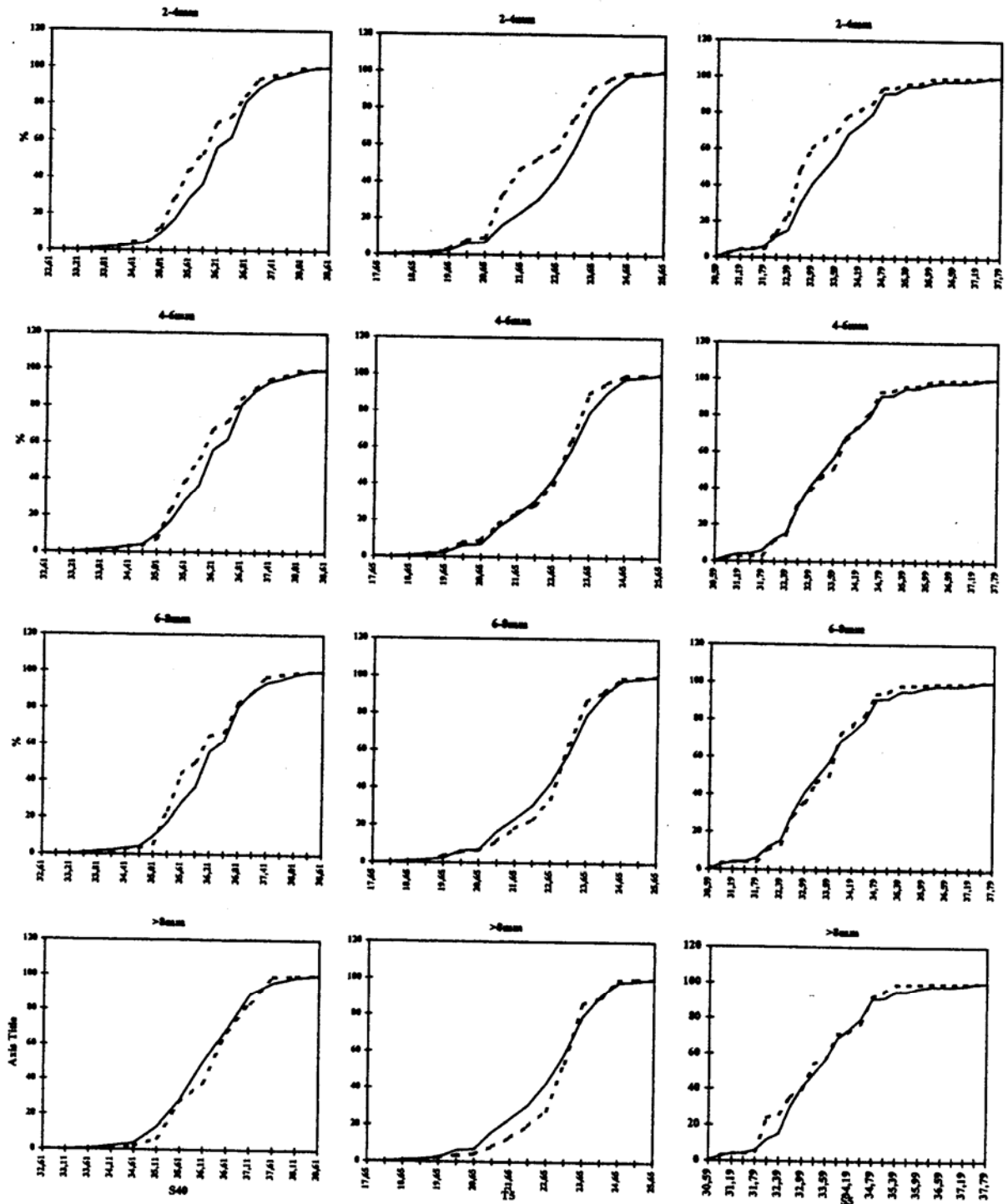
Παράμετρος		1993			1994			1995			1996			Σύνολο		
		D	P	S	D	P	S	D	P	S	D	P	S	D	P	S
ZDV	2-4mm	<b>16.2</b>	<b>0.037</b>	<b>227.1</b>	<b>30.5</b>	<b>0.001</b>	<b>403.9</b>	<b>19.5</b>	<b>0.013</b>	<b>246.7</b>	14.7	0.275	36.4	<b>26</b>	<b>0</b>	<b>270.9</b>
	4-6mm	<b>24.1</b>	<b>0</b>	<b>274.8</b>	<b>25.1</b>	<b>0.027</b>	<b>599.5</b>	<b>22.4</b>	<b>0.032</b>	<b>304.7</b>	15.2	0.411	-48.3	14.3	0.071	37.3
	6-8mm	<b>20.7</b>	<b>0.038</b>	<b>232.2</b>	<b>24.1</b>	<b>0.041</b>	<b>273.7</b>	<b>27.2</b>	<b>0.041</b>	<b>865</b>	11.8	0.896	-45.3	12.2	0.361	89.7
	>8mm	<b>25.5</b>	<b>0.033</b>	<b>278.4</b>	20.6	0.383	171.2	17.5	0.537	98.9	14.2	0.362	122.8	12.2	0.369	-25.7
T40	2-4mm	26.9	0.598	9	8.7	0.589	-29.3	8.8	0.533	7.1	16.2	0.121	20.6	<b>18.7</b>	<b>0.001</b>	<b>-234.9</b>
	4-6mm	32	0.546	-112	12	0.447	-16.3	20	0.057	62.1	19.1	0.122	80.6	19.4	0.05	179.3
	6-8mm	38.8	0.369	-81.8	6.1	0.947	-2.2	24.2	0.1	82.7	19.2	0.252	85.7	28.7	0.17	315.5
	>8mm	33.2	0.469	66.9	27.2	0.137	93.6	25.8	0.152	42.2	10.7	0.544	18.2	27.1	0.63	381.6
S40	2-4mm	25.2	0.75	-93.3	5.5	0.958	-13.6	10.6	0.306	-22	6.2	0.931	1.3	<b>24.3</b>	<b>0.031</b>	<b>-86.1</b>
	4-6mm	44.6	0.286	372.7	15.4	0.299	-53.9	<b>28</b>	<b>0.0017</b>	<b>-113.2</b>	9.6	0.783	52.7	<b>16.6</b>	<b>0.008</b>	<b>-55.7</b>
	6-8mm	35.8	0.452	63.9	6.7	0.959	1	<b>30</b>	<b>0.027</b>	<b>-100</b>	12.8	0.738	-26.8	<b>14.5</b>	<b>0.033</b>	<b>-50.1</b>
	>8mm	19.5	0.924	0.2	25.2	0.264	36.6	15.3	0.658	2.6	18.1	0.085	-57.3	12.7	0.312	25.6
T5	2-4mm	26.6	0.69	41	11.1	0.412	-4.1	12.4	0.177	-37	14.5	0.221	-35.6	<b>23.9</b>	<b>0</b>	<b>-121.5</b>
	4-6mm	36.7	0.525	-186	11.9	0.465	-26.2	17	0.115	-38.8	17.3	0.221	-71	11.7	0.117	-26.5
	6-8mm	29.4	0.745	26.4	8.9	0.844	-22.5	23.8	0.088	-43.3	17.9	0.321	-43.3	8.3	0.622	10.1
	>8mm	21.1	0.931	94.7	14.3	0.692	-17.5	16.6	0.468	-14.5	11.1	0.358	-5.7	14.6	0.209	45.5
S5	2-4mm	31.9	0.426	-155	10.2	0.656	-75.7	5.5	0.836	3.3	8.4	0.687	-30.1	<b>19.5</b>	<b>0.001</b>	<b>-121.1</b>
	4-6mm	36.7	0.451	486.2	6.9	0.949	-21.9	6.3	0.877	-16.6	8.9	0.711	-48.8	5.4	0.838	0.85
	6-8mm	17.5	0.922	-27.6	9.4	0.895	76.3	10.4	0.756	-6.6	14.6	0.485	-9.2	6.8	0.837	8.9
	>8mm	29	0.55	82.9	28.3	0.19	-221.5	13.8	0.638	-12.7	15.3	0.144	-60.7	11.8	0.476	-53.1



Σχήμα 3.32. Αθροιστικές κατανομές συχνοτήτων παραμέτρων του ενδαιτήματος (συνεχής γραμμή) και των σταθμισμένων με την αφθονία των ιχθυονυμφών δεδομένων (στικτή γραμμή). 2-4mm, 4-6mm, 6-8mm, >8mm: κλάσεις μήκους.



Σχήμα 3.32. (συνέχεια)



Σχήμα 3.32. (συνέχεια)

### 3.4.2. Αύξηση

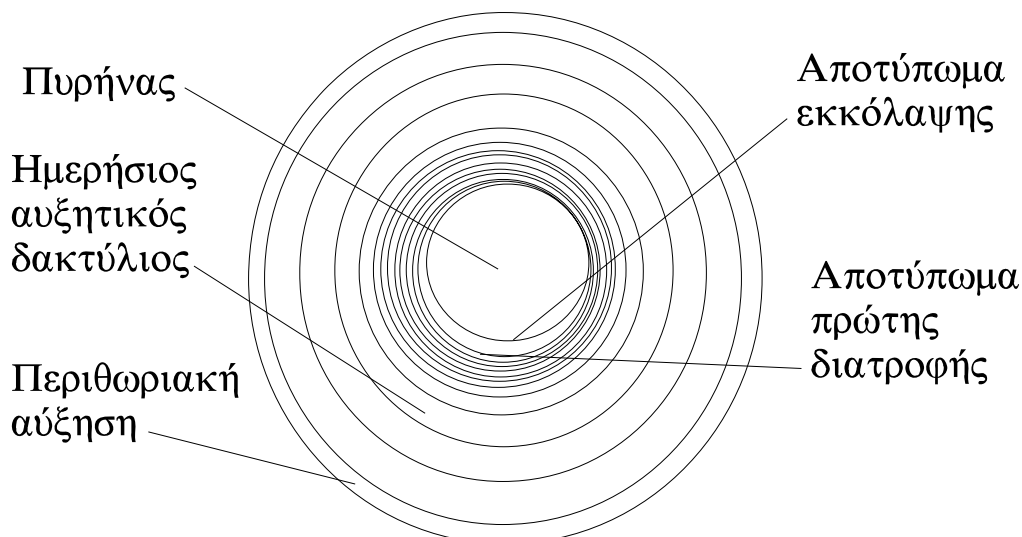
#### Μικροδομή των ωτολίθων

Οι ωτόλιθοι έχουν σχήμα περίπου κυκλικό ή ελλειψοειδές. Ξεκινώντας από ένα κεντρικό πυρήνα (Σχήμα 3.33), αρχίζει η εναλλαγή σκοτεινών-στενών ζωνών (“αποτυπώματων” -πλουσιών σε οργανικό υλικό, checks) και φωτεινών ζωνών (“αυξητικών δακτυλίων” -πλουσιών σε ανόργανο υλικό, increments). Όπως στα περισσότερα είδη (Campana & Neilson 1985) έτσι και στο γαύρο (Palomera et al. 1988) λαμβάνει χώρα η απόθεση μίας σκοτεινής και μίας φωτεινής ζώνης κάθε μέρα. Κατά συνέπεια, μετρώντας τους αυξητικούς δακτυλίους μπορούμε να γνωρίζουμε την ηλικία. Η ανάλυση των δειγμάτων έδειξε ότι το πρώτο αποτύπωμα σχηματίζεται λίγο πριν την εκκόλαψη (ονομάζεται εδώ “αποτύπωμα εκκόλαψης”, hatching check). Κατά τη διάρκεια της λεκιθικής φάσης, η οποία στις συγκεκριμένες θερμοκρασίες διαρκεί περί τις δύο ημέρες (Regner 1985), δεν αποτίθεται καθόλου υλικό στον ωτόλιθο, παρά μόνο προς το τέλος της φάσης, όταν τα μάτια αρχίζουν να μαυρίζουν (στάδιο YS-II). Απ’ τη φάση αυτή και μετά, δηλ. την ημέρα της πρώτης εξωγενούς διατροφής, αρχίζει η απόθεση ανόργανου υλικού, κατά ένα συνήθως ασύμμετρο τρόπο, με κατάληξη το σχηματισμό του πρώτου νυμφικού αποτυπώματος, του “αποτυπώματος πρώτης διατροφής” (first feeding check) (Palomera et al. 1988). Ακολουθεί η εναλλαγή μίας σκοτεινής και μίας φωτεινής ζώνης που πραγματοποιείται σε ημερήσια βάση (Brothers et al. 1976, Palomera et al. 1988). Οι πρώτοι 5-10 αυξητικοί δακτύλιοι είναι στενοί και στη συνέχεια το πλάτος τους σταδιακά μεγαλώνει όλο και περισσότερο.

#### Αύξηση σώματος-ωτολίθου

Η αύξηση σε μήκος των ιχθυονυμφών ήταν εκθετική το 1994 και γραμμική το 1995 και 1996 (Πίνακας 3.21, Σχήμα 3.34). Οι ευθείες παλινδρόμησης του 1995 δεν διέφεραν στατιστικά στις κλίσεις (ANCOVA,  $P = 0.816$  και  $P = 0.761$  για το παρατηρούμενο [L] και το αναμενόμενο [Lc] μήκος αντίστοιχα), αλλά ούτε και στα σημεία τομής του άξονα  $y$  (intercepts) ( $P = 0.298$  και  $P = 0.816$  για το L και Lc αντίστοιχα). Η διόρθωση των μηκών για τη συρρίκνωση (Lc), επέφερε μια μεταβολή της τάξης του  $0.05\text{mm d}^{-1}$  στις κλίσεις και  $0.9\text{mm}$  στα intercepts. Πράγματι, παρόλη τη μεγάλη διακύμανση στους χρόνους χειρισμού και συντήρησης (6-30 min), η σχέση αναμενόμενου προς παρατηρούμενο μήκος δε διέφερε μεταξύ των ετών (ANCOVA,  $P < 0.001$ ) και παρουσίαζε ελάχιστη υπόλοιπη διακύμανση (residual variance) ( $\log[Lc] = 0.1368 + 0.9265 \log[L]$ ,  $r^2 = 0.997$ ).

Η κλίση των γραμμικών παλινδρομήσεων ισούται με το ρυθμό αύξησης, που ήταν  $0.50\text{mm d}^{-1}$  κατά το 1995 και το 1996. Αντίθετα το 1994 ο ρυθμός αύξησης ήταν  $0.34\text{mm d}^{-1}$  την πρώτη μέρα για να φτάσει τα  $0.55\text{mm d}^{-1}$  στα 8mm και τα  $0.84\text{mm d}^{-1}$  στα 12mm. Ο ρυθμός αύξησης, το 1994, γινόταν

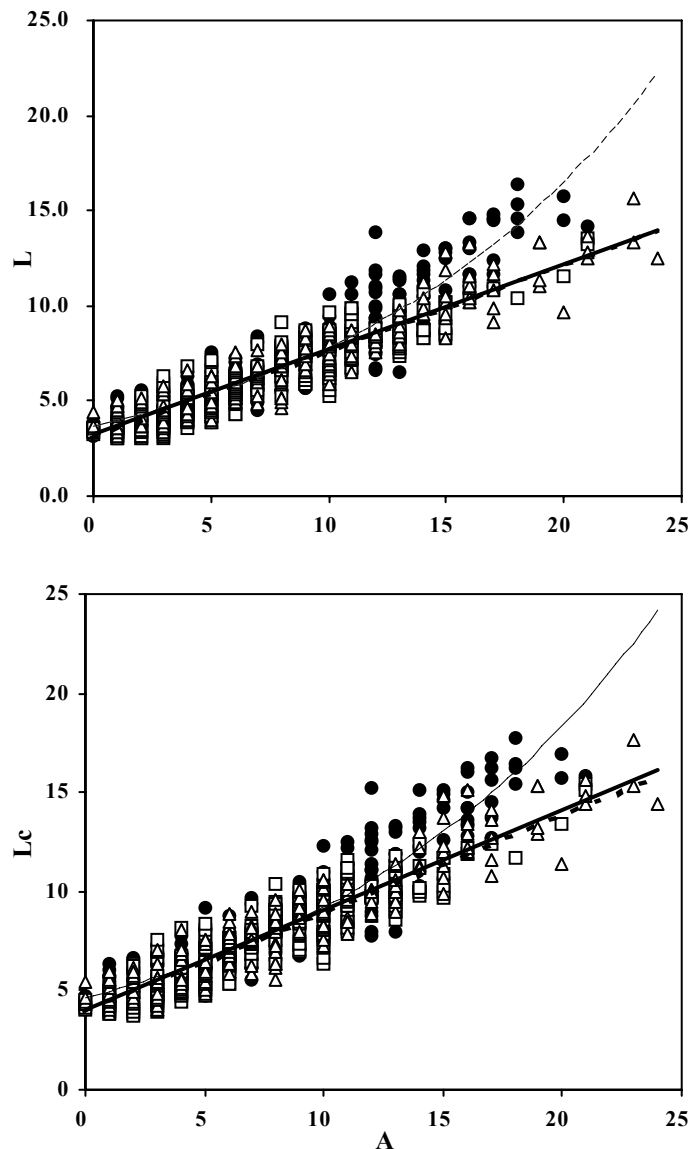


Σχήμα 3.33. Απεικόνιση του προτύπου μικροδομής των ωτολίθων

μεγαλύτερος απ’ το 1995-1996 μετά το μήκος (Lc) των 7.5mm (ή 6.5mm L). Το μήκος αυτό συμπίπτει με το μήκος κάμψης της νωτοχορδής (notochord flexion) (Somarakis et al. 1998).

**Πίνακας 3.21.** Εξισώσεις αύξησης των ιχθυονυμφών γαύρου.  $r^2$  : συντελεστής προσδιορισμού. L : παρατηρούμενο μήκος (mm), Lc : αναμενόμενο μήκος (mm), A : ηλικία σε ημέρες απ' το τέλος του λεκιθοφόρου σταδίου (αριθμός αυξητικών δακτυλίων).

Μήκος	Έτος	Εξίσωση αύξησης	$r^2$
L	1994	$3.713e^{0.075A}$	0.875
	1995	$3.087+0.451A$	0.840
	1996	$3.206+0.447A$	0.873
Lc	1994	$4.623e^{0.069A}$	0.879
	1995	$3.963+0.496A$	0.842
	1996	$4.062+0.502A$	0.877



**Σχήμα 3.34.** Η αύξηση σε μήκος των ιχθυονυμφών του γαύρου το 1994, 1995 και 1996. ●, λεπτή καμπύλη: 1994, □, στικτή ευθεία: 1995, Δ; συνεχής ευθεία: 1996. L: παρατηρούμενο μήκος (mm), Lc: αναμενόμενο μήκος (mm), A: ηλικία (ημέρες).



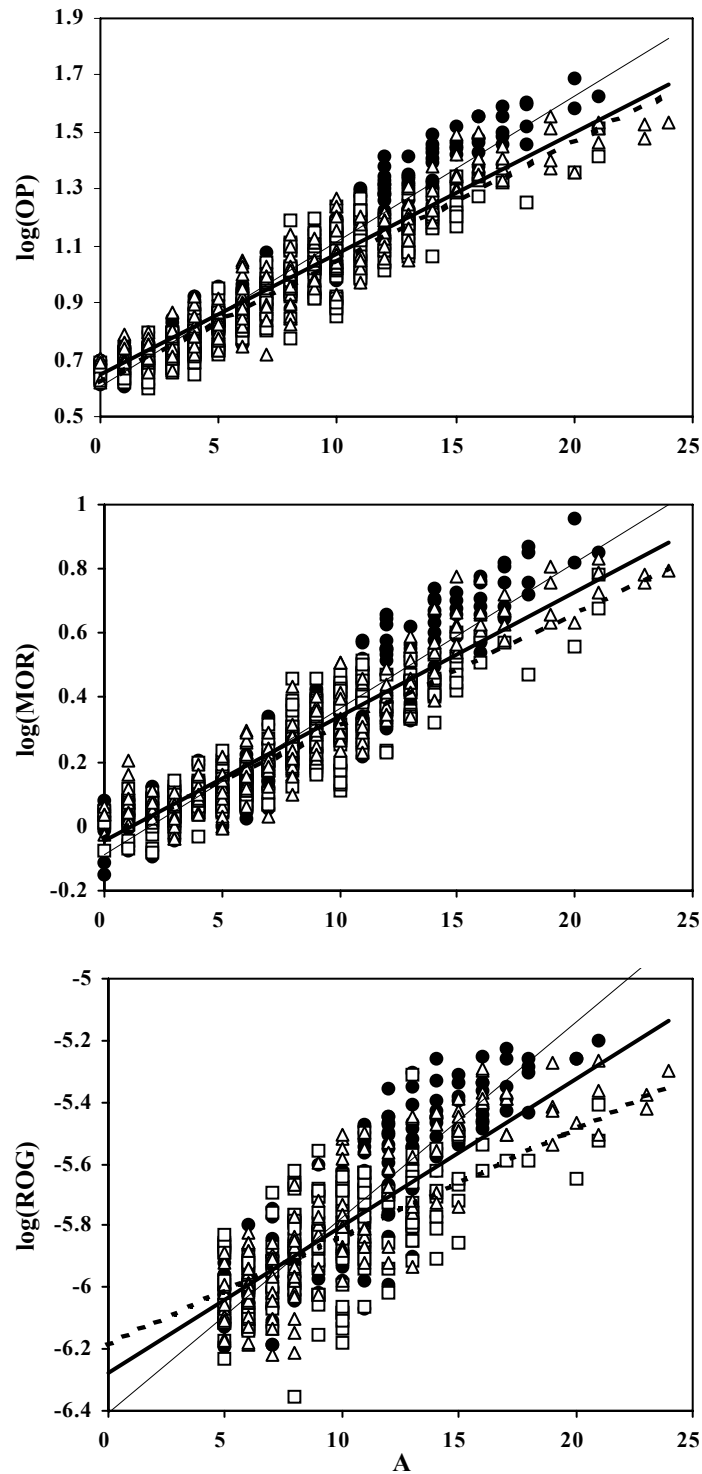
Οι εξισώσεις αύξησης του ωτολίθου και των σχέσεων μέγεθος ωτολίθου-μήκους σώματος (Lc) παρουσιάζονται στους Πίνακες 3.22 και 3.23 και απεικονίζονται στα Σχήματα 3.35 και 3.36.

**Πίνακας 3.22.** Παράμετροι των εξισώσεων αύξησης του ωτολίθου.  $a$ ,  $b$  : οι παράμετροι του μοντέλου αύξησης ( $\log(y)=a+bx$ ).  $r^2$  : συντελεστής προσδιορισμού. OP : περίμετρος ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm), MOR : η μέγιστη ακτίνα του ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm). ROG : η πρόσφατη αύξηση του ωτολίθου (m)

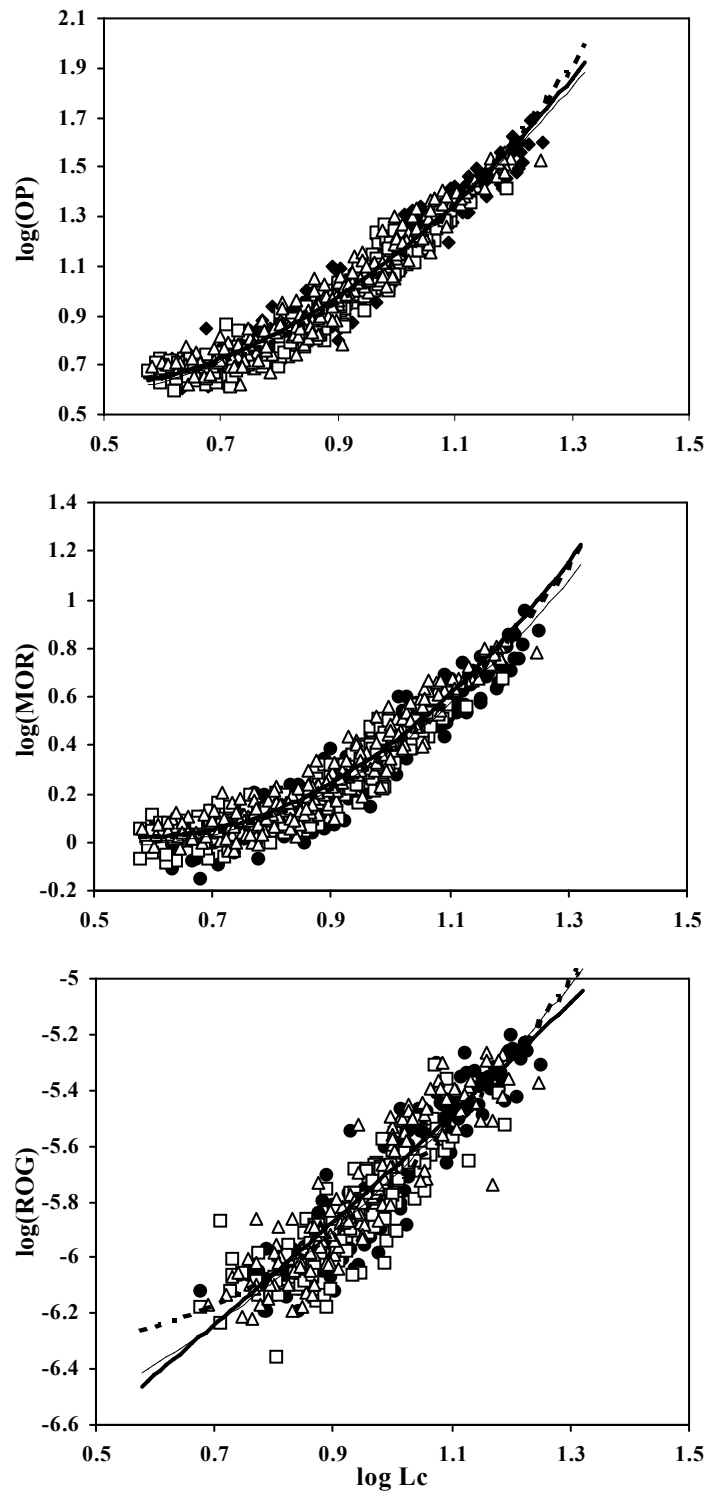
Μέγεθος ωτολίθου	Ετος	a	b	$r^2$
OP	1994	0.608	0.051	0.920
	1995	0.616	0.043	0.857
	1996	0.645	0.043	0.905
MOR	1994	-0.086	0.045	0.870
	1995	-0.041	0.035	0.811
	1996	-0.042	0.039	0.877
ROG	1994	-6.407	0.063	0.797
	1995	-6.185	0.035	0.405
	1996	-6.274	0.048	0.733

**Πίνακας 3.23.** Παράμετροι των αλλομετρικών εξισώσεων μεταξύ μεγέθους ωτολίθου-μήκους σώματος (Lc).  $a$ ,  $b$ ,  $c$  : παράμετροι του διωνυμικού αλλομετρικού μοντέλου ( $\log(y) = a + b\log(x) + c(\log(x))^2$ ).  $r^2$  : συντελεστής προσδιορισμού. OP : περίμετρος ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm), MOR : η μέγιστη ακτίνα του ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm). ROG : η πρόσφατη αύξηση του ωτολίθου (m),

Μέγεθος ωτολίθου	Ετος	a	b	c	$r^2$
OP	1994	1.427	-1.011	0.726	0.947
	1995	2.022	-2.058	1.163	0.930
	1996	1.588	-1.292	0.854	0.944
MOR	1994	1.999	-2.248	0.622	0.912
	1995	2.329	-2.834	0.885	0.880
	1996	2.209	-2.581	0.777	0.923
ROG	1994	0.878	0.277	-6.867	0.883
	1995	1.681	-1.427	-5.995	0.726
	1996	0.185	1.547	-7.414	0.825



**Σχήμα 3.35.** Η αύξηση του ωτολίθου κατά το 1994, 1995 και 1996. ●, λεπτή ευθεία: 1994, □, στικτή ευθεία: 1995, Δ, παχιά ευθεία: 1996. OP : περίμετρος ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm), MOR : η μέγιστη ακτίνα του ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm). ROG : η πρόσφατη αύξηση του ωτολίθου (m), A: Ηλικία (ημέρες).



**Σχήμα 3.36.** Αλλομετρικές σχέσεις μεταξύ μεγέθους ωτολίθου-μήκους σώματος ( $L_c$ ) κατά το 1994, 1995 και 1996. ●, λεπτή καμπύλη: 1994, □, στικτή καμπύλη: 1995, △, παχιά καμπύλη: 1996. OP: περίμετρος ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm), MOR: η μέγιστη ακτίνα του ωτολίθου ( $\times 10^{-2}$ mm). ROG: η πρόσφατη αύξηση του ωτολίθου (m).

Ο ρυθμός αύξησης (κλίση) των τριών μετρήσεων του ωτολίθου ήταν διαφορετικός μεταξύ των ετών (Πίνακας 3.24): Ο ωτολίθος μεγάλωνε με μεγαλύτερο ρυθμό το 1994, μικρότερο το 1996 και ακόμα μικρότερο το 1995 (Πίνακας 3.22, MOR, ROG). Εξαίρεση αποτελούσε η περίμετρος (OP) μεταξύ 1995-1996 που μεγάλωνε με τον ίδιο ρυθμό ( $P>0.5$ ), αλλά ήταν γενικά μεγαλύτερη το 1996 σε σχέση με το 1995 (Πίνακας 3.22, Σχήμα 3.35).

Αντίθετα, οι ρυθμοί αλλομετρικής αύξησης, δηλ., οι κλίσεις των σχέσεων μεγέθους ωτολίθου-μεγέθους σώματος διέφεραν σημαντικά το 1995 σε σχέση με το 1994-1996 (Πίνακας 3.24, Σχήμα 3.36), αλλά όχι μεταξύ 1994 και 1996. Ωστόσο, το 1994-1996, τα σημεία τομής του άξονα  $y$  για την ακτίνα (MOR) και την πρόσφατη αύξηση (ROG) του ωτολίθου διέφεραν σημαντικά (Πίνακας 3.24) αλλά κατά αντίθετους τρόπους (Πίνακας 3.23). Η ακτίνα ήταν γενικά μικρότερη σε σχέση με το μήκος το 1994 (Σχήμα 3.36), αλλά το πλάτος των τελευταίων πέντε δακτυλίων (ROG) ήταν γενικά μεγαλύτερο το 1994.

**Πίνακας 3.24.** Τα αποτελέσματα της ανάλυσης συνδιακύμανσης (ANCOVA) μεταξύ των μοντέλων μεγέθους ωτολίθου-ηλικίας και μεγέθους ωτολίθου-μήκους ιχθυονόμφης. Παρουσιάζονται οι στατιστικά σημαντικές πιθανότητες ( $P<0.05$ ).  $b$  : κλίσεις,  $a$  : σημεία τομής με τον άξονα  $y$  (intercepts). Για τα διωνυμικά μοντέλα παρουσιάζονται οι πιθανότητες για δύο κλίσεις ( $x^2$  και  $x$ ).

Μοντέλο	1994-1995		1994-1996		1995-1996	
	b	a	b	a	b	a
OP-A	0.000		0.000			0.005
MOR-A	0.000		0.000		0.023	
ROG-A	0.000		0.000		0.003	
OP-Lc	0.001, 0.001				0.001, 0.001	
MOR-Lc	0.013, 0.012			0.000	0.013, 0.012	
ROG-Lc	0.011, 0.003			0.004	0.011, 0.003	

### 3.4.3. Διακυμαινόμενη ασυμμετρία

Δε βρέθηκε καμία σημαντική συσχέτιση μεταξύ της ασυμμετρίας ( $\ln |R-L|$ ) και του μήκους ή της ηλικίας (Πίνακας 3.25). Κατά συνέπεια δεν εφαρμόστηκε καμία διόρθωση (correction for size dependence, Parker 1994).

**Πίνακας 3.25.** Συσχέτιση (Pearson correlation coefficients,  $r$ ) μεταξύ της ασυμμετρίας ( $\ln |R-L|$ ) στο μέγεθος του ωτολίθου (MOR, OP) και του μήκους (L), ηλικίας (A) της ιχθυονόμφης. Όλες οι τιμές με  $P>0.10$ .

Έτος	$\ln  R-L $	Συντελεστές συσχέτισης ( $r$ )	
		L	A
1994	MOR	-0.074	-0.041
1995	MOR	0.181	0.206
1996	MOR	0.009	0.066
1994	OP	0.041	0.159
1995	OP	-0.079	-0.009
1996	OP	0.009	0.196

Με την εξαίρεση του MOR το 1994, καμία εκτίμηση της κυρτότητας ( $g_1$ ) των τιμών (R-L) δεν ήταν σημαντικά διαφορετική από το μηδέν (Πίνακας 3.26). Κατά συνέπεια, οι πιθανότητες κάποιος απ' τους χαρακτήρες να παρουσιάζει κατευθυνόμενη ασυμμετρία ήταν σχεδόν ανύπαρκτες. Το ίδιο ίσχυε και για την αντισυμμετρία. Όλες οι εκτιμήσεις της κύρτωσης ( $g_2$ ) ήταν σημαντικά θετικές ή μηδέν (Πίνακας 3.26). Ιδανική διακυμαινόμενη ασυμμετρία ( $g_1=g_2=0$ ) παρατηρήθηκε το 1996 και το 1995 στην περίμετρο (OP).

**Πίνακας 3.26.** Εκτιμήσεις της λοξότητας (skew,  $g_1$ ) και της κύρτωσης (kurtosis,  $g_2$ ) των τιμών ασυμμετρίας (R-L) στο μέγεθος του ωτολίθου (MOR, OP). SE : τυπικό σφάλμα,  $t_s$  : τιμή στατιστικού ελέγχου. n : μέγεθος δείγματος. \*  $P < 0.05$ . \*\*  $P < 0.01$ . \*\*\*  $P < 0.001$ .

Έτος	(R-L)	n	Λοξότητα ( $g_1$ ) Κύρτωση ( $g_2$ )	SE	$t_s$
1994	MOR	107	$g_1 = -0.966$ $g_2 = 4.130$	0.234 0.463	4.14*** 8.92***
1995	MOR	82	$g_1 = -0.323$ $g_2 = 1.626$	0.266 0.526	1.22 3.29**
1996	MOR	91	$g_1 = -0.175$ $g_2 = 2.905$	0.254 0.500	0.69 5.81***
1994	OP	107	$g_1 = -0.105$ $g_2 = 2.585$	0.234 0.463	0.45 5.58***
1995	OP	82	$g_1 = -0.021$ $g_2 = -0.775$	0.266 0.526	0.08 1.47
1996	OP	91	$g_1 = -0.261$ $g_2 = 0.398$	0.254 0.500	1.03 0.80

Η διακυμαινόμενη ασυμμετρία ήταν μεγαλύτερη το 1995, μικρότερη το 1996 και ακόμα μικρότερη το 1994 (Πίνακας 3.27):

**Πίνακας 3.27.** Εκτιμήσεις δύο δεικτών διακυμαινόμενης ασυμμετρίας: της μέσης απόλυτης ασυμμετρίας ( $\text{Mean } |R-L|$ ) και της διακύμανσης ( $\text{Var}(R-L)$ ).

Έτος	Χαρακτήρας	n	Mean  R-L	Var(R-L)
1994	MOR	107	0.150	0.046
1995	MOR	82	0.258	0.118
1996	MOR	91	0.213	0.088
1994	OP	107	0.302	0.188
1995	OP	82	0.801	0.821
1996	OP	91	0.543	0.513

Εντούτοις, μόνο το 1994 η διακυμαινόμενη ασυμμετρία ήταν σημαντικά μικρότερη (Πίνακας 3.28):

**Πίνακας 3.28.** Αποτελέσματα της σύγκρισης ( $F$ -tests) της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας στο μέγεθος του ωτολίθου (MOR, OP) μεταξύ των ετών (1994-1995-1996).  $F$  : ο λόγος των διακυμάνσεων  $\text{Var}(R-L)$ .  $P_{\text{Bonf}}$  : πιθανότητα μετά από διόρθωση (sequential Bonferroni correction).

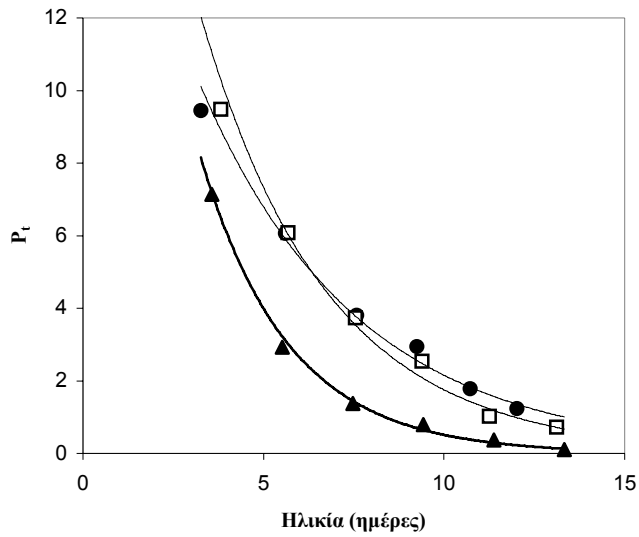
	1994-1995		1994-1996		1995-1996	
	MOR	OP	MOR	OP	MOR	OP
$F$	2.565	4.367	1.913	2.888	1.341	1.512
$P_{\text{Bonf}}$	<b>0.0000</b>	<b>0.0000</b>	<b>0.0028</b>	<b>0.0000</b>	0.1753	0.0565

#### 3.4.4. Θνησιμότητα

Οι εκτιμήσεις των παραμέτρων του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας για κάθε ένα από τα τρία έτη χωριστά παρουσιάζονται στον Πίνακα 3.29:

**Πίνακας 3.29.** Παράμετροι του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας των ιχθυονομφών ( $P_t = P_0 \exp(-Zt)$ ).  $r^2$  : συντελεστής προσδιορισμού.

Έτος	$P_0$	$Z$	$r^2$
1994	21.415	0.230	0.988
1995	30.711	0.287	0.984
1996	31.177	0.411	0.986



Η θνησιμότητα ( $Z$ ) ήταν σημαντικά μεγαλύτερη (ANCOVA,  $P < 0.001$ ) το 1996 σε σχέση με το 1994 και 1995 (Σχήμα 3.37). Η ποσοστιαία ημερήσια επιβίωση ήταν  $79.5\% d^{-1}$  το 1994,  $75.1\% d^{-1}$  το 1995 και  $66.3\% d^{-1}$  το 1996.

**Σχήμα 3.37.** Η προσαρμογή των εξισώσεων θνησιμότητας των ιχθυονομφών για το 1994 (κύκλοι), 1995 (τετράγωνα) και 1996 (τρίγωνα).

## 4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

### 4.1. Περιβαλλοντικές συνθήκες

Παρόλο που οι δειγματοληψίες τεσσάρων ετών (1993-1996) πραγματοποιήθηκαν τον ίδιο μήνα (Ιούνιο), στην ίδια περιοχή, οι διαφορές που παρατηρήθηκαν ανάμεσα στα έτη ήταν σημαντικές και μπορούσαν να αποδοθούν στο γεγονός ότι οι εποχιακές μεταβάσεις στη θάλασσα, οι οποίες καθορίζουν και τον κύκλο παραγωγής του πλαγκτού, χαρακτηρίζονται από μεγάλη ημερολογιακή διακύμανση. Η ιδέα αυτή είναι και η βάση της θεωρίας της “σύμπτωσης” (match-mismatch hypothesis) (Cushing 1975, 1990a, 1995).

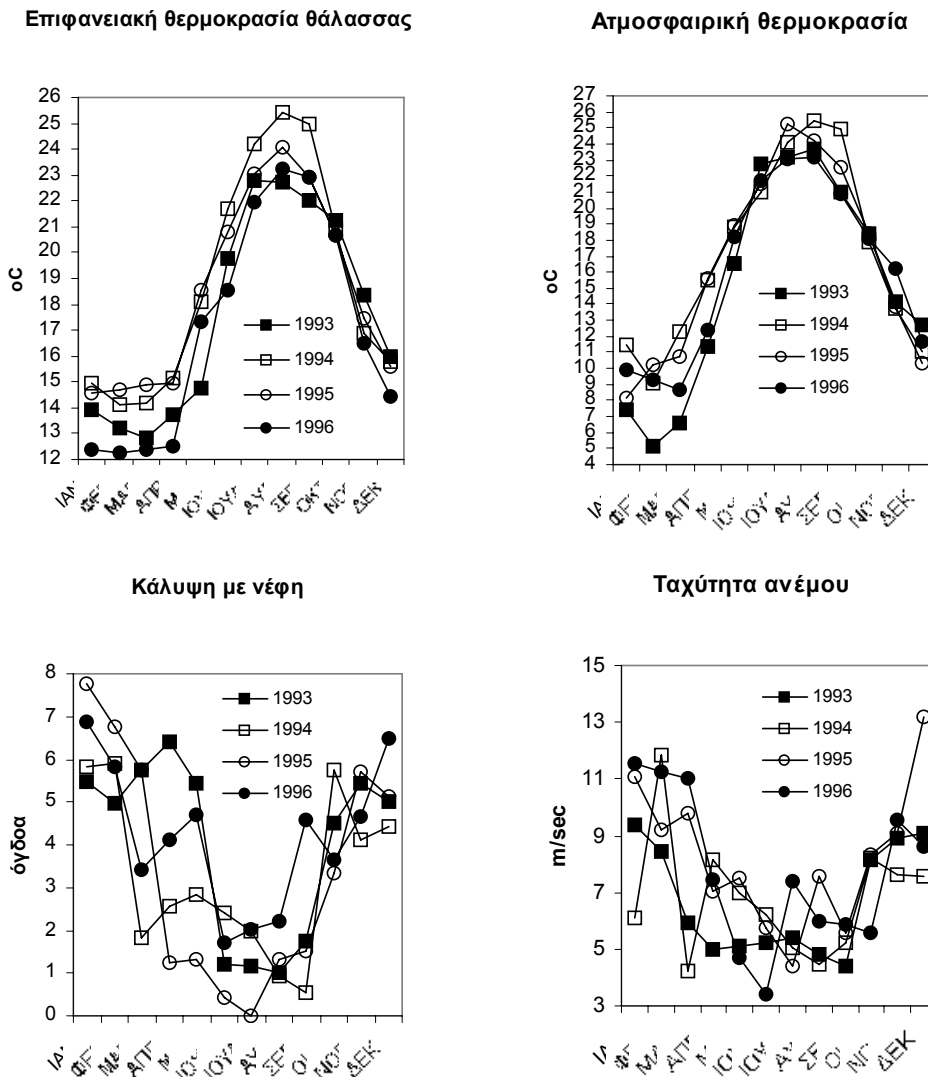
Στη Μεσόγειο η περίοδος άνοιξης-αρχές καλοκαιριού είναι η μεταβατική περίοδος μεταξύ χειμώνα και καλοκαιριού. Χαρακτηρίζεται από τη θέρμανση των επιφανειακών υδάτων, την ανάπτυξη του εποχιακού θερμοκλινούς και την άνθιση (bloom) της παραγωγής πλαγκτού, είναι δε μια μεταβατική περίοδος στην αναπαραγωγή των ψαριών (Sabates 1990a, Sabates & Maso 1992, Sabates & Olivar 1996, Sabates et al. 1989).

Κατά την περίοδο των δειγματοληψιών του Ιουνίου 1993 και Ιουνίου 1996, η θερμοκρασία των επιφανειακών υδάτων του Β.Α. Αιγαίου ήταν σημαντικά χαμηλότερη σε σχέση με τον Ιούνιο του 1994 και 1995. Το ίδιο ίσχυε και για την αλατότητα. Στο Σχήμα 4.1. παρουσιάζονται οι μηνιαίες μέσες τιμές της επιφανειακής θερμοκρασίας της θάλασσας, της ατμοσφαιρικής θερμοκρασίας, της νέφωσης (cloudiness) και της ταχύτητας των ανέμων στην περιοχή της έρευνας. Κατά τα 1993 και 1996, η ατμοσφαιρική θερμοκρασία ήταν γενικά χαμηλότερη κατά την περίοδο τέλος χειμώνα – άνοιξης (Μαρτίου-Μαΐου) και η κάλυψη με νέφη υψηλότερη. Ανάλογα, η επιφανειακή θερμοκρασία της θάλασσας ήταν χαμηλότερη το 1993 και 1996 σε σχέση με το 1994 και 1995, ειδικά κατά τη μεταβατική περίοδο Απριλίου-Ιουλίου.

Το 1993 και 1996, ειδικότερα το 1996, ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής (ZDV) παρουσίαζε αυξημένες τιμές, σε αντίθεση με το 1994 και 1995 (ειδικότερα το 1995). Δηλαδή, το μέγιστο της παραγωγής πλαγκτού φάνηκε να είναι καθυστερημένο τις «ψυχρότερες» χρονιές. Στο Αιγαίο (με εξαίρεση κάποιες κλειστές και ημίκλειστες παράκτιες περιοχές) η άνθιση του φυτοπλαγκτού (phytoplankton bloom) λαμβάνει χώρα την άνοιξη και τα υπάρχοντα δεδομένα δείχνουν ότι ακολουθείται απ’ το επίσης ανοιξιάτικο μέγιστο του ζωοπλαγκτού (Stergiou et al. 1997). Ο Cushing (1989) συνοψίζει τις ενδείξεις που δείχνουν ότι η περίοδος μετάβασης απ’ την περίοδο ανάμειξης στην περίοδο της στρωματοποίησης χαρακτηρίζεται απ’ την άνθιση της παραγωγής μικρών διατόμων και ότι τα τελευταία είναι η βάση της “παραδοσιακής τροφικής αλυσίδας”, με την οποία η ενέργεια περνάει μέσω του ζωοπλαγκτού στα ψάρια. Η έναρξη της στρωματοποίησης εξαρτάται από την ηλιακή ενέργεια και τους ανέμους.

Οι κάθετες διατομές της θερμοκρασίας, αλατότητας, πυκνότητας και σταθερότητας έδειξαν ότι, κατά τον Ιούνιο, η στήλη του νερού, στο Β.Α. Αιγαίο, παρουσίαζε έντονη επιφανειακή στρωματοποίηση, τόσο όσον αφορά στη θερμοκρασία, όσο και την αλατότητα. Η στρωματοποίηση ξεκινούσε από μικρά βάθη (30-40m) και έφτανε πολύ κοντά στην επιφάνεια, όπου υπήρχε ένα σχετικά ρηχό ομογενές επιφανειακό στρώμα (SML, surface mixed layer). Το βάθος του SML εξαρτάται από την πρόσφατη ένταση των ανέμων (Somarakis et al. 1997a). Ισχυρή θέρμανση των επιφανειακών στρωμάτων σε συνδυασμό με ασθενείς ανέμους, προκαλεί ισχυρή στρωματοποίηση και γρήγορη μετάβαση σε ρηχά SML. Ισχυρή ένταση ανέμων (ή ισχυρές παράκτιες αναβλύσεις -upwellings) μπορούν να καταστρέψουν τη στρωματοποίηση και να προκαλέσουν τη βύθιση του SML (Husby & Nelson 1982). Σημειώνεται ότι ο Μάιος-Ιούνιος είναι η εποχή με τη μικρότερη ένταση ανέμων στο Βόρειο Αιγαίο (Stergiou et al. 1997).

Όσον αφορά στην οριζόντια κατανομή της θερμοκρασίας, αλατότητας και ZDV, παρατηρήθηκαν κάποιες διαφοροποιήσεις, σχετικά σταθερές από χρόνο σε χρόνο. Για παράδειγμα, η επιφανειακή θερμοκρασία και η αλατότητα στα 0-40m τείνουν να είναι υψηλότερες στον Κόλπο της Καβάλας. Η υψηλότερη θερμοκρασία των επιφανειακών νερών του κόλπου της Καβάλας συμφωνεί με τις παρατηρήσεις των Gezgin et al. (1999) που διαχωρίζουν τα επιφανειακά Νερά Βορείου Αιγαίου [NAW] σε δύο κύριες μάζες: “Νερό Θρακικού” ( TPW) και “Νερό Κόλπου Καβάλας” (GKW). Τέλος αξίζει να σημειωθεί ότι κατά το μήνα Ιούνιο δεν ανιχνεύεται Νερό Μαύρης Θάλασσας (χαρακτηριστικά χαμηλότερης θερμοκρασίας και αλατότητας) στην υφαλοκρηπίδα του Β.Α. Αιγαίου, ενώ το “Θρακικό Μέτωπο” (Thracian Front) θα πρέπει να βρίσκεται σε χαμηλότερα γεωγραφικά πλάτη (κοντά στη Λήμνο).



**Σχήμα 4.1.** Μέσες μηνιαίες τιμές της επιφανειακής θερμοκρασίας της θάλασσας, της θερμοκρασίας της ατμόσφαιρας, της κάλυψης του ουρανού με νέφη (cloudiness) και της ταχύτητας του ανέμου στο Β.Α. Αιγαίο (Π. Δρακόπουλος, ΙΘΑΒΙΚ, προσωπική επικοινωνία).

## 4.2. Ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις

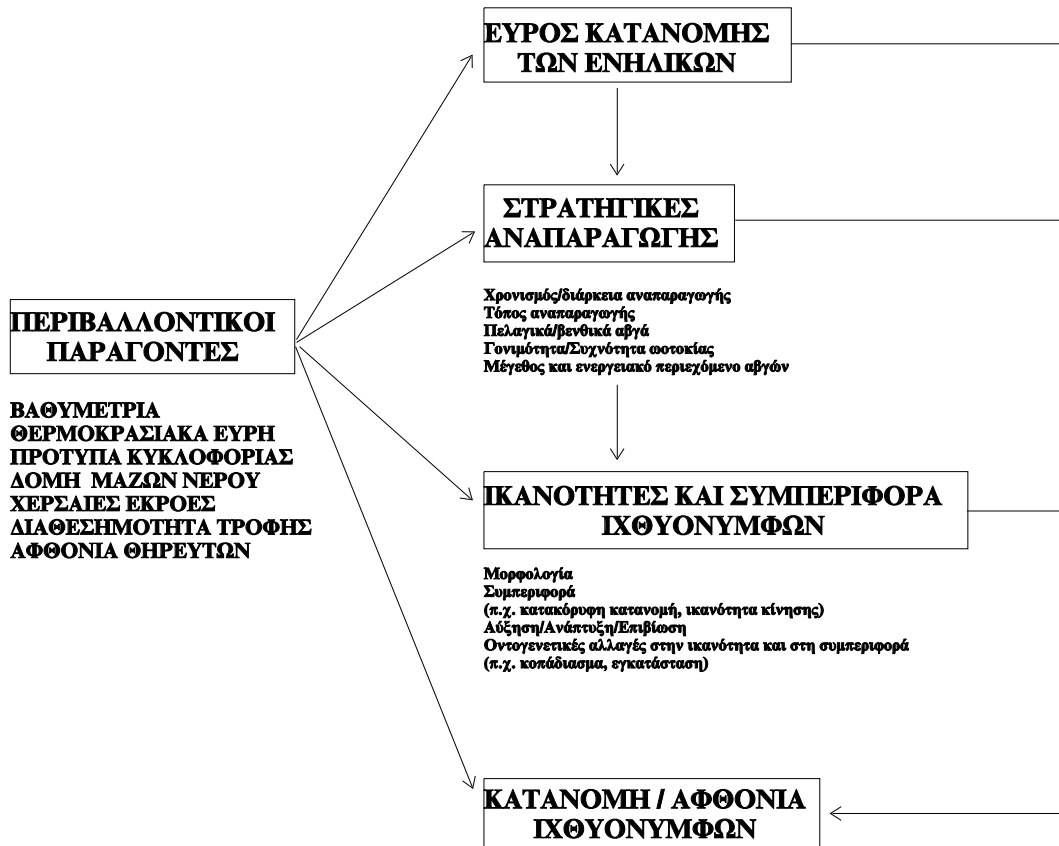
Η παρούσα μελέτη είναι η πρώτη συστηματική μελέτη ιχθυοπλαγκτού στο Βόρειο Αιγαίο και γενικότερα στην Ανατολική Μεσόγειο. Αναδεικνύει δε με λεπτομέρεια την ποικιλότητα που χαρακτηρίζει τις ιχθυοπλαγκτονικές συναθροίσεις, αποτέλεσμα του μεγάλου αριθμού παραγόντων που επιδρούν στο σχηματισμό, διατήρηση και διάλυση των συναθροίσεων (Boehlert & Mundy 1993). Η εξήγηση των χωρικών προτύπων κατανομής απαιτεί την κατανόηση των παραγόντων αυτών, οι οποίοι σχετίζονται τόσο με τη βιολογία των ειδών, όσο και το περιβάλλον στο οποίο διαβιών και αναπαράγονται. Οι διαφορετικοί παράγοντες επιδρούν σε διαφορετικές, ή περισσότερες από μια, χρονικές και χωρικές κλίμακες και παρουσιάζονται συνοπτικά στο Σχήμα 4.2.

Η κατανομή των ειδών και οι αναπαραγωγικές τους στρατηγικές έχουν εξελιχθεί κάτω απ' την επίδραση των κυρίαρχων φυσικών και τροφικών διαδικασιών της περιοχής στην οποία διαβιών. Η ιδέα της προσαρμογής είναι έμφυτη σε όλες τις θεωρίες που προσπαθούν να εξηγήσουν τη δομή και τις αυξομειώσεις των ιχθυοπληθυσμών (π.χ. 'member/vagrant' hypothesis, Sinclair [1988]; 'hydrographic containment' hypothesis, Cushing [1990b]). Διακυμάνσεις απ' τις "μέσες συνθήκες", μπορεί να έχουν άμεση επίδραση στην κατανομή και τα χαρακτηριστικά αναπαραγωγής των ενηλίκων, μπορεί, ωστόσο,



να επιδρούν μόνο στις ιχθυονύμφες, προκαλώντας αλλαγές στην κατανομή, συμπεριφορά, αύξηση και επιβίωση. Σε κάθε περίπτωση, το αποτέλεσμα είναι το ίδιο: προκαλούνται διακυμάνσεις στην κατανομή/αφθονία των ιχθυονυμφών. Επιπλέον, δεδομένης της πληθώρας των εναλλακτικών προσαρμογών αναπαραγωγής και μορφολογίας/ικανοτήτων (abilities) των ιχθυονυμφών (Somarakis et al. 1999), οι διακυμάνσεις του περιβάλλοντος θα έχουν διαφορετικό αντίκτυπο στα διαφορετικά είδη ή ομάδες ειδών.

Η δομή και κατανομή των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων μελετάται συνήθως με τη χρήση πολυπαραγοντικών μεθόδων. Οι μέθοδοι αυτές έχουν δυνατότητα αναγνώρισης των συνδιακυμάνσεων σε πολυειδικές κατανομές, αλλά η έλλειψη, ή η ύπαρξη ασθενούς, πολυειδικού προτύπου δε συνεπάγεται και την έλλειψη προτύπων σε επίπεδο είδους (Leis 1993). Επίσης, ενώ ένας παράγοντας μπορεί να έχει σημαντική επίδραση σε κάποιο είδος (ή είδη), είναι πιθανόν να είναι μη σημαντικός σε επίπεδο συναθροίσεων (Rakocinski et al. 1996).



Σχήμα 4.2. Ιεραρχία παραγόντων που συμβάλλουν στην ύπαρξη, κατανομή και αφθονία των ειδών στο ιχθυοπλαγκτό (βασισμένη στους Doyle et al. 1993).

Τέλος, θα πρέπει να τονιστεί ότι δεδομένης της ρευστότητας του θαλασσίου περιβάλλοντος, η αφθονία των ειδών αλλάζει, κατά κανόνα, βαθμιαία. Δεν υπάρχουν συγκεντρώσεις ειδών ενδιάμεσου καλά καθορισμένων ορίων και ενώ διαφορετικά είδη μπορεί να έχουν διαφορετικά κέντρα υψηλής αφθονίας, οι κατανομές τους επικαλύπτονται σε μεγάλο βαθμό (Παράρτημα II). Κατά συνέπεια, μικρές αλλαγές στους παράγοντες του Σχήματος 4.2, μπορεί να προκαλέσουν σημαντικές αλλαγές στα αποτελέσματα της πολυπαραγοντικής ανάλυσης.

Η ανάλυση της “μέσης” δομής και κατανομής των ιχθυοπλαγκτονικών συναθροίσεων που πραγματοποιήθηκε στην παρούσα μελέτη αναγνώρισε ένα σαφές πρότυπο κατανομής και δομής, σχετιζόμενο με το βάθος, και συγκεκριμένα με τη βαθυμετρική κατανομή των ενηλίκων. Παρόμοια αποτελέσματα αναφέρονται στη Δυτική Μεσόγειο (Sabates 1990a). Η ανάλυση αυτή εξομάλυνε τις διαφορές μεταξύ των ετών, οι οποίες οφειλονταν, κατά κύριο λόγο, σε διαφορές στις αφθονίες των taxa.

Διαφορετικές Ομάδες ειδών έδειξαν διαφορετικές τάσεις ανάμεσα στα έτη και συγκεκριμένα:

- Τα μεσοπελαγικά και, από τα επιπελαγικά είδη ο γαύρος, ήταν περισσότερο άφθονα κατά τα “ψυχρά” έτη και ιδιαίτερα το 1996, όταν και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής ήταν υψηλότερος.
- Με εξαίρεση το γαύρο, τα υπόλοιπα επιπελαγικά είδη *S.aurita*, *T.mediterraneus*, *S.japonicus* και *A.rochei*, παρουσίαζαν μεγαλύτερη αφθονία κατά τα “θερμά” έτη (1994, 1995)
- Το ίδιο ίσχυε και για ορισμένα βενθοπελαγικά είδη όπως τα *Mullus spp.*, *S.cabrilla*, *Scorpaena spp.*, *C.julis*, *C.chromis*, *M.variegatus*, *S.nigrescens* και *C.ruber*

Όπως αναφέρθηκε ήδη, η περίοδος της άνοιξης-αρχές καλοκαιριού είναι μια μεταβατική περίοδος στην ωτοκία των μεσογειακών ειδών (Sabates & Maso 1992, Sabates & Olivar 1996). Χαρακτηρίζεται από το τέλος της αναπαραγωγικής περιόδου των ειδών που ωτοκοούν το χειμώνα και την έναρξη της περιόδου αναπαραγωγής των ειδών που ωτοκοούν το καλοκαίρι. Η ίδια περίοδος συμπίπτει με το μέγιστο της ωτοκίας του γαύρου (Palomera 1992, Somarakis 1993, Koutsikoroulos & Le Cann 1996). Από τον Πίνακα της εποχιακής ανάλυσης του ιχθυοπλαγκτού που παρουσιάζει η Sabates (1990a), φαίνεται ότι είδη, όπως τα *S.aurita*, *T.mediterraneus*, *S.japonicus* και *A.rochei*, *S.cabrilla*, *T.draco* και *S.nigrescens*, παρουσιάζουν το μέγιστο της αναπαραγωγής τους μετά το μέγιστο της αναπαραγωγής του γαύρου και είναι τα λεγόμενα “καλοκαιρινά” είδη.

Μπορούμε λοιπόν να συμπεράνουμε ότι οι δειγματοληψίες μας, όσον αφορά στο ιχθυοπλαγκτό, μπορούν να διακριθούν σε δύο ομάδες, όπως και στην περίπτωση των περιβαλλοντικών συνθηκών:

- το 1993 και 1996, στο ιχθυοπλαγκτό κυριαρχούσαν ιχθυονύμφες πελαγικών ειδών μικρού μεγέθους σώματος (small-sized pelagics), όπως ο γαύρος και τα *Mycetophidae*.
- το 1994 και 1995, η αφθονία των ιχθυονυμφών του γαύρου ήταν χαμηλότερη, ενώ των “καλοκαιρινών” ειδών, όπως των πελαγικών ειδών με μεγαλύτερο μέγεθος σώματος (middle-sized pelagics), υψηλότερη σε σχέση με το 1993, 1996.

Τα αποτελέσματα αυτά υποδεικνύουν: (1) μια χρονική (ανάμεσα στα έτη) συνδιακύμανση στην αναπαραγωγική προσπάθεια του γαύρου και των μεσοπελαγικών ειδών, που φαίνεται να σχετίζεται με την ποσότητα ζωοπλαγκτού, (2) μια ανάλογο συνδιακύμανση στην αναπαραγωγική προσπάθεια των “καλοκαιρινών” ειδών που φαίνεται να σχετίζεται με την έναρξη της αναπαραγωγικής τους περιόδου.

Σύμφωνα με τους Frank and Leggett (1983), η χρονική ή η χωρική συνδιακύμανση στην εμφάνιση ιχθυονυμφών διαφορετικών ειδών στο πλαγκτό υποδεικνύει πιθανή συνεξέλιξη των αναπαραγωγικών τους στρατηγικών, αποτέλεσμα παρόμοιας απόκρισης των ειδών στο πελαγικό περιβάλλον (Moser & Smith 1993). Κατ’ ανάλογο τρόπο, αντιθέσεις στα πρότυπα εμφάνισης και κατανομής των ιχθυονυμφών υποδεικνύουν πιθανές εναλλακτικές αναπαραγωγικές στρατηγικές. Για είδη πολλαπλούς εναποθέτες, με παρατεταμένες περιόδους αναπαραγωγής, όπως τα περισσότερα Μεσογειακά είδη, θετικές ή αρνητικές συνδιακυμάνσεις στην παραγωγή αβγών (γονιμότητα, συχνότητα ωτοκίας), που αντανακλούνται στην αφθονία των ιχθυονυμφών τους στο πλαγκτό, είναι, κατ’ ανάλογο τρόπο, ενδεικτικές προσαρμογής.

Όσον αφορά στα πελαγικά είδη της μελέτης αυτής, οι διαφορές που παρατηρήθηκαν μεταξύ των ετών, έχουν εξηγηθεί με βάση τη θεωρία των ιστοριών ζωής (Somarakis et al. 1999) και συγκεκριμένα την υπόθεση ύπαρξης δύο αντιθέτων στρατηγικών αναπαραγωγής (capital vs income breeding, Stearns [1992]), συνδυαζόμενης με διαφορές στη μορφολογία και τις ικανότητες (performance abilities) των ιχθυονυμφών.

#### 4.3. Παραγωγή αβγών γαύρου

Τα δείγματα ιχθυοπλαγκτού που συλλέχθηκαν στο Β.Α. Αιγαίο χαρακτηρίζονταν από την τεράστια αφθονία αβγών γαύρου, ειδικά κατά τον Ιούνιο του 1993 και 1996. Οι εκτιμήσεις της παραγωγής αβγών, δηλαδή, του αριθμού αβγών που ελευθερώθηκαν από το απόθεμα ανά μονάδα επιφάνειας (P), ήταν γενικά πολύ υψηλές, ιδιαίτερα το 1996. Με άλλα λόγια, όπως άλλωστε έχει διατυπωθεί και στο παρελθόν (Σωμαράκης 1993), το Β.Α. Αιγαίο είναι ένα από τα σημαντικότερα, αν όχι το πιο σημαντικό πεδίο αναπαραγωγής του γαύρου.

Στην πρόσφατη σύνοψη των ποσοτήτων και της χωρικής κατανομής των αλιευμάτων στις Ελληνικές θάλασσες, οι Stergiou et al. (1997) αναφέρουν ότι οι ποσότητες που εκφορτώνονται στο Β. Αιγαίο είναι ψηλότερες απ’ το μέσο όρο της Μεσογείου, οι δε πυκνότητες των πελαγικών ψαριών, είναι συγκρίσιμες με αυτές των ακτών της Καλιφόρνια. Εξάλλου, ακουστικές μελέτες (Stergiou et al. 1993, Tsimenides et al. 1995) έχουν δείξει ότι οι πυκνότητες των πελαγικών ψαριών είναι κατά πολύ

μεγαλύτερες στην υφαλοκρηπίδα του Β. Αιγαίου σε σχέση με τις υπόλοιπες περιοχές του Αιγαίου. Οι κύριοι παράγοντες που συμβάλλουν στην ύπαρξη μεγάλων ποσοτήτων πελαγικών ψαριών και κατ' επέκταση υψηλής έντασης ωοτοκίας στην περιοχή του Β. Αιγαίου, είναι (Stergiou & Georgopoulos 1993, Σωμαράκης 1993, Stergiou & Pollard 1994, Stergiou et al. 1997): το μεγάλο πλάτος της υφαλοκρηπίδας, η αυξημένη εκροή νερών απ' τα ποτάμια και η ιδιαίτερα υψηλή πρωτογενής και δευτερογενής παραγωγικότητα, η οποία αποτελεί εξαίρεση στο γενικότερο oligοτροφικό χαρακτήρα της Ανατολικής Μεσογείου.

Ερευνες, βασισμένες σε αφθονίες αβγών στο χώρο, δείχνουν ότι το *E. encrasicolus* ωοτοκεί σε ένα ορισμένο εύρος βαθών: Στην Ατλαντική ακτή του Μαρόκου οι Furnestin & Furnestin (1959) βρήκαν ότι ο μεγαλύτερος όγκος ωοτοκίας λαμβάνει χώρα σε βάθη από 25 έως 100m, με ένα μέγιστο στα 50m. Στον κόλπο του Λέοντος, οι Aldebert & Tournier (1971) αναφέρουν μέγιστη ωοτοκία ανάμεσα στις ισοβαθείς των 60 και 120 μέτρων. Ο Regner (1985, 1996), σε μια ανασκόπηση των δεδομένων της Αδριατικής, αναφέρει ότι αβγά γαύρου, είτε δε βρίσκονται καθόλου, ή, σε πολύ μικρούς αριθμούς, σε βάθη μεγαλύτερα από 150-200 μέτρα. Στην Καταλονία, αντιθέτως, η Palomera (1989, 1992) βρήκε μέγιστες συγκεντρώσεις αβγών σε απόσταση 10 έως 30 μιλίων από την ακτή, περιοχή που αντιστοιχούσε σε μεγάλο εύρος βαθών (50- 1000m) και πρότεινε ότι η ωοτοκία δε σχετίζεται με το βάθος, αλλά με την παραγωγικότητα. Οι μεγαλύτερες συγκεντρώσεις αβγών εντοπίστηκαν στην περιοχή ενός μετώπου κοντά στο χείλος της υφαλοκρηπίδας (shelf-slope front). Η έκταση των πεδίων αναπαραγωγής γαύρου στη Δυτική Μεσόγειο φαίνεται να σχετίζεται με το μέγεθος της υφαλοκρηπίδας και το βαθμό εμπλουτισμού των υδάτων από υδρογραφικές διαδικασίες (Garcia & Palomera 1996). Τα ποτάμια, τα οποία σε τοπικό επίπεδο μπορεί να δημιουργήσουν μετωπικά συστήματα, παίζουν το σημαντικότερο ρόλο στην κατανομή και αφθονία των αβγών και των ιχθυονομφών.

Στο Βισκαϊκό κόλπο και με την πρόοδο της αναπαραγωγικής περιόδου, ξεχωρίζουν δύο διακριτές περιοχές ωοτοκίας, μία παράκτια και μία ωκεάνια (Motos et al. 1991, 1996, Uriarte et al. 1996). Ο γαύρος του Βισκαϊκού φαίνεται να επιλέγει σταθερά ενδιαιτήματα ωοτοκίας, που σχετίζονται με μεγάλα ποτάμια-λιμνοθάλασσες, μέτωπα στο χείλος της υφαλοκρηπίδας και ωκεάνιους αντικυκλώνες (gyres), δηλ., περιοχές με δυνητικά αυξημένη παραγωγικότητα.

Η έντονη, στις περισσότερες περιπτώσεις, παρουσία ενηλίκων και αβγών σε περιοχές χαμηλής αλατότητας (π.χ. Μαύρη Θάλασσα), δε σημαίνει ότι η αλατότητα είναι παράγοντας που επηρεάζει άμεσα την κατανομή της βιομάζας των ενηλίκων, αλλά ούτε και την κατανομή και την ένταση της ωοτοκίας, παρόλο που πολλές φορές δημιουργείται αυτή ακριβώς η εντύπωση (Palomera 1992). Η αλατότητα και η θερμοκρασία δεν επηρεάζουν την εξάπλωση του γαύρου, ενώ αβγά γαύρου έχουν βρεθεί σε αλατότητες από 7 έως 40 PSU (Demir 1965, Gordina et al. 1997). Η σύνδεση της παρουσίας και της ωοτοκίας του γαύρου με χαμηλής αλατότητας, χερσαίας προέλευσης επιφανειακά νερά οφείλεται στα υψηλότερα επίπεδα παραγωγικότητας που τα χαρακτηρίζει, εξαιτίας αφ' ενός μεν της άμεσης διοχέτευση θρεπτικών χερσαίας προέλευσης, αφ' ετέρου δε της αυξημένης και ρηχής στρωματοποίησης (Motos et al. 1996).

Στην παρούσα μελέτη διαπιστώθηκε ότι η διακύμανση στην αφθονία των αβγών ήταν μεγαλύτερη μεταξύ των ετών και φαινόταν να συνδέεται με τις διαφορές στις περιβαλλοντικές συνθήκες. Η παραγωγή αβγών ήταν μεγαλύτερη κατά τα χαμηλότερης θερμοκρασίας και αλατότητας έτη, ή πιο σωστά, όταν ο δείκτης της παραγωγής ζωοπλαγκτού είναι μεγαλύτερος. Στο Βισκαϊκό (Motos et al. 1996), το εποχιακό μέγιστο της αναπαραγωγής συμπίπτει με το μέγιστο του δείκτη ZDV (>20ml/m<sup>2</sup>), που λαμβάνει χώρα όταν ο ρυθμός αύξησης της θερμοκρασίας των επιφανειακών υδάτων είναι μέγιστος.

Οι Somarakis et al. (1999) βασιζόμενοι στις παρατηρήσεις της παρούσας μελέτης και των Peebles et al. (1996), προτείνουν ότι τα μικρά πελαγικά είδη που ωοτοκούν την άνοιξη-αρχές καλοκαιριού, όπως το *E. encrasicolus*, ακολουθούν τη στρατηγική του "εισοδηματία" (income breeding), δηλαδή, ανταποκρίνονται ταχύτατα στις διακυμάνσεις της διαθέσιμης τροφής ρυθμίζοντας τη γονιμότητα και τη συχνότητα ωοτοκίας, δηλαδή, την ένταση της αναπαραγωγής. Πράγματι, κατά τον Ιούνιο 1993 και 1995 (τα έτη με διαθέσιμα δείγματα ενηλίκων), διαπιστώθηκε ότι η ευρωστία, η γονιμότητα ανά ομάδα, η συχνότητα ωοτοκίας, αλλά και το μέγεθος των αβγών, ήταν σημαντικά μεγαλύτερα το 1993 σε σχέση με το 1995, δηλαδή, όταν και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής ήταν σημαντικά υψηλότερος. Εργαστηριακά πειράματα στο *Engraulis japonicus* φαίνεται να συμφωνούν με τις παρατηρήσεις αυτές (Tsuruta & Hirose 1989, Kawaguchi et al. 1990): Παύση ή ελάττωση της διατροφής σε πολύ χαμηλά επίπεδα, προκαλεί ελάττωση της γονιμότητας, της

συχνότητας ωοτοκίας και του μεγέθους του αβγού, αν και η αναπαραγωγή συνεχίζεται για τουλάχιστον 20 ημέρες (στους 19°C).

Σε πολλά μικρά πελαγικά είδη έχει βρεθεί ότι οι μεταβολές στο ενεργειακό περιεχόμενο των ιστών τους (π.χ. λιπιδικό περιεχόμενο) σχετίζονται περισσότερο με αλλαγές στη διατροφή παρά με την ωρίμανση των γονάδων (Hardy & Mackie 1969, Hayashi & Takagi 1977, 1978, Linko et al. 1985, Henderson & Almatar 1989, Wright 1990). Κατά συνέπεια, κάτω από ευμενείς διατροφικές συνθήκες, η ενέργεια που χρειάζεται, τόσο για τη σωματική αύξηση όσο και για την αναπαραγωγή, μπορεί να προέλθει από τη λήψη περίσσειας τροφής (Hunter & Leong 1981, Boggs 1991, Wang & Houde 1994). Εναλλακτικά μπορεί να χρησιμοποιηθεί και η αποθηκευμένη ενέργεια (π.χ. Milton et al. 1994a), ή το ψάρι να αλλάζει συμπεριφορά για την αύξηση της λήψης ενέργειας (π.χ. στροφή σε ενεργειακά πλουσιότερα θηράματα [Milton et al. 1994b], ρύθμιση της κατακόρυφης κατανομής σε βάθη μεγάλης αφθονίας τροφής [Tudela & Palomera 1997]).

Στους Πίνακες 4.1 και 4.2 συνοψίζονται οι υπάρχουσες εκτιμήσεις της σχετικής γονιμότητας και της συχνότητας ωοτοκίας του γαύρου στο Βισκαϊκό, τη Β.Δ. Μεσόγειο, το Β. Αιγαίο και τη Μαύρη Θάλασσα. Η σχετική γονιμότητα, αν εξαιρέσουμε την αρχή και το τέλος της αναπαραγωγικής περιόδου (Motos et al. 1996, Lisovenko & Andrianov 1996), είναι γενικά πολύ υψηλή (>500 αβγά/g) και παρόμοια με όλων των άλλων *Engraulidae* ανά τον κόσμο (Alheit 1989, 1993). Εξαιρέση αποτελεί ο Μεσογειακός γαύρος με σημαντικά μικρότερες γονιμότητες ορισμένες χρονιές (Β.Δ. Μεσόγειος 1993, 1994 και Β. Αιγαίο 1995, Πίνακας 4.1).

Τόσο στο Βισκαϊκό όσο και στη Μαύρη Θάλασσα, περιοχές πολύ πιο εύτροφες απ' τη Μεσόγειο, η γονιμότητα ομάδας ακολουθεί παρόμοιο πρότυπο: αυξάνεται γρήγορα κατά τον πρώτο μήνα της ωοτοκίας και στη συνέχεια διατηρείται υψηλή (ή ελαφρά αυξανόμενη) κατά την υπόλοιπη περίοδο, για να πέσει και πάλι, πολύ κοντά προς στο τέλος της περιόδου ωοτοκίας. Την περίοδο του μεγίστου της ωοτοκίας η γονιμότητα παρουσιάζει μικρές διαφορές από χρόνο σε χρόνο. Ανάλογη εικόνα παρουσιάζει στις περιοχές αυτές και η συχνότητα ωοτοκίας. Οι Lisovenko & Andrianov (1996) αναφέρουν ότι η συχνότητα ωοτοκίας (δε φαίνεται στον Πίνακα 4.2) αυξάνεται γρήγορα με την έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου και φτάνει σύντομα σε τιμές κοντά στο 1 (100% των θηλυκών ωοτοκούν κάθε νύκτα), τιμές που διατηρούνται ως έχουν μέχρι λίγο πριν το τέλος της περιόδου ωοτοκίας. Στις υπόλοιπες περιοχές (Μεσόγειος), η συχνότητα ωοτοκίας στα μέσα της αναπαραγωγικής περιόδου κυμαίνεται από 0.13-0.32, δηλαδή, ωοτοκία κάθε 3 έως 7 ημέρες.

**Πίνακας 4.1.** Εκτιμήσεις της σχετικής γονιμότητας ομάδας (relative batch fecundity) του *E. encrasicolus*. Μαύρη Θάλασσα: Lisovenko & Andrianov (1996), Βισκαϊκός: Motos (1996). Β.Δ. Μεσόγειος: Garcia & Palomera (1996). Β. Αιγαίο: παρούσα εργασία, Somarakis & Tsimenides (1997), Σωμαράκης et al. (1997a).

Ετος	Βισκαϊκός			Β.Δ. Μεσόγειος		Β. Αιγαίο	Μαύρη Θάλασσα			
	Απρίλιος	Μάιος	Ιούνιος	Ιούνιος	Ιούλιος	Ιούνιος	Μάιος	Ιούνιος	Ιούλιος	Αύγουστος
1987		467								
1988		498					285	351 <sup>e</sup>	503 <sup>e</sup> , 593 <sup>f</sup>	319
1989	202	422	646							
1990		427	662	561 <sup>a</sup>					666 <sup>e</sup> , 798 <sup>f</sup>	432
1991		503	542							
1992		569	523							
1993					346 <sup>a</sup> , 345 <sup>b</sup>	563 <sup>c</sup> , 558 <sup>d</sup>				
1994					307 <sup>a</sup>					
1995						325 <sup>c</sup> , 242 <sup>d</sup>				

<sup>a</sup> Ισπανία-Γαλλία, <sup>b</sup> Ιταλία, <sup>c</sup> παρούσα μελέτη (Θρακικό), <sup>d</sup> Θερμαϊκός, <sup>e</sup> αρχές μήνα, <sup>f</sup> τέλος μήνα

Οι τιμές συχνότητας ωοτοκίας του ευρωπαϊκού γαύρου είναι πολύ υψηλές σε σχέση με τα είδη του γένους *Engraulis* των περιοχών αναβλύσεων (ωοτοκούν κάθε 7 με 10 μέρες) και συγκρίσιμα με το *Engraulis japonicus* και είδη τροπικών περιοχών (κάθε 1 έως 5 ημέρες) (Alheit 1993), γεγονός που πιθανόν οφείλεται στην υψηλότερη θερμοκρασία (McEvoy & Mc Evoy 1992, Alheit 1993, Motos 1996).

Οι Motos (1996) και Lisovenko & Andrianov (1996) που περιέγραψαν με λεπτομέρεια τον ημερήσιο κύκλο της γονάδας του ευρωπαϊκού γαύρου, έδειξαν ότι η τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων αρχίζει 24 ώρες πριν την ωοτοκία και υπάρχουν άτομα που στο μέγιστο της αναπαραγωγικής περιόδου ωοτοκούν κάθε μέρα. Κατά συνέπεια, ο Ευρωπαϊκός γαύρος παρουσιάζει μεγάλη πλαστικότητα στο

αναπαραγωγικό του δυναμικό και δυνατότητα, κάτω από ευμενείς τροφικές συνθήκες, να ωοτοκεί κάθε μέρα, παράγοντας τεράστιες ποσότητες αβγών. Η αναπαραγωγική πλαστικότητα του είδους φαίνεται κι απ' το γεγονός ότι στη Μαύρη Θάλασσα άτομα 2-3 μηνών, (>55 mm), ωριμάζουν και ωοτοκούν στο τέλος της ίδιας αναπαραγωγικής περιόδου (μάλιστα στον ίδιο ρυθμό με τα μεγαλύτερα άτομα μετά το μήκος των 80 mm).

**Πίνακας 4.2.** Εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας του *E. encrasicolus* με τη μέθοδο των κενών ωοθηλακίων (POFs). Βισκαϊκός: Motos (1996). Β.Δ. Μεσόγειος: Garcia & Palomera (1996). Β. Αιγαίο: παρούσα εργασία, Somarakis & Tsimenides (1997), Σωμαράκης et al. (1997a).

	Βισκαϊκός			Β.Δ. Μεσόγειος		Β. Αιγαίο
	Απρίλιος	Μάιος	Ιούνιος	Ιούνιος	Ιούλιος	Ιούνιος
1987		0.32				
1988		0.29				
1989	0.18	0.26				
1990		0.28	0.29	0.36 <sup>a</sup>		
1991		0.23	0.23			
1992		0.19	0.32			
1993					0.31 <sup>a</sup> , 0.32 <sup>b</sup>	0.286 <sup>c</sup> , 0.258 <sup>d</sup>
1994					0.21 <sup>a</sup>	
1995						0.150 <sup>c</sup> , 0.129 <sup>d</sup>

<sup>a</sup> Ισπανία, <sup>b</sup> Γαλλία, <sup>c</sup> Ιταλία, <sup>d</sup> παρούσα μελέτη (Θρακικό), <sup>e</sup> Θερμαϊκός

Το μέγεθος των αβγών. Οι διακυμάνσεις στο μέγεθος του αβγού είναι κοινές στους τελεόστεους (Bagenal 1971) και συνήθως αποδίδονται στο μέγεθος ή την ηλικία των γεννητόρων (Nikolsky 1963, Bagenal 1971), τη θερμοκρασία (π.χ. Southward & Demir 1974), ή την αλατότητα (Hiemstra 1962, Gordina et al. 1997).

Το μέγεθος του αβγού και η σχέση του με τη γονιμότητα και την επιβίωση των ιχθυονυμφών, έχει προκαλέσει συχνά το θεωρητικό ενδιαφέρον, ενώ οι παρατηρήσεις πεδίου, που υποδεικνύουν εποχιακές διαφορές στο μέγεθος των αβγών, είναι πολλές και αφορούν τόσο σε είδη ευκράτων, όσο και υψηλότερων, ακόμα και τροπικών γεωγραφικών πλατών. Για παράδειγμα, τα δεδομένα του Ware (1977) για το *Scomber scombrus*, δείχνουν ότι ο όγκος του αβγού στην αρχή της αναπαραγωγικής περιόδου (αρχές Ιουνίου) είναι περίπου διπλάσιος απ' αυτόν στο τέλος (μέσα Αυγούστου). Στο *Engraulis mordax*, ο μέγιστος όγκος αβγού, που συναντάται το Μάρτιο, είναι περίπου 20% μεγαλύτερος απ' τον ελάχιστο, που συναντάται το Σεπτέμβριο-Οκτώβριο (Hunter & Leong 1981).

Οι Imai & Tanaka (1987) έδειξαν πειραματικά ότι το μέγεθος αβγού στο *Engraulis japonicus* αλλάζει γρήγορα όταν αλλάζει η θερμοκρασία. Οι Daoulas & Economidou (1986) υποστηρίζουν ότι το μέγεθος του αβγού θα πρέπει να είναι αντιστρόφως σχετιζόμενο με τη θερμοκρασία, εάν ο ρυθμός διαφοροποίησης των ωοκυττάρων αυξάνεται σε σχέση με το ρυθμό αύξησης τους, με την αύξηση της θερμοκρασίας. Υποθέτουν ότι υπάρχει μια αντίστροφη σχέση μεταξύ μεγέθους αβγού και ρυθμού αύξησης των ενηλίκων και ότι παράγοντες που ευνοούν το ρυθμό σωματικής αύξησης, π.χ. υψηλή θερμοκρασία, αυξημένη τροφή, ή, νεαρή ηλικία έχουν ως αποτέλεσμα μικρότερο μέγεθος αβγού. Οι Tanasichuk & Ware (1987) υποθέτουν ότι οι ρυθμοί έκκρισης γοναδοτροπίνης αυξάνονται με τη θερμοκρασία και προκαλούν ελάττωση της ατρησίας (preovulatory atresia). Δεδομένης συγκεκριμένης προσπάθειας ανά ωοτοκία (effort per batch) αυτό θα οδηγούσε σε περισσότερα, αλλά μικρότερα αβγά κατά το τελικό στάδιο της ωρίμανσης (ovulation). Στο γάυρο του Βισκαϊκού (Santiago & Sanz 1989, Motos & Santiago 1990, Motos & Uriarte 1991, Motos 1996) η γονιμότητα αυξάνεται με την πρόοδο της αναπαραγωγικής περιόδου (Πίνακας 4.1), ενώ αντίστοιχα μειώνεται το μέγεθος του αβγού

(Santiago 1988). Αντίθετα, στη Μαύρη Θάλασσα η γονιμότητα αυξάνεται (Lisovenko & Adrianov 1996), αλλά οι διαστάσεις του αβγού είναι ανεξάρτητες απ' τη θερμοκρασία (Gordina et al. 1997).

Το μέγεθος αβγού μπορεί να σχετίζεται με το μέγεθος των γεννητόρων και η εποχιακή τάση μείωσης του μεγέθους του αβγού μπορεί να οφείλεται στην ωτοκία μεγαλύτερων θηλυκών στην αρχή της αναπαραγωγικής περιόδου και μικρότερων αργότερα (Bagenal 1971). Δεδομένα από διάφορες περιοχές της Μεσογείου (Andreu & Rodriguez-Roda 1951, Bas & Morales 1954, Muzinic 1956, Sinovic 1978) δείχνουν ότι στο *E. encrasicolus* τα μεγαλύτερα άτομα ωριμάζουν νωρίτερα σε σχέση με τα νεαρότερα. Ωστόσο, η υστέρηση αυτή δεν είναι τόσο σημαντική στο Βισκαϊκό Κόλπο (Lucio & Uriarte 1990, Motos 1996).

Τα νέα πειραματικά δεδομένα στο *Engraulis japonicus* (Kawaguchi et al. 1990), ωστόσο, δείχνουν ότι το μέγεθος του αβγού μειώνεται με τη αύξηση της θερμοκρασίας, έως τους 20°C, επηρεάζεται όμως (ανεξάρτητα) κι από τη διατροφική κατάσταση των ενηλίκων. Αλλά πρόσφατα πειραματικά δεδομένα (σύνοψη σε Chambers & Leggett 1996, Solemdal 1997), δείχνουν ότι το μέγεθος του αβγού επηρεάζεται από μητρικές επιδράσεις (maternal effects), μειώνεται κατά την πρόοδο της περιόδου ωτοκίας στο ίδιο άτομο, ανεξάρτητα από τη θερμοκρασία και διαφέρει ανάλογα με την ηλικία των γεννητόρων (κυρίως τα ψάρια που ωτοκοούν πρώτη φορά [recruit spawners] ).

Στην παρούσα μελέτη, ο μέσος όγκος αβγών ήταν μεγαλύτερος το 1993 και 1994 σε σχέση με το 1995 και 1996 και σε ορισμένες περιπτώσεις σχετιζόταν σημαντικά με τη θερμοκρασία. Ωστόσο, η θερμοκρασία, μόνο μερικώς (αν όχι καθόλου) μπορούσε να εξηγήσει τις διαφορές ανάμεσα στα έτη, ενώ όπως έχει δειχθεί και σε άλλα μικρά πελαγικά (π.χ. LeClus 1988), η γονιμότητα ομάδας δε σχετιζόταν με το μέγεθος του αβγού (δηλαδή, αύξηση της γονιμότητας δεν συνοδευόταν με μείωση του μεγέθους αβγού). Οι διαφορές μεταξύ 1993-1994 και 1995-1996 πιθανώς οφείλονταν σε διαφορές στην ηλικιακή δομή του πληθυσμού, ή/και στην τροφική κατάσταση των θηλυκών (το 1993 τα ψάρια ήταν πιο εύρωστα σε σχέση με το 1995).

Ώρα αναπαραγωγής. Όπως προκύπτει απ' τις ώρες εμφάνισης των νεαρών σταδίων αβγών στο πλαγκτό, το ημερήσιο μέγιστο της ωτοκίας στο Β.Α. Αιγαίο εντοπίζεται γύρω στα μεσάνυκτα (ή λίγο μετά τα μεσάνυκτα), ενώ τα όρια της ημερήσιας περιόδου ωτοκίας βρισκόταν μεταξύ των ωρών 21:00 και 4:00.

Στον Πίνακα 4.3. παρουσιάζονται υπάρχοντα δεδομένα σχετικά με τον ημερήσιο κύκλο της αναπαραγωγής του γαύρου. Σε γενικές γραμμές, το ημερήσιο μέγιστο εντοπίζεται είτε κατά το σούρουπο και τις πρώτες βραδινές ώρες (Vucetic 1957, Varagnolo 1964b, Rebeiro et al. 1996), είτε γύρω στα μεσάνυκτα (Motos 1996, Palomera & Pertierra 1993, Σωμαράκης 1993). Οι Rebeiro et al. (1996) αναφέρουν μια μετατόπιση του ημερήσιου μεγίστου ωτοκίας συναρτήσει της φωτοπεριόδου. Πράγματι τα πειράματα των Kawagushi et al. (1990) στο *Engraulis japonicus*, επιβεβαιώνουν την επίδραση της φωτοπεριόδου στην έναρξη της ωτοκίας και δείχνουν ότι η τελευταία ξεκινάει 1-1,5 ώρα μετά το πρώτο σκοτάδι και συνεχίζεται για 3,5-4 ώρες.

#### Πίνακας 4.3. Περίοδος και μέγιστο της ημερήσιας ωτοκίας στο *Engraulis encrasicolus*.

Περιοχή	Χρονική περίοδος	Μέγιστο	Αναφορά
Βισκαϊκός	22:00-08:00		Santiago (1988)
	22:00-02:00	23:00-00:00	Santiago & Sanz (1992)
	20:00-02:00	00:00	Motos (1996)
Πορτογαλία (Λιμνοθάλασσες)	Από 18:00-00:00		Ribeiro et al. (1996)
	έως 21:00-2:00		
Δυτική Μεσόγειος Αδριατική	20:00-4:00	00:00	Palomera (1989)
	19:30-21:30	18:00-20:00	Vucetic (1957) Varagnolo (1964b)
Μαύρη Θάλασσα	00:00-04:00	02:00	Demir (1965)
	21:00-00:00		Lisovenko & Andrianov (1996)
Αιγαίο		00:00	Σωμαράκης (1993)

Τα πλεονεκτήματα ωτοκίας κατά τις βραδινές ώρες, που είναι χαρακτηριστικό των περισσότερων μικρών πελαγικών (Blaxter & Hunter 1982), περιλαμβάνουν:

- (1) ελαχιστοποίηση της θνησιμότητας των αβγών λόγω της ηλικιακής ακτινοβολίας. Η τελευταία (ιδιαίτερα η UV) μπορεί να είναι θνησιγόνος για τα πρώιμα εμβρυικά στάδια (Hempel 1979),
- (2) ελαχιστοποίηση της επιλεκτικής θήρευσης από πλαγκτοφάγους θηρευτές που βασίζονται στην όραση (visual predators). Τα προσφάτως γονιμοποιημένα αβγά έχουν εξαιρετικά συναθροιστική κατανομή και προσελκύουν πολλούς θηρευτές (Blaxter & Hunter 1982, Bailey & Houde 1989),
- (3) ελαχιστοποίηση της θήρευσης επί των αναπαραγόμενων ενηλίκων, τα οποία κατά τη διάρκεια της ωοτοκίας έχουν περιορισμένη ικανότητα αποφυγής των θηρευτών (Palomera 1989).

Η Μέθοδος της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (DEPM). Τα προβλήματα στην εφαρμογή της Μεθόδου της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών στη Μεσόγειο συζητούνται με λεπτομέρεια στους Somarakis & Tsimenides (1997) και αφορούν, κυρίως, στην εκτίμηση του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας των αβγών: Εξαιτίας των υψηλών θερμοκρασιών, το στάδιο του αβγού διαρκεί ελάχιστα, με αποτέλεσμα τα δεδομένα για την εκτίμηση της παραγωγής αβγών (P) να είναι ανεπαρκή και η ακρίβεια της τελικής εκτίμησης πολύ μικρή.

Η συναθροιστικότητα των αβγών (patchiness) αλλάζει με την ηλικία (Smith 1973, Smith & Hewitt 1985a, 1985b, McGurk 1987). Η κατανομή των προσφάτως γονιμοποιημένων αβγών είναι πολύ συναθροιστική (οι συναθροίσεις είναι της τάξης των δεκάδων ή εκατοντάδων μέτρων) και η συναθροιστικότητα είναι γενικά πολύ υψηλή κατά την πρώτη ημέρα επώασης (Hunter & Lo 1997). Η υψηλή συναθροιστικότητα των νεαρών αβγών επηρεάζει άμεσα την ακρίβεια εκτίμησης των παραμέτρων του μοντέλου θνησιμότητας και αυξάνει τις απαιτήσεις σε δειγματοληπτική προσπάθεια. Αν το στάδιο του αβγού διαρκεί ελάχιστα, λόγω υψηλών θερμοκρασιών, το πρόβλημα μεγεθύνεται και ο μόνος τρόπος για να πραγματοποιηθεί η εκτίμηση είναι η χρησιμοποίηση δεδομένων από τα ιχθυονυμικά στάδια (π.χ. Lo 1985c). Η μέθοδος που προτείνεται στην παρούσα μελέτη (χωρισμός των λεκιθοφόρων ιχθυονυμίων σε μορφολογικά στάδια και εκτίμηση της συνολικής εμβρυικής θνησιμότητας -αβγών+λεκιθοφόρων ιχθυονυμίων) χρησιμοποιείται για πρώτη φορά και φαίνεται να δίνει μια λύση στο πρόβλημα της εκτίμησης της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών του *E. encrasicolus* στα θερμά επιφανειακά νερά της Μεσογείου.

Γενικότερα, οι παράμετροι του εκθετικού μοντέλου θνησιμότητας θα μπορούσαν να είναι συστηματικά υποεκτιμημένοι (biased), αν ο πραγματικός ρυθμός θνησιμότητας κατά την αρχική περίοδο (επί των νεαρών αβγών) ήταν μεγαλύτερος, εξαιτίας της αλληλεπίδρασης μεταξύ της τοπικής πυκνότητας αβγών και του ρυθμού θνησιμότητας (McGurk 1986, 1987). Η παραδοχή σταθερού χωρικού και χρονικού ρυθμού θνησιμότητας είναι καθαρά υποθετική. Τέλος, η αύξηση της θνησιμότητας με την αύξηση της ημερήσιας παραγωγής αβγών οφείλεται στην υψηλή συσχέτιση των παραμέτρων του μοντέλου, με αποτέλεσμα, λάθη στην εκτίμηση της κλίσης (Z) να προκαλούν λάθη του ίδιου πρόσημου στην εκτίμηση του P (Smith et al. 1989).

#### 4.4. Παραγωγή ιχθυονυμίων γαύρου

Η ανάλυση των δεδομένων αφθονίας των ιχθυονυμίων σε συνάρτηση με τους διάφορους χωρικούς και περιβαλλοντικούς παράγοντες έδειξε ότι οι μεγαλύτερες συγκεντρώσεις ιχθυονυμίων στο χώρο σχετιζόταν με αυξημένες τιμές όγκου ζωοπλαγκτού (ZDV). Επίσης, υπήρχε μια τάση αύξησης της αφθονίας των ιχθυονυμίων νοτιότερα (βαθύτερα) αυξανόμενου του μήκους τους. Φαίνεται, λοιπόν, ότι οι ιχθυονύμφες επιβιώνουν στα πλούσια σε ζωοπλαγκτό νερά και διαχέονται μαζί τους προς νοτιότερα γεωγραφικά πλάτη. Η συσχέτιση της αφθονίας των ιχθυονυμίων με τον ZDV δεν ίσχυε κατά το 1996, όταν ο ZDV ήταν ιδιαίτερα υψηλός και επιπλέον, οι ιχθυονύμφες παρουσίαζαν σημαντικά μεγαλύτερη θνησιμότητα.

Αν και ο ZDV δεν είναι άμεση μέτρηση της διαθέσιμης για τις ιχθυονύμφες τροφής και δεν αντιπροσωπεύει τα εύρη μεγεθών θηράματος που καταναλώνονται, εντούτοις είναι δείκτης της παραγωγής του ζωοπλαγκτού και δεδομένης της εγγενούς αλληλεξάρτησης των σταδίων ζωής των κωπηπόδων (π.χ. Peebles et al. 1996), θα μπορούσε έμμεσα να εκφράζει διαθέσιμες ποσότητες αβγών, ναυπλιακών και κωπηποδητικών σταδίων, δηλαδή του μικροζωοπλαγκτού, με το οποίο τρέφονται οι ιχθυονύμφες. Συνεπώς, η μεγαλύτερη θνησιμότητα των ιχθυονυμίων κατά το 1996 δε θα πρέπει να οφειλόταν στην έλλειψη τροφής.

Κατ' ανάλογο τρόπο, οι Palomera & Leonart (1989) βρήκαν ότι η θνησιμότητα των ιχθυονυμίων γαύρου στη Β.Δ. Μεσόγειο ήταν μεγαλύτερη (0,58) όταν η παραγωγή αβγών ήταν μεγάλη, σε αντίθεση με τις χαμηλές τιμές θνησιμότητας (0,17-0,24), όταν οι αφθονίες αβγών ήταν μέτριες. Πιθανώς, η μεγάλη παραγωγή αβγών θα σχετιζόταν και στη δική τους περίπτωση με

μεγαλύτερες ποσότητες ζωοπλαγκτού. Η μεγαλύτερη θνησιμότητα των ιχθυονυμφών κατά την περίοδο αυξημένης συγκέντρωσης ζωοπλαγκτού ίσως οφείλεται σε υψηλότερους ρυθμούς θήρευσης, εξαιτίας μεγαλύτερης παραγωγής ή προσέλευσης θηρευτών στα πλούσια σε ζωοπλαγκτό νερά. Πράγματι, παρατηρήθηκαν ιδιαίτερα αυξημένες ποσότητες ζελατινώδους ζωοπλαγκτού (σιφονοφόρα, μέδουσες) στο Β.Α. Αιγαίο κατά τον Ιούνιο του 1996, αν και δε διαθέτουμε ποσοτικά στοιχεία.

**Αύξηση και ευρωστία.** Στον Πίνακα 4.4 παρουσιάζονται διάφορες εκτιμήσεις ή μετρήσεις του ρυθμού αύξησης των ιχθυονυμφών του γένους *Engraulis* ανά τον κόσμο, από δεδομένα πεδίου ή εργαστηριακά πειράματα. Οι ρυθμοί αύξησης ποικίλουν από 0.3 έως >1 mm d<sup>-1</sup> και δε φαίνεται να σχετίζονται αρκετά με τη θερμοκρασία, τουλάχιστον όσον αφορά στα δεδομένα πεδίου. Κατά συνέπεια, η διαθεσιμότητα κατάλληλης ποσότητας και ποιότητας τροφής είναι πρωταρχικής σημασίας για τις ιχθυονύμφες των *Engraulis* (Σωμαράκης et al. 1997β, Somarakis et al. 1997a).

**Πίνακας 4.4.** Ρυθμοί αύξησης (mm d<sup>-1</sup>) των ιχθυονυμφών του γένους *Engraulis* στο μήκος των 8mm. T °C : επιφανειακή θερμοκρασία (τροποποιημένος από Garcia & Palomera 1996).

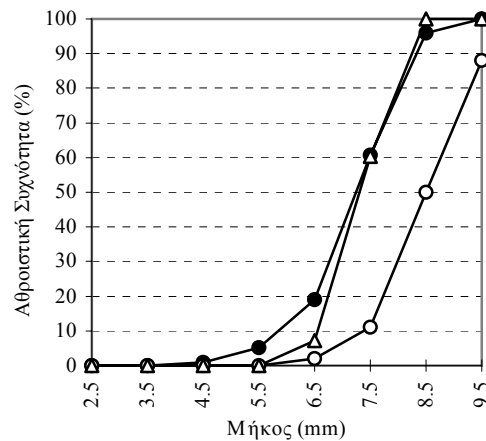
Είδος	Περιοχή	Αναφορά	Δεδομένα	Μοντέλο	mm d <sup>-1</sup>	T °C
<i>Engraulis capensis</i>	N. Αφρική	Thomas (1986)	Θάλασσα	Γραμμικό	0.7	22
<i>Engraulis japonicus</i>	Ιαπωνία	Fukuhara & Takao (1988)	Εργαστήριο	Γραμμικό	0.4-0.6	20-27
<i>Engraulis mordax</i>	Ιαπωνία	Mitani (1988)	Θάλασσα	Γραμμικό	0.4-0.69	
	Καλιφόρνια	Kramer & Zweifel (1970)	Εργαστήριο	Εκθετικό	0.4	15
<i>Engraulis mordax</i>	Καλιφόρνια	Methot & Kramer (1979)	Θάλασσα	Laird-Gompertz	0.37	15
<i>Engraulis encrasicolus</i>	Πορτογαλία	Re (1987)	Λιμνοθάλασσα	Γραμμικό	0.3-0.4	16.5-19.5
	B.Δ. Μεσόγειος	Palomera et al. (1988)	Θάλασσα	Laird-Gompertz	0.9	20
	B.Δ. Μεσόγειος	Garcia et al. (1998)	Θάλασσα	Εκθετικό	0.56	18
	Αδριατική	Regner (1980)	Εργαστήριο	Gompertz	1.15	21.3
	Αδριατική	Dulcic & Kraljevic (1996)	Θάλασσα	Laird-Gompertz	0.97	23
	Ισραήλ	Walline (1987)	Θάλασσα	Γραμμικό	0.55	25
	B. Ευβοϊκός	Σωμαράκης et al. (1997β)	Θάλασσα	Laird-Gompertz	0.50	21.8
	B.A. Αιγαίο	παρούσα μελέτη	Θάλασσα	Γραμμικό-Εκθετικό	0.50-0.55	21.6-23.6

Οι μεγαλύτεροι ρυθμοί αύξησης για το *E. encrasicolus* στη θάλασσα έχουν υπολογιστεί στην Αδριατική από τους Dulcic & Kraljevic (1996) και στη Β.Δ. Μεσόγειο από τους Palomera et al. (1988). Αν εξαιρέσουμε τις εκτιμήσεις αυτές, ο μέσος ρυθμός αύξησης των ιχθυονυμφών γαύρου στη Μεσόγειο είναι παρόμοιος (τουλάχιστον μέχρι το μήκος των 8 mm) και κυμαίνεται μεταξύ 0.50-0.56 mm d<sup>-1</sup>, ανεξάρτητα από τη θερμοκρασία.

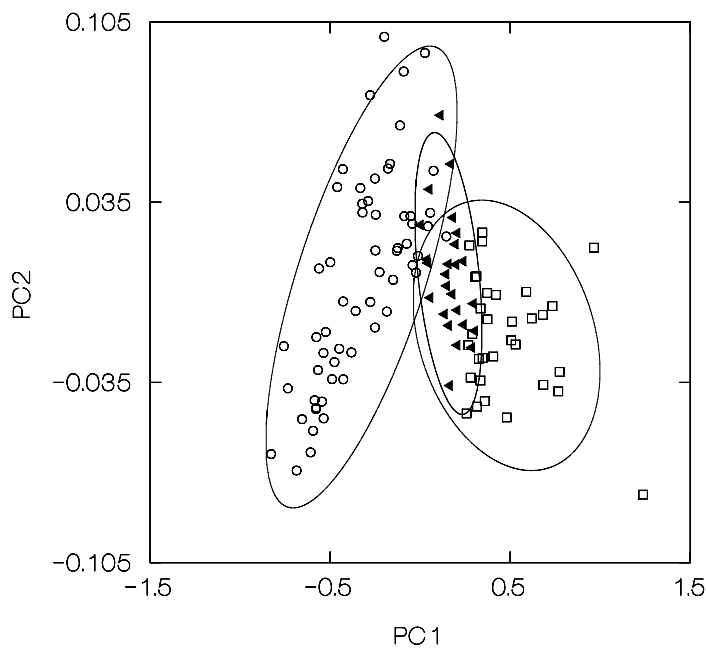
Στην παρούσα μελέτη, η αύξηση των ιχθυονυμφών του γαύρου περιγράφεται ικανοποιητικά από απλά γραμμικά μοντέλα για τα έτη 1995 και 1996, ενώ το 1994 ήταν μη γραμμική, γεγονός που οφειλόταν σε μια σημαντική αλλαγή στο ρυθμό αύξησης σε μήκος περίπου 6.5 mm (παρατηρούμενο μήκος, L) δηλαδή στο στάδιο κύρτωσης της νωτοχορδής (flexion) (Σχήμα 4.3). Το στάδιο της κύρτωσης συνοδεύεται με αλλαγές στο σχήμα του σώματος (Σχήμα 4.4, βλέπε Παράρτημα IV), την έναρξη πλήρωσης της νηκτικής κύστης (Σχήμα 4.5), αλλαγές στη συναθροιστικότητα -patchiness- (Σχήμα 4.6, βλέπε Παράρτημα IV) και την αποφυγή του δειγματολήπτη (Somarakis et al. 1998), που σχετίζονται με την αλλαγή στον τρόπο κολύμβησης (από anguilliform σε carangiform) (Batty 1984, Blaxter 1986) και την έναρξη των καθέτων μεταναστεύσεων και της συμπεριφοράς κοπαδιάσματος (Hunter & Sanchez 1976, Hunter & Coyne 1982, Blaxter & Hunter 1982) (βλέπε επίσης Somarakis et al. 1998). Φαίνεται λοιπόν ότι όταν οι συνθήκες είναι ευνοϊκές, ο ρυθμός αύξησης μετά το στάδιο της κύρτωσης, μπορεί να αλλάξει σημαντικά, γεγονός που οφείλεται στην καλύτερευση της ικανότητας



διατροφής, λόγω της βελτίωσης της κολυμβητικής ικανότητας και του πλεονεκτήματος της συμπεριφοράς του κοπαδιάσματος.



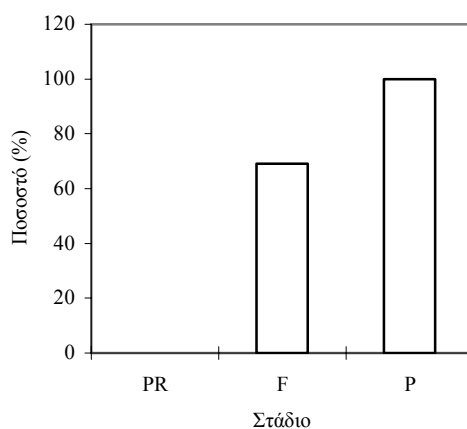
**Σχήμα 4.3.** Αθροιστικές κατανομές συχνοτήτων μηκών (παρατηρούμενο μήκος, L) των ιχθυονυμφών γαύρου σε τρία διαφορετικά στάδια. ● : προκυρτωτικό στάδιο (preflexion). Δ : στάδιο κύρτωσης (flexion) ο: μετακυρτωτικό στάδιο (postflexion) (Somarakis et al. 1998).



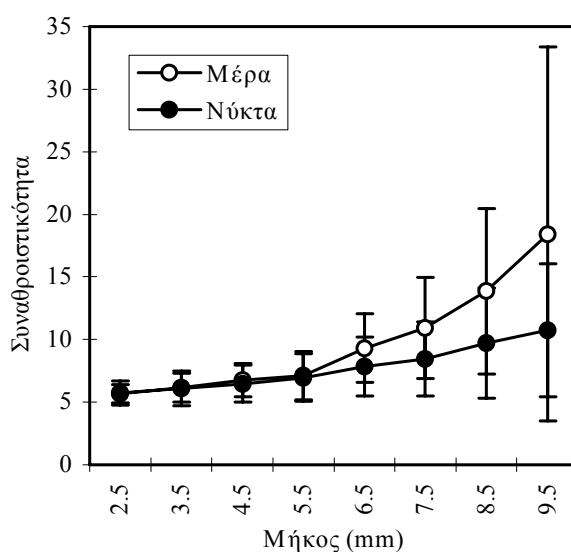
**Σχήμα 4.4.** Ανάλυση κυρίων συνιστωσών μορφομετρικών μετρήσεων των ιχθυονυμφών γαύρου (βλέπε Παράρτημα IV). Η PC 1 εκφράζει το πολυπαραγοντικό μέγεθος (size) και η PC 2 το σχήμα (shape). ο: προκυρτωτικό στάδιο. ▲ : στάδιο κύρτωσης. □ : μετακυρτωτικό στάδιο. Οι ελλείψεις περιλαμβάνουν το 90% των σημείων. Παρατηρείται ότι το σχήμα αλλάζει γρήγορα προς θετικές τιμές της PC 2 στο προκυρτωτικό στάδιο (τα μήκη αυξάνονται πιο γρήγορα απ' τα πλάτη), η πορεία όμως αυτή αλλάζει στο στάδιο της κύρτωσης.

Οι Garcia et al. (1998) σύγκριναν την αύξηση και την ευρωστία (RNA/DNA ratio) των ιχθυονυμφών του γαύρου, μεταξύ δύο περιοχών: των ακτών της Καταλονίας και του Κόλπου του Λέοντος. Η πρώτη περιοχή χαρακτηριζόταν από υψηλότερες θερμοκρασίες, αλλά χαμηλότερες συγκεντρώσεις μικροζωοπλαγκτού. Κατά τρόπο ανάλογο με την παρούσα εργασία, η αύξηση των ιχθυονυμφών του γαύρου ήταν παρόμοια μέχρι την ηλικία των 10 ημερών και στη συνέχεια αυξανόταν

σημαντικά στον Κόλπο του Λέοντος. Επίσης, ο ρυθμός αύξησης του RNA/DNA ήταν μεγαλύτερος στον Κόλπο του Λέοντος, δηλαδή οι ιχθυονύμφες ήταν πιο εύρωστες. Τέλος, για τα ίδια μήκη ιχθυονυμφών, οι ωτόλιθοι απ' την Καταλονία ήταν μεγαλύτεροι σε σχέση με τους ωτόλιθους απ' τον κόλπο του Λέοντος.



**Σχήμα 4.5.** Ποσοστό ατόμων με γεμάτη νηκτική κύστη κατά τις νυκτερινές ώρες. PR : προκυρτωτικό στάδιο. F : στάδιο κύρτωσης. P : μετακυρτωτικό στάδιο. Τα δεδομένα προέρχονται απ' το ταξίδι του Ιουνίου 1996. Η έναρξη πλήρωσης της νηκτικής κύστης λαμβάνει χώρα κατά το στάδιο της κύρτωσης. Σχετίζεται με την έναρξη των καθέτων μεταναστεύσεων προς την επιφάνεια, γεγονός που αυξάνει τις κοινωνικές επαφές και δημιουργεί τις προϋποθέσεις για την έναρξη της συμπεριφοράς κοπαδιάσματος (Hunter & Sanchez 1976, Hunter & Coyne 1982, Blaxter & Hunter 1982)



**Σχήμα 4.6.** Ο δείκτης συναθροιστικότητας Lloyd (1967) σε συνάρτηση με το μήκος των ιχθυονυμφών γαύρου. Η συναθροιστικότητα μετράει το βαθμό απόκλισης απ' το τυχαίο πρότυπο διασποράς (βλέπε Παράρτημα IV). Μπάρες  $\pm 2$  S.E. Παρατηρείται η διαφορά στη συναθροιστικότητα μεταξύ ημέρας και νύκτας για μήκη  $> 6.5$  mm, που σχετίζεται με την έναρξη της συμπεριφοράς κοπαδιάσματος (Hewitt 1981, Blaxter & Hunter 1982).

Οι καλύτερες συνθήκες αύξησης των ιχθυονυμφών του γαύρου στο Β.Α. Αιγαίο κατά το 1994, επιβεβαιώνονται και απ' τη μικρότερη, σε σχέση με το 1995 και 1996, διακυμαινόμενη ασυμμετρία στους ωτόλιθους, γεγονός που υποδηλώνει, για μια ακόμη φορά, τη χρησιμότητα των μετρήσεων της αναπτυξιακής αστάθειας ως δείκτη ευρωστίας του πληθυσμού (Somarakis et al. 1997b). Δεδομένου ότι το μέγεθος των αβγών ήταν σημαντικά μεγαλύτερο το 1994 σε σχέση με το 1995 και 1996, οι διαφορές

στο ρυθμό αύξησης-ευρωστία μπορεί να οφείλονται και σε μητρικούς ή ενδογενείς παράγοντες. Υπάρχουν ενδείξεις ότι κάποιοι απ' τους παράγοντες που καθορίζουν μεγάλους ρυθμούς αύξησης, μπορεί να υπάρχουν ήδη απ' το στάδιο της εκκόλαψης, δηλαδή είναι ενδογενούς ή μητρικής προέλευσης (Metcalf et al. 1992, Meekan & Fortier 1996, Gronkjaer & Schytte 1999). Το 1996 ο ZDV ήταν σημαντικά μεγαλύτερος, ωστόσο οι ιχθυονύμφες είχαν αύξηση παρόμοια με το 1995.

Ο ρυθμός αύξησης των ωτολίθων των ιχθυονυμφών διέφερε ανάμεσα στα έτη και ακολουθούσε την σειρά: 1994>1996>1995. Με άλλα λόγια, παρόλο που η σωματική αύξηση μεταξύ 1995 και 1996 ήταν παρόμοια, οι ωτόλιθοι ήταν μεγαλύτεροι το 1996, που η θερμοκρασία ήταν χαμηλότερη. Οι αλλομετρικές σχέσεις μήκους σώματος-μεγέθους ωτολίθου ήταν διαφορετικές το 1995 και συγκεκριμένα, για τα ίδια μήκη ιχθυονυμφών, οι ωτόλιθοι ήταν μεγαλύτεροι το 1995 σε σχέση με το 1994 και 1996. Οσον αφορά στα 1994 και 1996, έτη με σημαντική διαφορά στη θερμοκρασία (η θερμοκρασία ήταν χαμηλότερη το 1996), ο ωτόλιθος ήταν γενικά μεγαλύτερος το 1996 σε σχέση με το 1994, αλλά το πλάτος των πέντε τελευταίων δακτυλίων ήταν μεγαλύτερο το 1994. Κατά συνέπεια, η αύξηση του ωτολίθου και η αύξηση του σώματος ήταν ασύζευκτες και η πρώτη επηρεαζόταν απ' το ρυθμό σωματικής αύξησης και τη θερμοκρασία (Hare & Cowen 1995 και αναφορές σ' αυτούς).

Είναι γενικά γνωστό ότι οι ιχθυονύμφες που αυξάνονται με μικρότερο ρυθμό έχουν μεγαλύτερους ωτόλιθους στο ίδιο μήκος σώματος, γιατί έχουν αποθέσει περισσότερους δακτυλίους, παρόλο που το πλάτος των δακτυλίων είναι μικρότερο ("Growth rate effect on the otolith size fish size relationship"). Η επίδραση της θερμοκρασίας ("Temperature effect") στο μέγεθος του ωτολίθου δεν είναι πολύ γνωστή, ωστόσο, οι Neilson et al. (1985) αναφέρουν ότι οι ωτόλιθοι των σαλμονοειδών είναι μεγαλύτεροι σε ενδιάμεσες θερμοκρασίες και οι Hoie et al. (1999) ότι οι ωτόλιθοι της ρέγκας είναι μεγαλύτεροι σε χαμηλές θερμοκρασίες. Οι Mosegaard & Titus (1987) υποστηρίζουν ότι η αύξηση του ωτολίθου καθορίζεται από κάποιο μεταβολικό ρυθμό ανεξάρτητο από τη σωματική αύξηση. Το γεγονός ότι πολλές φορές παρατηρείται σύζευξη (coupling) της σωματικής και της ωτολιθικής αύξησης είναι συμπτωματικό και οφείλεται στο γεγονός ότι οι δύο ρυθμοί έχουν παρόμοιες αποκρίσεις όταν οι θερμοκρασίες είναι χαμηλότερες απ' τη θερμοκρασία βέλτιστης σωματικής αύξησης.

## 5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

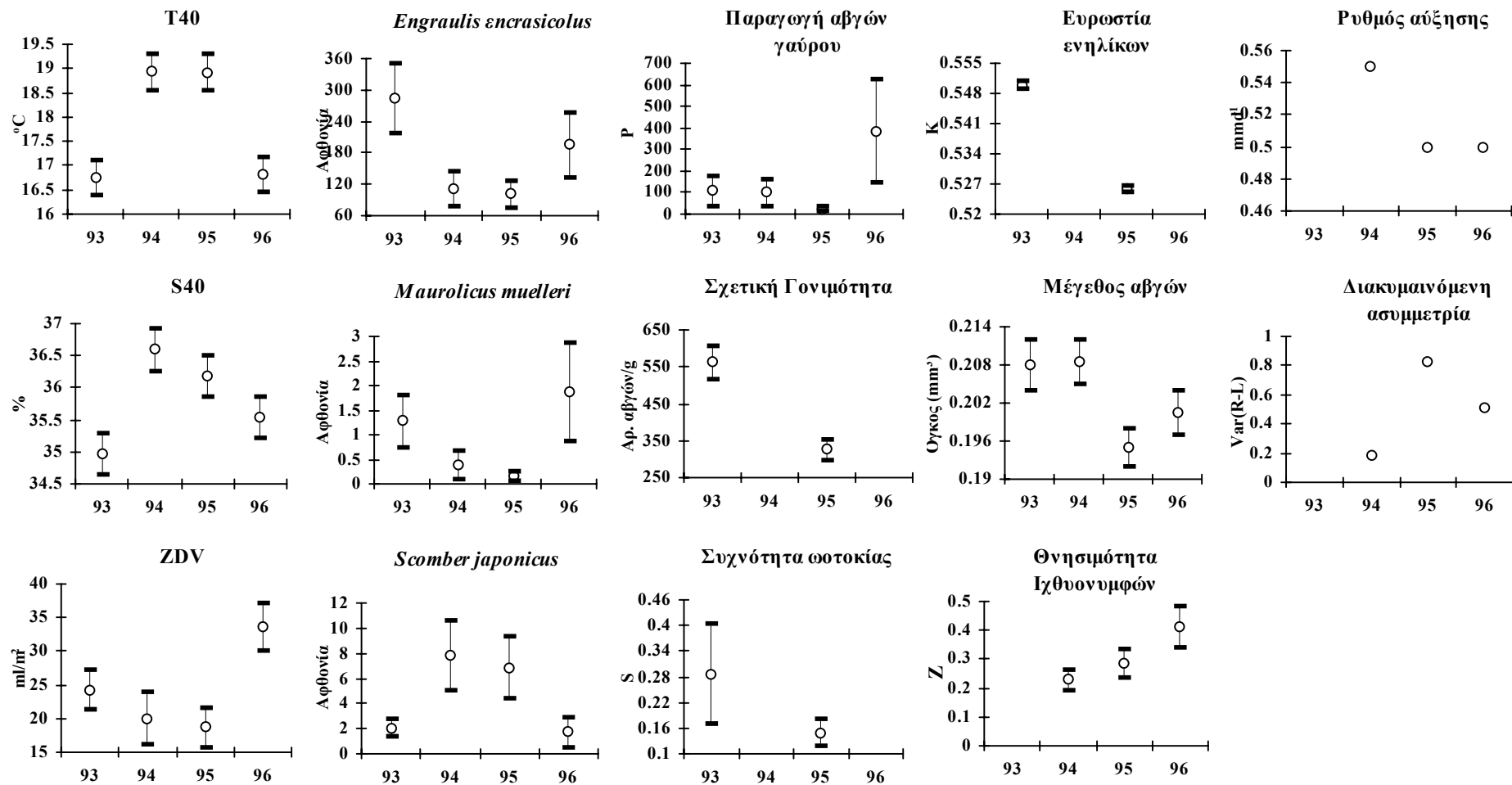
Στο Σχήμα 5.1 συνοψίζονται οι σημαντικότερες διαφορές μεταξύ των ετών (Ιούνιος 1993, 1994, 1995, 1996) που βρέθηκαν στην παρούσα διατριβή. Τα κύρια συμπεράσματα ήταν τα εξής:

- Το μέγιστο της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής φαίνεται να λαμβάνει χώρα καθυστερημένα στο Β.Α. Αιγαίο, όταν η περίοδος χειμώνα - άνοιξης είναι ψυχρότερη.
- Τα διάφορα είδη, ιδιαίτερα τα πελαγικά, ανταποκρίνονται με διαφορετικό τρόπο στην παραγωγή ζωοπλαγκτού. Η ένταση της ωοτοκίας του γαύρου και άλλων μικρών πελαγικών ειδών (μεσοπελαγικών, π.χ. *Maurolicus muelleri*) (small-sized pelagics) φαίνεται να ανταποκρίνεται γρήγορα στην ποσότητα του ζωοπλαγκτού, δηλ. στη διαθέσιμη για τα ενήλικα τροφή. Κατά τη περίοδο του Ιουνίου, δηλ. προς το τέλος της περιόδου μετάβασης απ' τις συνθήκες ανάμειξης (χειμώνας) στις συνθήκες στρωματοποίησης (καλοκαίρι), οι ιχθυονύμφες των μικρών πελαγικών ειδών είναι αφθονότερες όταν τα νερά είναι ψυχρότερα και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής υψηλότερος. Αντίθετα, οι ιχθυονύμφες των επιπελαγικών ειδών μεγαλύτερου μεγέθους σώματος (middle-sized pelagics, π.χ. *Scomber japonicus*) είναι αφθονότερες όταν τα νερά είναι θερμότερα και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής χαμηλότερος.
- Η δομή και κατανομή των ιχθυονυμφικών συναθροίσεων παρουσιάζει μεγάλη διακύμανση που οφείλεται στην πολυπλοκότητα των παραγόντων που συμβάλλουν στην ύπαρξη, κατανομή και αφθονία των επιμέρους ειδών στο ιχθυοπλαγκτό. Ωστόσο, το μέσο πρότυπο δομής και κατανομής αντανακλά κυρίως τη βαθυμετρική κατανομή των ενηλίκων.
- Το Β.Α. Αιγαίο είναι ένα από τα σημαντικότερα πεδία αναπαραγωγής του γαύρου. Η ένταση της ωοτοκίας του είδους χαρακτηρίζεται από μεγάλη πλαστικότητα και φαίνεται να σχετίζεται με την άμεσα διαθέσιμη τροφή για τα ενήλικα. Αύξηση της παραγωγής αυγών επιτυγχάνεται με την αύξηση τόσο της γονιμότητας όσο και της συχνότητας ωοτοκίας.
- Η γρήγορη απόκριση της παραγωγής αυγών στην παραγωγή ζωοπλαγκτού δεν εξασφαλίζει την αυξημένη αύξηση, ευρωστία και επιβίωση των ιχθυονυμφών. Ο ρυθμός αύξησης εξαρτάται τόσο από τη θερμοκρασία όσο και από τη διαθεσιμότητα και ποιότητα της λείας. Η θνησιμότητα είναι συνάρτηση της θήρευσης και της ασιτίας. Οι ρυθμοί αύξησης και θνησιμότητας μπορεί να επηρεάζονται και από ενδογενείς ή μητρικούς παράγοντες (π.χ. μέγεθος αυγών).
- Οι μετρήσεις της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας στους ωτόλιθους των ιχθυονυμφών είναι ένας εύκολα μετρήσιμος δείκτης ευρωστίας του πληθυσμού που σχετίζεται με το ρυθμό αύξησης.
- Το στάδιο κύρτωσης της νωτοχορδής (notochord flexion) συνοδεύεται από το σχηματισμό της ουράς και αλλαγές στη μορφομετρία και τη συναθροιστικότητα των ιχθυονυμφών στο χώρο, ενώ είναι το στάδιο έναρξης της πλήρωσης της νηκτικής κύστης. Οι αλλαγές αυτές, που συνεπάγονται και αλλαγές στη συμπεριφορά (έναρξη κατακόρυφων μεταναστεύσεων, κοπαδιάσματος), μπορεί να συνοδεύονται από σημαντική βελτίωση του ρυθμού αύξησης.

## 5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Στο Σχήμα 5.1 συνοψίζονται οι σημαντικότερες διαφορές μεταξύ των ετών (Ιούνιος 1993, 1994, 1995, 1996) που βρέθηκαν στην παρούσα διατριβή. Τα κύρια συμπεράσματα ήταν τα εξής:

- Το μέγιστο της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής φαίνεται να λαμβάνει χώρα καθυστερημένα στο Β.Α. Αιγαίο, όταν η περίοδος χειμώνα - άνοιξης είναι ψυχρότερη.
- Τα διάφορα είδη, ιδιαίτερα τα πελαγικά, ανταποκρίνονται με διαφορετικό τρόπο στην παραγωγή ζωοπλαγκτού. Η ένταση της ωτοκίας του γαύρου και άλλων μικρών πελαγικών ειδών (μεσοπελαγικών, π.χ. *Mauroliticus muelleri*) (small-sized pelagics) φαίνεται να ανταποκρίνεται γρήγορα στην ποσότητα του ζωοπλαγκτού, δηλ. στη διαθέσιμη για τα ενήλικα τροφή. Κατά τη περίοδο του Ιουνίου, δηλ. προς το τέλος της περιόδου μετάβασης απ' τις συνθήκες ανάμειξης (χειμώνας) στις συνθήκες στρωματοποίησης (καλοκαίρι), οι ιχθυονύμφες των μικρών πελαγικών ειδών είναι αφθονότερες όταν τα νερά είναι ψυχρότερα και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής υψηλότερος. Αντίθετα, οι ιχθυονύμφες των επιπελαγικών ειδών μεγαλύτερου μεγέθους σώματος (middle-sized pelagics, π.χ. *Scomber japonicus*) είναι αφθονότερες όταν τα νερά είναι θερμότερα και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής χαμηλότερος.
- Η δομή και κατανομή των ιχθυονυμφικών συναθροίσεων παρουσιάζει μεγάλη διακύμανση που οφείλεται στην πολυπλοκότητα των παραγόντων που συμβάλλουν στην ύπαρξη, κατανομή και αφθονία των επιμέρους ειδών στο ιχθυοπλαγκτό. Ωστόσο, το μέσο πρότυπο δομής και κατανομής αντανακλά κυρίως τη βαθυμετρική κατανομή των ενηλίκων.
- Το Β.Α. Αιγαίο είναι ένα από τα σημαντικότερα πεδία αναπαραγωγής του γαύρου. Η ένταση της ωτοκίας του είδους χαρακτηρίζεται από μεγάλη πλαστικότητα και φαίνεται να σχετίζεται με την άμεσα διαθέσιμη τροφή για τα ενήλικα. Αύξηση της παραγωγής αυγών επιτυγχάνεται με την αύξηση τόσο της γονιμότητας όσο και της συχνότητας ωτοκίας.
- Η γρήγορη απόκριση της παραγωγής αυγών στην παραγωγή ζωοπλαγκτού δεν εξασφαλίζει την αυξημένη αύξηση, ευρωστία και επιβίωση των ιχθυονυμφών. Ο ρυθμός αύξησης εξαρτάται τόσο από τη θερμοκρασία όσο και από τη διαθεσιμότητα και ποιότητα της λείας. Η θνησιμότητα είναι συνάρτηση της θήρευσης και της ασιτίας. Οι ρυθμοί αύξησης και θνησιμότητας μπορεί να επηρεάζονται και από ενδογενείς ή μητρικούς παράγοντες (π.χ. μέγεθος αβγών).
- Οι μετρήσεις της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας στους ωτόλιθους των ιχθυονυμφών είναι ένας εύκολα μετρήσιμος δείκτης ευρωστίας του πληθυσμού που σχετίζεται με το ρυθμό αύξησης.
- Το στάδιο κύρτωσης της νωτοχορδής (notochord flexion) συνοδεύεται από το σχηματισμό της ουράς και αλλαγές στη μορφομετρία και τη συναθροιστικότητα των ιχθυονυμφών στο χώρο, ενώ είναι το στάδιο έναρξης της πλήρωσης της νηκτικής κύστης. Οι αλλαγές αυτές, που συνεπάγονται και αλλαγές στη συμπεριφορά (έναρξη κατακόρυφων μεταναστεύσεων, κοπαδιάσματος), μπορεί να συνοδεύονται από σημαντική βελτίωση του ρυθμού αύξησης.



Σχήμα 5.1. Σύνοψη των σημαντικότερων μεταξύ των ετών διαφορών (Ιούνιος 1993, 1994, 1995, 1996) που βρέθηκαν στην παρούσα εργασία

## 6. ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Στην παρούσα διατριβή μελετήθηκε το ιχθυοπλαγκτό του Β.Α. Αιγαίου (Θρακικό-Κόλπος Καβάλας) κατά το μήνα Ιούνιο και τα έτη 1993, 1994, 1995 και 1996. Δόθηκε ιδιαίτερη έμφαση στο γαύρο (*Engraulis encrasicolus*) του οποίου μελετήθηκε με λεπτομέρεια η παραγωγή αβγών και ιχθυονυμφών.

Οι δειγματοληψίες πραγματοποιήθηκαν σε προκαθορισμένο δίκτυο σταθμών που κάλυπτε το σύνολο της υφαλοκρηπίδας και περιλάμβαναν λοξές σύρσεις του δειγματολήπτη “Bongo-net” και λήψεις κατακορύφων διατομών θερμοκρασίας και αλατότητας. Κατά τα έτη 1993 και 1995, η δειγματοληψία ιχθυοπλαγκτού συνοδεύτηκε από ταυτόχρονη δειγματοληψία ενηλίκων ατόμων γαύρου επί του εμπορικού στόλου των γρι-γρί, ή και επί του ερευνητικού σκάφους “ΦΙΛΙΑ”, με τη χρησιμοποίηση πελαγικής τράτας. Τα δείγματα των ενηλίκων χρησιμοποιήθηκαν για την εκτίμηση παραμέτρων, όπως η γονιμότητα ομάδας και η συχνότητα ωοτοκίας και τελικά εκτιμήθηκε η βιομάζα του αναπαραγόμενου αποθέματος γαύρου στο Β.Α. Αιγαίο κατά τον Ιούνιο του 1993 και 1995.

Παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές στις περιβαλλοντικές συνθήκες μεταξύ των ετών. Τον Ιούνιο του 1993 και 1996 τα επιφανειακά νερά είχαν σημαντικά χαμηλότερη θερμοκρασία και αλατότητα και χαρακτηρίζονταν από υψηλότερες συγκεντρώσεις ζωοπλαγκτού σε σχέση με το 1994 και 1995. Υπάρχοντα μετεωρολογικά δεδομένα (θερμοκρασία αέρα, κάλυψη με νέφη) και δεδομένα της επιφανειακής θερμοκρασίας της θάλασσας (SST) έδειξαν ότι οι διαφορές αυτές αντιστοιχούσαν σε ψυχρότερες περιόδους χειμώνα/άνοιξης κατά το 1993 και 1996.

Οι ιχθυονύμφες του γαύρου και των μεσοπελαγικών ειδών, ήταν περισσότερο άφθονες κατά τον Ιούνιο 1993 και 1996, ενώ άλλα επιπελαγικά είδη, όπως τα *Sardinella aurita*, *Trachurus mediterraneus*, *Scomber japonicus* και *Auxis rochei*, παρουσίαζαν μεγαλύτερη αφθονία κατά τα έτη 1994 και 1995. Τέλος, ορισμένα βενθοπελαγικά είδη, όπως τα *Mullus spp.*, *Serranus cabrilla*, *Scorpaena spp.*, *Coris julis* και *Chromis chromis*, παρουσίαζαν επίσης μεγαλύτερη αφθονία κατά το 1994 και 1995.

Τα αποτελέσματα των πολυπαραγοντικών αναλύσεων των δεδομένων του ιχθυοπλαγκτού, για κάθε έτος ξεχωριστά, χαρακτηρίζονταν από μεγάλη μεταξύ των ετών διακύμανση, που οφειλόταν στις διαφορές στην αφθονία και κατανομή των διαφόρων taxa ανάμεσα στα έτη. Ωστόσο, η μέση δομή και κατανομή των συναθροίσεων ιχθυονυμφών χαρακτηριζόταν από ένα σαφές πρότυπο, σχετιζόμενο με το βάθος και πιο συγκεκριμένα με τη βαθυμετρική κατανομή των ενηλίκων.

Η ένταση της ωοτοκίας του γαύρου συνδεόταν ισχυρά με τους περιβαλλοντικούς παράγοντες (θερμοκρασία, αλατότητα, όγκος ζωοπλαγκτού), οι οποίοι παρουσίαζαν σημαντικά μεγαλύτερη διακύμανση ανάμεσα στα έτη, σε σχέση με τη διακύμανση που παρουσίαζαν σε κάθε έτος ξεχωριστά. Η αφθονίες αβγών ήταν μεγαλύτερες όταν ο όγκος ζωοπλαγκτού ήταν υψηλός. Κατά τον Ιούνιο 1993 και 1995 (τα έτη με διαθέσιμα δείγματα ενηλίκων), η ευρωστία, η γονιμότητα ανά ομάδα, η συχνότητα ωοτοκίας, αλλά και το μέγεθος των αβγών, ήταν σημαντικά μεγαλύτερα το 1993 σε σχέση με το 1995, δηλαδή, όταν και ο δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής ήταν σημαντικά υψηλότερος. Το μέγεθος των αβγών ήταν μεγαλύτερο το 1993 και 1994 σε σχέση με το 1995 και 1996.

Μεγάλες συγκεντρώσεις ιχθυονυμφών γαύρου στο χώρο συνδέονταν με αυξημένες τιμές όγκου ζωοπλαγκτού. Επίσης, υπήρχε μια τάση αύξησης της αφθονίας των ιχθυονυμφών νοτιότερα (βαθύτερα) αυξανόμενου του μήκους τους. Ωστόσο, η θνησιμότητα των ιχθυονυμφών ήταν μεγαλύτερη κατά το 1996, όταν η παραγωγή αβγών και ο όγκος ζωοπλαγκτού είχαν σημαντικά υψηλότερες τιμές. Η αύξηση και η ευρωστία (εκτιμώμενη με μετρήσεις της διακυμαινόμενης ασυμμετρίας) ήταν μεγαλύτερες το 1994 και παρόμοιες το 1995 και 1996. Η μεγαλύτερη αύξηση των ιχθυονυμφών κατά το 1994, αφορούσε κυρίως στα στάδια μετά την κύρτωση της νωτοχορδής. Το στάδιο της κύρτωσης (flexion) φαίνεται να συνοδεύεται από σημαντικές αλλαγές στην αλλομετρική αύξηση, τα πρότυπα κατανομής στο χώρο και τη συμπεριφορά των ιχθυονυμφών.

Συμπερασματικά, κατά την περίοδο της μετάβασης από τις χειμερινές στις καλοκαιρινές συνθήκες, λαμβάνει χώρα το μέγιστο της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής, το οποίο φαίνεται να παρουσιάζει σημαντική ημερολογιακή διακύμανση στο Β.Α. Αιγαίο και στο οποίο, τα διάφορα είδη ανταποκρίνονται με διαφορετικούς τρόπους. Η ένταση της ωοτοκίας του γαύρου και άλλων μικρών πελαγικών ειδών (μεσοπελαγικών) φαίνεται να ανταποκρίνεται γρήγορα στην ποσότητα του ζωοπλαγκτού, δηλ. στη διαθέσιμη για τα ενήλικα τροφή. Όταν οι τροφικές συνθήκες είναι ευνοϊκές, ο γαύρος αυξάνει την παραγωγή αβγών, με αύξηση της γονιμότητας και της συχνότητας ωοτοκίας. Η

γρήγορη απόκριση της παραγωγής αβγών στην παραγωγή ζωοπλαγκτού, δε φαίνεται να εξασφαλίζει την αυξημένη επιβίωση, αύξηση και ευρωστία των ιχθυονομφών.

## 7. ABSTRACT

The early-summer ichthyoplankton of the N.E. Aegean Sea (eastern Mediterranean) was studied using samples collected during June 1993, 1994, 1995 and 1996. We subsequently focused on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) egg and larval production.

Sampling was conducted over a grid of stations covering the N.E. Aegean Sea continental shelf. Bongo-net oblique tows and vertical profiles of temperature and salinity were performed at each station. In 1993 and 1995 concurrent sampling of adult anchovy was carried out on board the commercial purse seiners, or by means of a pelagic trawl operated from the R/V "PHILIA". The adult samples were used to estimate parameters of the Daily Egg Production Method, such as batch fecundity and spawning frequency.

Significant interannual differences were found in the environmental conditions. In June 1993 and 1996 waters were colder, less saline and richer in zooplankton than in 1994 and 1995. Existing meteorological and sea surface temperature data showed that the observed differences were associated with colder winter/spring conditions during 1993 and 1996.

The larvae of the small-sized anchovy and mesopelagic fishes were more abundant in 1993 and 1996. In contrast, the larvae of the middle-sized pelagic fishes, such as *Sardinella aurita*, *Trachurus mediterraneus*, *Scomber japonicus* and *Auxis rochei* were most abundant in 1994 and 1995. Larvae of several summer spawning demersal taxa, such as *Mullus spp.*, *Serranus cabrilla*, *Scorpaena spp.*, *Coris julis* and *Chromis chromis* were similarly more abundant in 1994 and 1995.

The results of the multivariate analysis of the station-taxa data indicated that the ichthyoplankton assemblages were characterized by significant interannual variability, which reflected the interannual variability in the distribution and abundance of the component taxa. However, the mean structure and distribution of the larval assemblages were clearly depth-related and reflected the bathymetric distribution of adults.

The anchovy spawning intensity was associated with environmental conditions (temperature, salinity, zooplankton displacement volumes), which presented significantly higher among- than within-year variability. The abundance of eggs was higher when the zooplankton volumes were higher. In June 1993 and 1995 (the years that adults samples were collected), adult condition, batch fecundity, spawning frequency and egg size were all much higher in 1993 than in 1995, i.e., when the index of zooplankton production was significantly higher. Eggs were bigger in 1993 and 1994 when compared to 1995 and 1996.

Higher anchovy larval numbers were associated with areas of high zooplankton displacement volumes. Furthermore, there was a trend of increasing abundance at lower latitudes (deeper waters) with increasing larval size. However, the mortality of larvae was significantly higher in 1996 when both anchovy egg and zooplankton production were higher. Growth and condition (estimated from measurements of fluctuating asymmetry) were higher in 1994 than in 1995 and 1996. Specifically, in 1994, the larvae, as well as their otoliths, grew at a much higher rate after the stage of notochord flexion. The flexion stage is characterized by changes in allometric growth, spatial distribution patterns and behavior.

In conclusion, the timing of the spring plankton bloom, which takes place during the period of winter-to-summer transition, is characterized by high interannual variability in the N.E. Aegean Sea. Species differ in their response to increased zooplankton production. Anchovy spawning intensity, as well as the spawning intensity of other small-sized pelagics (mesopelagics), seem to respond quickly to the ambient zooplankton quantities, i.e., to adult prey availability. When trophic conditions are favorable anchovy increases egg production by adjusting batch fecundity and spawning frequency. The close match of egg production with zooplankton production does not ensure increased larval growth, condition and survival.



## 8. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Aboussouan A (1964) Study of eggs and pelagic larvae of teleosts in Gulf of Marseille. Rec Trav Sta Mar Endoume No48 (Bull No32): 7-171
- Aboussouan A (1990) Guide pour l'Identification des Larves de Poissons de la mer Mediterranee. Unpublished guide CIESMM
- Ahlstrom EH Moser HG (1976) Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. Rev Trav Inst Pech Marit 40(3-4): 379-398
- Ahlstrom EH Moser HG (1981) Systematics and development of early life history stages of marine fishes: achievements during the past century, present status and suggestions for the future. Rapp P-V Reun Cons Int Explor Mer 178: 541-546
- Ahlstrom EH Moser HG Cohen DM (1984) Argentinoidei: development and relationships. In: Moser HG et al (eds) Ontogeny and systematics of fishes. Amer Soc Ichth Herpet, Spec Publ, p155-168
- Aldebert Y Tournier H (1971) La reproduction de la sardine et de l'anchois dans le golfe du Lion. Rev Trav Inst Scient Techn Pech Marit 35(1): 57-75
- Alheit J (1989) Comparative spawning biology of anchovies, sardines, and sprats. Rapp P-v Reun Cons int Explor Mer 191: 7-14
- Alheit J (1993) Use of the daily egg production method for estimating biomass of clupeoid fishes: a review and evaluation. Bull Mar Sci 53(2): 750-767
- Al-Hossaini M Lui Q Pitcher TJ (1989) Otolith microstructure indicating growth and mortality among plaice, *Pleuronectes platessa* L., post-larval subcohorts. J Fish Biol 35: 81-90
- Anderson JT (1988) A review of the size dependent survival during pre-recruit stages of fishes in relation to recruitment. J Northw Atl Fish Sci 8: 55-66
- Andreu B Rodriguez-Roda A (1951) La pesca maritima en Castellon. Rendimiento por unidad de esfuerzo (1945-1949) y consideraciones biometricas de las especies de interes comercial. Publnes Inst Biol apl, Barcelona 8: 233-277
- Arbault S Boutin N (1968) Ichthyoplankton. Oeufs et larves de poissons teleosteens dans le Golfe de Gascogne en 1964. Rev Trav Inst Peches Marit 32: 413-476
- Arbault S Lacroix-Boutin N (1977) Oeufs et larves de Clupeides et Engraulides dans le Golfe de Gastogne (1969-1973). Distribution des frayeres. Relations entre les facteurs du milieu et la reproduction. Rev Trav Inst Pech Marit 41(3): 227-254
- Bagenal TB (1971) The inter-relation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. J Fish Biol 3: 207-219
- Bailey KM (1994) Predation on juvenile flatfish and recruitment variability. Neth J Sea Res 32: 175-189
- Bailey KM Stehr CL (1988) The effects of feeding periodicity and ration on the rate of increment formation in otoliths of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas). J Exper Mar Biol Ecol 122: 147-161
- Bailey KM Houde ED (1989) Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. Adv Mar Biol 25: 1-83
- Bakun A (1985) Comparative studies and the recruitment problem: searching for generalisations. CalCOFI Rep 26: 30-40
- Balon EK (1975) Terminology of intervals in fish development. J Fish Res Bd Can 32: 1663-1670
- Balon EK (1981) Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. Am Zool 21: 573-596
- Balon EK (1984) Reflections on some decisive events in the early life of fishes. Trans Am Fish Soc 113: 178-185
- Bancroft JD Stevens A Turner DR (1990) Theory and practice of histological techniques. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Barkman RC Bengtson DA (1987) The record of daily growth in otoliths of Atlantic silversides, *Menidia menidia*, from field and laboratory. J Fish Biol 31: 683-695
- Bas C Morales E (1954) Algunos datos para el estudio de la biologia de la anchoa *Engraulis encrasicolus* de la costa Brava. Publnes Inst Biol apl, Barcelona, 16: 53-70
- Batty RS (1984) Development of the swimming movements and musculature of larval herring (*Clupea harengus*). J Exp Biol 110: 217-229
- Bentley PJ Emmett RL Lo NCH Moser HG (1996) Egg production of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off Oregon in 1994. CalCOFI Rep 37: 193-200

- Beverton RJH Holt SJ (1957) On the dynamics of exploited fish populations. Fish Inv, London, Series II, 19: 1-533
- Βιδάλης Ε (1949) Συμβολή εις την μελέτην της βιολογίας του γαύρου (*Engraulis encrasicolus*) των Ελληνικών θαλασσών. Πρακτ Ελλ Υδροβ Ινστ 3(2): 41-70
- Bindman AG (1986) The 1985 Spawning Biomass of the Northern Anchovy. CalCOFI Rep 27: 16-24
- Blaxter JHS (1986) Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. Trans Am Fish Soc 115: 98-114
- Blaxter JHS Hunter JR (1982) The biology of clupeoid fishes. Adv Mar Biol 29: 1-223
- Bliss CI Fisher RA (1953) Fitting the negative binomial to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. Biometrics 9: 176-200
- Boehlert GW Mundy BC (1993) Ichthyoplankton assemblages at seamounts and oceanic islands. Bull Mar Sci 53(2): 336-361
- Boggs CH (1991) Bioenergetics and growth of northern anchovy *Engraulis mordax*. Fish Bull US 89: 555-566
- Bolger T Connolly PL (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. J Fish Biol 34: 171-182
- Borja A Uriarte A Egana J Motos L Valencia V (1998) Relationships between anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment and environment in the Bay of Biscay (1967-1966). Fish Oceanogr 7(3-4): 375-380
- Bradford MJ (1992) Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. Fish Bull US 90: 439-453
- Brothers EB Mathews CP Lasker R (1976) Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. Fish Bull US 74: 1-8
- Buchanan-Wollaston HJ (1923) The spawning of plaice in the southern part of the North Sea in 1913-14. Fish Inv, London, Series 2, 5: 36
- Buchanan-Wollaston HJ (1926) Plaice-eggs production in 1920-21, treated as a statistical problem, with comparison between the data from 1911, 1914 and 1921. Fish Inv, London, Series 2, 9: 1-36
- Buckley LJ Lough RG (1987) Recent growth, biochemical composition, and prey field of larval haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) and Atlantic cod (*Gadus morhua*) on Georges Bank. Can J Fish Aquat Sci 44: 14-25
- Bulgakova Y (1993) Daily feeding dynamics of the Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus*. J Ichtyol 33: 78-88
- Calder WA III (1984) Size, function, and life history. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Campana SE (1984) Microstructural growth patterns in the otoliths of larval and juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. Can J Zool 62: 1507-1512
- Campana SE (1996) Year-class strength and growth rate in young Atlantic cod *Gadus morhua*. Mar Ecol Prog Ser 135: 21-26
- Campana SE Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. Can J Fish Aquat Sci 42: 1014-1032
- Campana SE Hurley PCF (1989) An age and temperature-mediated growth model for cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) larvae in the Gulf of Maine. Can J Fish Aquat Sci. 46: 603-613
- Campana SE Jones CM (1992) Analysis of otolith microstructure data. In: Stevenson DK Campana SE (eds) Otolith microstructure examination and analysis. Can Spec Publ Fish Aquat Sci 117: 73-100
- Campana SE Gagne JA Munro J (1987) Otolith microstructure of larval herring (*Clupea harengus*): image or reality? Can J Fish Aquat Sci 44: 1922-1929
- Casselmann JM (1990) Growth and relative size of calcified structures of fish. Trans Am Fish Soc 119: 673-688
- Cendrero O Cort JL Cardenas E (1981) Revision de algunos datos sobre la biologia de la anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.) del Mar Cantabrico. Boln Inst Esp Oceanogr 6: 117-124
- Chambers RC Leggett WC (1996) Maternal influence on variation in egg sizes in temperate marine fishes. Am Zool 36: 180-196.
- Chavance P (1980) Production des aires de ponte, survie larvaire et biomasse adulte de la sardine et de l' anchois dans l' est du Golf du Lion (Mediterranee occidentale). Tethys 9(4): 399-413
- Clark C (1981) Staining procedures. Williams & Wilking, Baltimore
- Clarke KR Warwick RM (1994) Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Nat Envir Res Coun UK 144

- Clarke TA (1989) Seasonal differences in spawning, egg size, and early development time of the Hawaiian anchovy or nehu, *Engrasicholina purpurea*. Fish Bull 87: 593-600
- Clemmesen CM (1988) A RNA and DNA fluorescence technique to evaluate the nutritional condition of individual marine fish larvae. Meeresforsch 32: 134-143
- 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
- Copp GH (1990) Shifts in the microhabitat of larval and juvenile roach, *Rutilus rutilus* (L.), in a floodplain channel. J Fish Biol 36: 683-692
- Copp GH Kovac V (1996) When do fish with indirect development become juveniles? Can J Fish Aquat Sci 53: 746-752
- Cort JL Cendrero O Iribar X (1976) La anchoa, *Engraulis encrasicolus* (L.), del Cantabrico. Bol Inst Esp Oceanogr 20: 3-34
- Cowen RK Hare JA Fahay MP (1993) Beyond hydrography can physical processes explain larval fish assemblages within the middle Atlantic bight? Bull Mar Sci 53(2): 567-587
- Crecco VA Savoy TA (1984) Effects of fluctuations in hydrographic conditions on year class strength of American shad (*Alosa sapidissima*) in the Connecticut River. Can J Fish Aquat Sci 41: 1216-1223
- Crecco VA Savoy TA (1987) Effects of climatic and density-dependent factors on intra-annual mortality of larval American shad. Am Fish Soc Symp 2: 69-81
- Culling CFA Allison RT Bar WT (1985) Cellular pathology techniques Butterworths, London
- Cunha ME Figueiredo I Farinha A (1992) Estimation of sardine spawning biomass off Portugal by the Daily Egg Production Method. Bol Inst Esp Oceanogr 8(1): 139-153
- Cunha ME Figueiredo I Farinha A Santos M (1992) Estimation of sardine spawning biomass off Portugal by the daily egg production method. Bol Inst Esp Oceanogr 8(1): 139-154
- Cury P Roy C (1989) Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can J Fish Aquat Sci 46: 670-680
- Cushing DH (1957) The number of pilchards in the Channel. Fish Inv, London, Series 2, 21: 1-27
- Cushing DH (1971) The dependence of recruitment on parent stock in different groups of fishes. J Cons Int Explor Mer 33: 340-362
- Cushing DH (1974) The natural regulation of fish populations. In: Harden Jones FR (ed) Sea Fisheries Research. Elek Science, London, p 399-412
- Cushing DH (1975) Marine Ecology and Fisheries. Cambridge University Press: London
- 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
- Cushing DH (1990a) Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. Adv Mar Biol 26: 249-293
- Cushing DH (1990b) Hydrographic containment of a spawning group of plaice in the Southern Bight of the North Sea. Mar Ecol Prog Ser 58: 287-297
- Cushing DH (1995) Population Production and Regulation in the Sea: a Fisheries Perspective. Cambridge Univ Press, Cambridge, p 354
- D'Ancona U (1931) Famiglia Engraulidae. In: Bardi G Friedlander R (eds) Uova, larve e stadi giovanili di Teleostei. Fauna e Flora del Golfo di Napoli Monogr 38: 16-20
- Daoulas C Economou AN (1986) Seasonal variation of egg size in the sardine, *Sardina pilchardus* Walb., of the Saronikos Gulf: causes and a probable explanation. J Fish Biol 28: 449-457
- David FN Moore PG (1954) Notes on contagious distributions in plant populations. Ann Bot Lond NS 18: 47-53
- Davis TLO Jenkins GP Young JW (1990) Patterns of horizontal distribution of the larvae of southern bluefin (*Thunnus maccoyii*) and other tuna in the Indian Ocean. J Plankton Res 12(6):1295-1314
- Dekhnik TV Sinyukova VI (1964) Distribution of pelagic eggs and larvae of fishes in the Mediterranean. Trudy Sevastopol Biol Sta 17(1):77-115
- Demir N (1959) Notes on variations of the eggs of anchovy *Engraulis encrasicolus* Cuv. From the Black, Marmara, Aegean and Mediterranean Seas. Hidrobiol Istanbul B4: 180-187
- Demir N (1961) On the eggs and larvae of the (*Trachurus trachurus* L.) and (*Trachurus mediterraneus*) (Steind) from the Sea of Marmara and the Black Sea. Rapp P-v reun Cons perm int Explor Mer Mediterr 16(2): 317-320

- Demir N (1965) Synopsis of biological data on anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus) 1758 (Mediterranean and adjacent seas). FAO Fish Synopses 26 (1): 1-42
- Demir N (1986) Gadidae, Ciliata Couch, 1832. Fiches d'identification du plancton 176: 6
- DeVlaming V (1983) Oocyte developmental patterns and hormonal involvements among teleosts. In: Rankin JC Pitcher TJ Duggan RT (eds) Control Processes in Fish Physiology, Croom Helm, London, p 176-99
- Doyle MJ Morse WW Kendall AW Jr (1993) A comparison of larval fish assemblages in the temperate zone of the northeast Pacific and northwest Atlantic oceans. Bull Mar Sci 53(2): 588-644
- Draper NR Smith H (1966) Applied regression analysis. John Wiley and Sons (ed), NY, p 407
- Dulcic J Kraljevic M (1996) Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus* in the Eastern Adriatic Sea. Vie Milieu 46(1): 73-78
- Earll RE (1880) A report on the history and present condition of the shore cod-fisheries of Cape Ann, Mass., together with notes on the Natural History and artificial propagation of the species. Rep Com Fish UK 6: 685-740
- Ege V (1930) The north Atlantic and Mediterranean species of the genus *Parapelis* (Cuv.). A systematical and biological investigation (Sudidae, Paralepis). Rep Dan Oceanogr Exped 1908-1910, Medit adjac Seas, 2, Biology A. p 13-93
- Ehrenbaum E (1904) Eier and Larven von Fischen der Deutschen Bucht. III. Fische mit festsitzenden Eiern(in German). Wiss. Meeresunt ers. Kiel (Abt. Helgol.) NF 6(2): 127-200
- Ehrenbaum E (1905) Eier und Larven von Fischen. I. Nordisches Plankton. Neudruck A Ascher & Co, Amsterdam, p 216
- Ehrenbaum E (1936) Naturgeschichte und wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. Handb. Seefish. Nordeurop, 2, p 337
- English TS (1963) Some considerations in estimating populations of planktonic fish eggs. ICES CM 1963. Symposium on the measurement of abundance of fish stocks. p 1-13
- Erkoyuncu I Ozdamar E (1989) Estimation of the age, size and sex composition and growth parameters of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.) in the Black Sea. Fish Res 7: 241-247
- Fage L (1908) Shore-fishes. Rep Dan Oceanogr Exped 1908-1910, Medit. adjac. Seas, 2, Biology A 3, A 9
- Fage L (1918) Shore fishes: twenty oceanic families. Rep Dan Oceanogr Exped Mediterr 2(A3): p 154
- Fage L (1920) Engraulidae, Clupeidae. Rep Dan Oceanogr Exped Mediterr 2(A9): 1-140
- Fage L (1935) La ponte et les races locales de l' anchois de la Mediterranee. (*Engraulis encrasicolus* L.), Rapp P-v Reun Commn int Explor scient Mer Mediterr 10: 67-71
- Fahay MP (1983) Guide to the early stages of marine fishes occurring in the Western North Atlantic Ocean, Cape Hatteras to the Southern Scotian Shelf. J N W Atlant Fish Sci 4: 423
- Ferron A Leggett WC (1994) An appraisal of condition measures for marine fish larvae. Adv Mar Biol 30: 217-303
- Field JG Clarke KR Warwick RM (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. Mar Ecol Prog Ser 8: 37-52
- Φιλίππου Β (1997) Οριζόντια κατανομή των ιχθυοσυμφών στο Βόριο Αιγαίο. Μεταπτυχιακή διατριβή. Παν/μιο Κρήτης. σελ 89
- Fives JH (1986) Labridae of the Eastern North Atlantic (revised). Fiches d' identification du plancton 172, p 6
- Fletcher WJ Lo NCH Hayes EA Tregonning RJ Blight SJ (1996) Use of the daily egg production method to estimate the stock size of western australian sardines (*Sardinops sagax*). Mar Fresh Res 47: 819-825
- Frank KT Leggett WC (1982) Coastal water mass replacement: its effect on zooplankton dynamics and the predator-prey complex associated with larval capelin (*Mallotus villosus*). Can J Fish Aquat Sci 39: 991-1003
- Frank KT Leggett WC (1983) Multispecies larval fish associations: accident or adaptation? Can J Fish Aquat Sci 40: 754-762
- Fraser JH Muus BJ (1965) Clupeidae (by Alan Saville) 1964. Fiches d'identification des oeufs et larves de poissons. No1: p 5
- Fuiman LA (1994) The interplay of ontogeny and scaling in the interactions of fish larvae and their predators. J Fish Biol 45 (Suppl A): 55-79
- Fuiman LA Magurran AE (1994) Development of predator defences in fishes. Rev Fish Biol Fish 4: 145-183

- Fulton TW (1906) On the spawning and fecundity of the plaice (*Pleuronectes platessa*). Rep Fish Bd Scotland (24) Part III. Scient Invest 10: 281-289
- Furnestin J Furnestin ML (1959) La reproduction de la sardine et de l' anchois des cotes Atlantiques de Maroc (saisons et aires de pontes). Rev Trav Inst Pech Marit 23(1): 79-104
- Garcia A Palomera I (1996) Anchovy early life history and its relation to its surrounding environment in the Western Mediterranean basin. Sci Mar 60 (Suppl 2): 155-166
- Garcia A Cortes D Ramirez T (1998) Daily larval growth and RNA and DNA content of the NW Mediterranean anchovy *Engraulis encrasicolus* and their relations to the environment. Mar Ecol Prog Ser 166: 237-245
- Garcia A Perez N Lo NCH Lago De Lanzas A Sola A (1992) The egg production method applied to the spawning biomass estimation of sardine, *Sardina pilchardus* (Walb.), on the North Atlantic Spanish coast. Boletin, Instituto Espanol de Oceanografia 8(1): 123-138
- Geffen A (1982) Otolith ring deposition in relation to growth rate in herring (*Clupea harengus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae. Mar Biol 71: 317-326
- Gezgin E Yuce H Ozyalvac M (1999) Circulation of the Northern Aegean water masses. In: Balopoulos ETH Iona A Sakellariou D (eds) Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. (Abstracts)
- Giraldez A Abad R (1995) Aspects on the reproductive biology of the Western Mediterranean anchovy from the coasts of Malaga (Alboran Sea). Sci Mar 59(1): 15-23
- Gordina AD Nikolskiy VN Niermann U Bingel F Subbotin AA (1997) New data on the morphological differences of anchovy eggs (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Black Sea. Fish Res 31:139-145
- Govoni JJ Chester AJ Hoss DE Ortner PB (1985) An observation of episodic feeding and growth of larval *Leiostomus xanthurus* in the northern Gulf of Mexico. J Plankton Res 7: 137-146
- Gray JS Aschan M Carr MR Clarke KR Green RH Pearson TH Rosenberg R Warwick RM (1988) Analysis of community attributes of the benthic macrofauna of Frierfjord/Langesundfjord and in a mesocosm experiment. Mar Ecol Prog Ser 46: 151-165
- Gronkjaer P Schytte M (1999) Non-random mortality of Baltic cod larvae inferred from otolith hatch-check sizes. Mar Ecol Prog Ser 181: 53-59
- Guraya SS (1986) The Cell and Molecular Biology of Fish Oogenesis. Karger: Basel
- Hakanson JL (1989) Condition of larval anchovy (*Engraulis mordax*) in the Southern California Bight, as measured through lipid analysis. Mar Biol 102: 153-159
- Halbeisen HW (1988) Bestimmungsschlüssel für Fischlarven der Nordsee und angrenzender Gebiete. Berichte aus dem Institut fuer Meereskunde Nr178, p 76
- Haldorson L Paul AJ Sterritt D Watts J (1989) Annual and seasonal variation in growth of larval walleye pollock and flathead sole in a southwestern Alaskan Bay. Rapp P-v Reun Cons Int Explor Mer 191: 220-225
- Harden Jones FR (1968) Fish Migration. Edward Arnold, London
- Hardy R Mackie P (1969) Seasonal variation in some of the lipid components of sprats (*Sprattus sprattus*). J Sci Fd Agric 20: 193-198
- Hare JA Cowen RK (1995) Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size - fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. Can J Fish Aquat Sci 52: 1909-1922
- Hayashi K Takagi T (1977) Seasonal variation in lipids and fatty acids of sardine, *Sardinops melanosticta*. Bull Fac Fish Hokkaido Univ 28: 83-94
- Hayashi K Takagi T (1978) Seasonal variation in lipids and fatty acids of Japanese anchovy, *Engraulis japonica*. Bull Fac Fish Hokkaido Univ 29: 38-47
- Heath MR (1992) Field Investigations of the Early Life Stages of Marine Fish. Adv Mar Sci 28: 1-174
- Heidrich H (1925) Über die Fortpflanzung von *Clupea sprattus* in der Kieler Bucht. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Neue Folge, Abteil Kiel, 20: 1-47
- Hempel G (1979) Early life history of marine fish: the egg stage. Univ Washington Press, Seattle
- Henderson RJ Almaraz SM (1989) Seasonal changes in the lipid composition of herring (*Clupea harengus*) in relation to gonad maturation. J Mar Biol Ass UK 69: 323-334
- Hennemuth RC Palmer JE Brown BE (1980) A statistical description of recruitment in eighteen selected fish stocks. J Northw Atl Fish Sci 1: 101-111
- Hensen V (1895) Ergebnisse der Plankton-Expedition 1895 der Humboldt Stiftung. Methodik der Untersuchungen. 1: 1-200

- Henri M Dodson JJ Powles H (1985) Spatial configurations of young herring (*Clupea harengus harengus*) larvae in St. Lawrence estuary: importance of biological and physical factors. *Can J Fish Aquat Sci* 42(Suppl 1): 91-104
- Hensen V Apstein C (1897) Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Sea-fischeri-Vereins. Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Biologische Anstalt Helgoland* 2: 1-101
- Hewitt R (1981) The value of pattern in the distribution of young fish. *Rapp P-v Reun Cons Int Explor Mer* 178: 229-236
- Hewitt RP Methot RD (1982) Distribution and mortality of northern anchovy larvae in 1978 and 1979. *CalCOFI Rep* 23: 226-245
- Hiemstra WH (1962) A correlation table as an aid for identifying pelagic fish eggs in plankton samples. *J Cons perm int Explor Mer* 27: 100-108
- Hjort J (1914) Fluctuations of the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp P-v Reun Cons Int Perm Expl Mer* 20: 1-228
- Hoar WS (1969) Reproduction. In: Hoar WS Randall DJ (eds) *Fish Physiology*. Vol. III. Reproduction and Growth. Bioluminescence, Pigments, and Poisons, Academic Press: New York, p 1-72
- Hoie H folkvord A Johannessen A (1999) Maternal, paternal and temperature effects on otolith size of young herring (*Clupea harengus* L.) larvae. *J Exp Mar Biol Ecol* 234: 167-184
- Holland LE (1986) Distribution of early life history stages of fishes in selected pools of the Upper Mississippi River. *Hydrobiologia* 136: 121-130
- Houde ED (1987) Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am Fish Soc Symp* 2: 17-29
- Houde ED (1989) Subtleties and episodes in the early life of fishes. *J Fish Biol* 35: 29-38
- Houde ED Lovdal JDA (1985) Patterns of variability in ichthyoplankton occurrence and abundance in Biscayne Bay, Florida. *Estuar Coast Shelf Sci.* 20: 79-103
- Hovenkamp F (1989) Within-seasons variation in growth of larval plaice (*Pleuronectes platessa* L.). *Rapp P-v Reun Cons Int Explor Mer* 191: 248-257
- Hovenkamp F (1990) Growth differences in larval plaice *Pleuronectes platessa* in the Southern Bight of the North Sea as indicated by otolith increments and RNA/DNA ratios. *Mar Ecol Prog Ser* 58: 205-215
- Hovenkamp F Witte JIJ (1991) Growth, otolith growth and RNA/DNA ratios of larval plaice *Pleuronectes platessa* in the North Sea 1987 and 1989. *Mar Ecol Prog Ser* 70: 105-116
- Humphries JM Bookstein FL Chernoff B Smith GR Elder RL Poss SG (1981) Multivariate discrimination by shape in relation to size. *Syst Zool* 30(3): 291-308
- Hunter JR (1981) Feeding ecology and predation of marine larvae. In: Lasker R (ed) *Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries*. University of Washington Press, Seattle, p 34-77
- Hunter JR (1984) Inferences regarding predation on the early life stages of cod and other fishes. In: Dahl E Danielsen DS Moksness E Solemdal P (eds) *The Propagation of Cod *Gadus morhua**, Part 2, Flødevigen Biological Station, Arendal, Norway, p 533-552
- Hunter JR (1985) Preservation of Northern Anchovy in Formaldehyde Solution. In: Lasker R (ed) *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax**. NOAA Technical Rep NMFS 36: 63-65
- Hunter JR Sanchez C (1976) Diel changes in swim bladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bull* 74: 847-855
- Hunter JR Goldberg SR (1980) Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bull US* 77: 641-652
- Hunter JR Leong RJH (1981) The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bull US* 79: 215-230
- Hunter JR Coyne KM (1982) The onset of schooling in northern anchovy larvae. *CalCOFI Rep* 23: 246-251
- Hunter JR Macewitz B (1985) Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: Lasker R (ed) *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax**. NOAA Technical Rep NMFS 36: 79-93
- Hunter JR Lo NCH (1993) Ichthyoplankton methods for estimating fish biomass. Introduction and terminology. *Bull Mar Sci* 53: 723-727
- Hunter JR Lo NCH (1997) The daily egg production method of biomass estimation: some problems and potential improvements. *Ozeanografika* 2: 41-69

- Hunter JR Lo NCH Leong RJH (1985) Batch fecundity in Multiple Spawning Fishes. In: Lasker R (ed) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Rep NMFS 36: 67-77
- Husby DM Nelson CS (1982) Turbulence and vertical stability in the California current. CalCOFI Rep 23: 113-129
- Imai C Tanaka S (1987) Effect of sea water temperature on egg size of Japanese anchovy. Nippon Suisan Gakkaishi 53: 2169-2178
- Ivanov L Beverton RJH (1985) The fisheries resources of the Mediterranean. Part Two: Black Sea. Gen Fish Counc Medit, Studies and Reviews 60. FAO, Rome
- Jolicoer P (1963a) The multivariate generalization of the allometry equation. Biometrics 19: 497-499
- Jolicoer P (1963b) The degree of generality of robustness in *Martes americana*. Growth, 27: 1-27
- Jones C (1985) Within-season differences in growth of larval Atlantic herring, *Clupea harengus harengus*. Fish Bull US 83: 289-298
- Jonsson L Zodiatis G (1999) The seasonal variability of the Black Sea water inflow in the North Aegean Sea as inferred from remote sensing imagery. In: Balopoulos ETH Iona A Sakellariou D (eds) Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea (Abstracts)
- Καλλιανιώτης ΑΑ (1992) Βιολογία και δομή των πληθυσμών γόπας (*Boops boops*, (L.)), στη θαλάσσια περιοχή νήσου Κρήτης. Διδακτορική διατριβή, Πανεπιστήμιο Κρήτης. σελ 233
- Karacam H Duzgunes E (1990) Age, growth and meat yield of the european anchovy (*Engraulis encrasicolus*, L. 1758) in the Black Sea. Fish Res 9: 181-186
- Karakiri M von Westernhagen H (1989) Daily growth patterns in otoliths of larval and juvenile plaice (*Pleuronectes platessa* L.): influence of temperature, salinity, and light conditions. Rapp P-V Reun Cons Int Expl Mer 191: 376-382
- Karrer C (1984) Descriptions of early stages of three species of Sparidae (Teleostei, Perciformes) from the Northwest African upwelling area. Arch Fischereiwis 35(1-2): 53-90
- Kawamura G Munekiyo M (1989) Development of the sense organs of ribbonfish *Trichiurus lepturus* larvae and juveniles. Nippon Suisan Gakkaishi, 55: 2075-2078
- Kawamura G Washiyama N (1989) Ontogenic changes in behaviour and sense organ morphogenesis in largemouth bass and *Tilapia nilotica*. Trans Am Fish Soc 118: 203-213
- Kawaguchi K Yamashita Y Hayashi A (1990) Some aspects of spawning of the reared Japanese anchovy (*Engraulis japonicus* H.) in relation to the photoperiod, water temperature and starvation. Bull Japan Soc Fish Oceanogr 54(4): 364-372
- Kendall AW Ahlstrom EH Moser HG (1984) Early life history stages of fishes and their characters. In: Moser HG Richards WJ Cohen DM Fahay MP Kendall AW Richardson SL (eds) Ontogeny and systematics of fishes. Am Soc Ichthyol Herpetol. Spec Publ 1: 11-22
- Kjesbu OS Solemdal P Bratland P Fonn M (1996) Variation in annual egg production in individual captive Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can J Fish Aquat Sci 53: 610-620
- Kjorsvik E Stene A Lonning S (1984) Morphological, physiological and genetical studies of egg quality in cod (*Gadus morhua* L.) In: Dahl E Danielssen DS Mokeness E Solemdal P (eds) The propagation of Cod *Gadus morhua* (L).1: 67-86
- Knutsen H Moksness E Vogt NB (1985) Distinguishing between one day-old cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) eggs by gas chromatography and SIMCA pattern recognition. Can J Fish Aquat Sci 42: 1823-1826
- Koslow JA (1984) Recruitment patterns in northwest Atlantic fish stocks. Can J Fish Aquat Sci 41: 1722-1729
- Koslow JA Brault S Dugas J Fournier RO Hughes P (1985) Condition of larval cod (*Gadus morhua*) off south-west Nova Scotia in 1983 in relation to plankton abundance and temperature. Mar Biol 86: 113-121
- Koslow, JA Brault S Dugas J Page F (1985b) Anatomy of an apparent year class Failure: the early life history of the Browns Bank haddock *Melanogrammus aeglefinus*. Trans Am Fish Soc 114: 478-489
- Koslow JA Thompson KR Silvert W (1987) Recruitment to northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) stocks: influence of stock size and climate. Can J Fish Aquat Sci 44: 26-39
- Koutsikopoulos C Le Cann B (1996) Physical processes and hydrological structures related to the Bay of Biscay anchovy. Sci Mar 60(Suppl 2): 9-19
- Kruscal JB Wish M (1978) Multidimensional scaling. Sage Publications, Beverly Hills

- Lagardere F (1989) Influence of feeding conditions and temperature on the growth rate and otolith-increment deposition of larval Dover sole (*Solea solea* L.). Rapp P-v Reun Cons Int Expl Mer 191: 390-399
- Laprise R Pepin P (1995) Factors influencing the spatio-temporal occurrence of fish eggs and larvae in the northern physically dynamic coastal environment. Mar Ecol Prog Ser 122: 73-92
- Lasker R (1978) The relation between oceanographic conditions and larval anchovy food in the California current: identification of factors contributing to recruitment failure. Rapp P-v Reun Cons int. Explor Mer 173: 212-230
- Lasker R (ed) (1985) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Rep NMFS 36, p 99
- Le Clus F (1988) Batch fecundity of pilchard *Sardinops ocellatus* in the northern Benguela system estimated from hydrated oocytes. S Afr J Mar Sci 7: 243-254
- Leggett WC Deblois E (1994) Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages? Neth J Sea Res 32(2): 119-134
- Leis JM (1993) Larval fish assemblages near Indo-Pacific coral reefs. Bull Mar Sci 53(2): 362-392
- Linko RR Kaitaranta JK Vuorela R (1985) Composition of the fatty acids in Baltic herring and the available plankton feed. Comp Biochem Physiol 82B: 699-705
- Lisovenko LA Andrianov DP (1996) Reproductive biology of anchovy (*Engraulis encrasicolus ponticus* Alexandrov 1927) in Black Sea. Sci Mar 60(Suppl 2): 209-218
- Litvak MK Leggett WC (1992) Age and size-specific predation on larval fishes: the bigger-is-better hypothesis revisited. Mar Ecol Prog Ser 81: 13-24
- Lloyd M (1967) Mean Crowding. J Anim Ecol 36: 1-30
- Lo Bianco S (1931) Fauna and flora of the Bay of Naples. Stazione Zoologica Di Napoli, Monog 38, p 1064
- Lo NCH (1985a) A model for temperature-dependent northern anchovy egg development and an automated procedure for the assignment of age to staged eggs. In: Lasker R (ed) An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*. US Dep Commer, NOAA Technical Rep NMFS 36: 43-50
- Lo NCH (1985b) Egg production of the central stock of northern anchovy, *Engraulis mordax*, 1951-82. Fish Bull 83: 137-150
- Lo NCH (1985c) Modeling life-stage-specific instantaneous mortality rates, an application to northern anchovy, *Engraulis mordax*, eggs and larvae. Fish Bull 84: 395-407
- Lo NCH Hunter JR Hewitt RP (1989) Precision and bias of estimates of larval mortality. Fish Bull 87: 399-416
- Lo NCH Green Ruiz YA Cervantes MJ Moser HG Lynn RJ (1996) Egg production and spawning biomass of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in 1994, determined by the daily egg production method. CalCOFI Rep 37: 160-174
- Lochmann SE Maillet GL Taggart CT Frank KT (1996) Effects of gut contents and lipid degradation on condition measures in larval fish. Mar Ecol Prog Ser 134: 27-35
- Loeb VJ Smith PE Moser HG (1983a) Ichthyoplankton and zooplankton abundance patterns in the California Current area, 1975. CalCOFI Rep 24: 109-131
- Loeb VJ Smith PE Moser HG (1983b) Geographical and seasonal patterns of larval fish species structure in the California Current area, 1975. CalCOFI Rep 28: 97-127
- Lucio P Uriarte A (1990) Aspects of the reproductive biology of the anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L. 1758) during 1987 and 1988 in the Bay of Biscay. ICES CM 1990/H: 27
- Luczkovitch JJ Norton SF Gilmore RG (1995) The influence of oral anatomy on prey selection during the ontogeny of two percoid fishes, *Lagodon rhomboides* and *Centropomus undecimalis*. Env Biol Fish 44: 79-95
- Luecke C (1986) Ontogenetic changes in feeding habits of juvenile cutthroat trout. Trans Am Fish Soc 115: 703-710
- MacKenzie BR Miller TJ Cyr S Leggett WC (1994) Evidence for a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rates. Limnol Oceanogr 39: 1790-1799
- Magalhaes MF (1993) Effects of season and body-size on the distribution and diet of the Iberian chub *Leuciscus pyrenaicus* in a lowland catchment. J Fish Biol 42: 875-888



- Magoulas A Tsimenides N Zouros E (1996) Mitochondrial DNA Phylogeny and the Reconstruction of the Population History of a Species: The Case of the European Anchovy (*Engraulis encrasicolus*). *Mol Biol Evol* 13(1): 178-190
- Mann K H (1993) Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES J Mar Sci* 50: 105-119
- Marinaro JY (1971) Contribution to the study of pelagic eggs and larvae of Mediterranean fish. 5. Pelagic eggs from the Bay Of Algiers. *Pelagos* 3(1): 1-118
- Matarese AC Sandknop EM (1984) Identification of fish eggs. In: Moser HG Richards WJ Cohen DM Fahay MP Kendall AW Jr Richardson SL (eds) *Ontogeny and systematics of fishes*. Am Soc Ichth Herpetol. Spec Publ 1, p 27-31
- Matsuura Y Hewitt R (1995) Changes in the spatial patchiness of Pacific mackerel, *Scomber japonicus*, larvae with increasing age and size *Fish Bull* 93: 172-178
- May RC (1984) *Exploitation of marine communities*. Life Sciences, Springer Verlag, Berlin
- McEvoy LA McEvoy J (1992) Multiple spawning in several commercial fish species and its consequences for fisheries management, cultivation and experimentation. *J Fish Biol* 41(Suppl B): 125-136
- McGurk MD (1984) Effects of delayed feeding and temperature on the age of irreversible starvation and on the rates of growth and mortality of Pacific herring larvae. *Mar Biol* 84: 13-26
- McGurk MD (1986) Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar Ecol Prog Ser* 34: 227-242
- McGurk MD (1987) Natural mortality and spatial patchiness: reply to Gulland. *Mar Ecol Prog Ser* 39: 201-206
- McGurk MD (1987b) The spatial patchiness of Pacific herring larvae. *Env Biol Fish* 20(2): 81-89
- Meekan MG Fortier L (1996) Selection for fast growth during the larval life of Atlantic cod *Gadus morhua* on the Scotian. Shelf. *Mar Ecol Prog Ser* 137: 25-37
- Mertz G Myers RA (1995) Estimating the predictability of recruitment. *Fish Bull* 93: 657-665
- Metcalfe NB Wright PJ Thore JE (1992) Relationships between social status, otolith size at first feeding and subsequent growth in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J Anim Ecol* 61: 585-589
- Methot RD (1981) Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobranchius leucopsarus*. *Rapp P-v Reun. Cons IntExplor Mer* 178: 424-431
- Methot RD Kramer D (1979) Growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the sea. *Fish Bull US* 77: 413-423
- Mikhailov KR (1993) Sex maturation of the young of the year anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), off the Bulgarian Black Sea coast in August 1987. (unpublished manuscript)
- Mikhman AS Tomanovich LV (1978) The feeding of the Azov anchovy, *Engraulis encrasicolus maeoticus*. *J Ichtyol* 17: 240-244
- Milton DA Blaber SJM Rawlinson NJF (1994a) Reproductive biology and egg production of three species of Clupeidae from Kiribati, tropical central Pacific. *Fish Bull* 92: 102-121
- Milton DA Blaber SJM Rawlinson NJF (1994b) Diet, prey selection and their energetic relationship to reproduction in the tropical herring *Herklotsichthys quadrimaculatus* in Kiribati, Central Pacific. *Mar Ecol Prog Ser* 103: 239-250
- Morales-Nin B Pertierra JP (1990) Growth rates of the anchovy *Engraulis encrasicolus* and the sardine *Sardina pilchardus* in the northwestern Mediterranean Sea. *Mar Biol* 107: 349-356
- Morishita M (1959) Measuring the dispersion of individuals and analysis of the distributed patterns. *Mem Fac Sci Kyushu Univ, Ser. E, 2*: 215-235
- Morse WW (1989) Catchability, growth, and mortality of larval fishes. *Fish Bull* 87: 417-446
- Mosegaard H Titus R (1987) Daily growth rate of otoliths in yolk sac fry of two salmonid species at five different temperature. In: Kullander SO Fernholm B (eds) *Proceedings of the 5th European Conference in Ichthyology, Stockholm 1985*. Swedish Museum of Natural History, Stockholm, p 221-227
- Mosegaard H Svedang H Taberman K (1988) Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) as an effect of differences in temperature response. *Can J Fish Aquat Sci* 45: 1514-1524
- Moser HG (1981) Morphological and functional aspects of marine fish larvae. In: Lasker R (ed) *Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries*. University of Washington Press, Seattle, p 89-131
- Moser HG (ed) (1996). *The early stages of fishes in the California Current region*. CalCOFI Atlas No 33, p 1505

- Moser HG Ahlstrom EH (1985) Staging Anchovy Eggs. In: Lasker R (ed.) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Rep NMFS 36: 37-41
- Moser HG Smith PE (1993) Larval fish assemblages and oceanic boundaries. Bull Mar Sci 53(2): 283-289
- Moser HG Smith PE Eber LE (1987) Larval fish assemblages in the California Current region, 1954-1960, a period of dynamic environmental change. CalCOFI Rep 28: 97-127
- Motos L (1996) Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). Sci Mar 60 (Suppl 2): 195-207
- Motos L Santiago J (1990) An Egg production estimate of the biomass of Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in 1989. ICES CM 1990/H:26
- Motos L Uriarte A (1991) An egg production estimate of biomass of the Bay of Biscay anchovy in 1990. ICES CM 1991/H:32
- Motos L Santiago J Uriarte A (1991) Assessment of spawning biomass of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.) using the Daily Egg Production Method. ICES CM 1991/H:33
- Motos LA Uriarte A Valencia V (1996) The spawning environment of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) Sci Mar 60 (Suppl 2): 117-140
- Munk P Heath M Skaarup B (1991) Regional and seasonal differences in growth of larval North Sea herring (*Clupea harengus* L.) estimated by otolith microstructure analysis. Cont Shelf Res 11: 641-654
- Murray J Hjort J (1912) The depths of the ocean; a general account of the modern science of oceanography based largely on the scientific researches of the norwegian streamer 'Michael sars' in the North Atlantic. Macmillan London
- Muzinic R (1956) Quelques observations sur la sardine, l' anchois et le maquereau des captures au chalut dans l' Adriatique. Acta Adriat 7 (13): 1-39
- Myers RA Cadigan NG (1993a) Is juvenile natural mortality in marine demersal fish variable? Can J Fish Aquat Sci 50: 1591-1598
- Myers RA Cadigan NG (1993b) Density-dependent juvenile mortality in marine demersal fish. Can J Fish Aquat Sci 50: 1576-1590
- Myers RA Barrowman NJ (1996) Is fish recruitment related to spawner abundance? Fish Bull 94: 707-724
- Myers RA Mertz G Bishop CA (1994) Cod spawning in relation to physical and biological cycles of the northern Northwest Atlantic. Fish Oceanogr L2; 3-4: 154-165
- Myers RA Barrowman NJ Hutching JA Rosenberg AA (1995) Population dynamics of exploited fish stocks at low population levels. Science 269: 1106-1109
- Myers RA Hutchings JA Barrowman NJ (1996) Hypotheses for the decline of cod in the North Atlantic. Mar Ecol Prog Ser 138: 293-308
- Nagahama Y (1983) The functional morphology of teleost gonads. In: Hoar WS Randall DJ Donaldson EM (eds) Fish Physiology. Vol. IX: Reproduction. Academic Press: New York, p 223-75
- Neilson JD Geen GH (1982) Otoliths of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) daily growth increments and factors influencing their production. Can J Fish Aquat Sci 39: 1340-1347
- Neilson JD Geen GH (1985) Effects of diel temperature cycles on otolith increment formation in juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) Fish Bull US, 83: 91-101
- Neilson JD Chan B Geen GH (1985) Variability in dimensions of salmonid otolith nuclei-implications for stock identification and microstructure interpretation. Fish Bull US 83: 81-89
- Nichols JH (1971) Pleuronctidae. Fiches d' identification des oeufs et larves de poissons Nos. 4-6, 18
- Niermann U Bingel F Gorban A Gordina AD Gucu AC Kideys AE Konsulov A Radu G Subbotin AA Zaika VE (1992) Distribution of anchovy eggs and larvae (*Engraulis encrasicolus* Cuv.) in Black Sea in 1991-1992. ICES J Mar Sci 51: 395-406
- Nikolsky GV (1963) The ecology of fishes. Academic Press, Lond and NY
- Norcross BL Shaw RF (1984) Oceanic and estuarine transport of fish eggs and larvae: a review. Trans Am Fish Soc 113: 153-165
- Norton SF Luczkovitch JJ Motta PJ (1995) The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. Env Biol Fish 44: 287-304
- O'Connell CP (1980) Percentage of starving northern anchovy *Engraulis mordax*, larvae in the sea as estimated by histological methods. Fish Bull US 78(2): 475-489
- O'Connell CP Paloma PA (1981) Histochemical indications of liver glycogen in samples of emaciated and robust larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish Bull US 79: 806-812

- Οικονόμου Α (1977) Μελέτη στο ιχθυοπλαγκτό των κόλπων Παγασητικού και Θερμαϊκού με ιδιαίτερη έμφαση στη σαρδέλα (*Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792)). Επαγγελματικών ενδεικτικών εις την ωκεανογραφία. Πανεπιστήμιο Αθηνών, σελ 80
- Olivar MP (1987) Ichthyoplankton assemblages off northern Namibia. In: Payne AIL Gulland JAA Brink KH (eds) The Benguela and comparable ecosystems. S Afr J Mar Sci 5: 627-643
- Owen RC (1989) Microscale and finescale variations of small plankton in coastal and pelagic environments. J Mar Res 47: 197-240
- Owen RC Lo NCH Butler JL Theilacker GH Alvarino A Hunter JR Watanabe Y (1989) Spawning and survival patterns of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, in contrasting environments-A site-intensive study. Fish Bull US 87: 673-688
- Paine MD Balon EK (1984) Early development of the rainbow darter, *Etheostoma caeruleum*, according to the theory of saltatory ontogeny. Env Biol Fish 11: 277-299
- Palmer AR (1994) Fluctuating asymmetry analyses: a primer. In: Markow TA. (ed) Developmental instability: its origins and evolutionary implications. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, p 335-364
- Palmer AR Strobeck C (1992) Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. Acta Zool Fenn 191: 57-72
- Palomera I (1989) Primeras Faces del Desarrollo de la Anchoa (*Engraulis encrasicolus*) en la Costa Catalana. PhD Thesis, University of Barcelona
- Palomera I (1991) Vertical distribution of eggs and larvae of *Engraulis encrasicolus* in stratified waters of the western Mediterranean. Mar Biol 111: 37-44
- Palomera I (1992) Spawning of anchovy *Engraulis encrasicolus*, in the North-Western Mediterranean relative to hydrographic features in the region. Mar Ecol Prog Ser 79: 215-223
- Palomera I Leonard J (1989) Field mortality estimates of anchovy larvae, *Engraulis encrasicolus*, in the western Mediterranean. J Fish Biol 35(Suppl A): 133-138
- Palomera I Sabates A (1990) Co-occurrence of *Engraulis encrasicolus* and *Sardinella aurita* eggs and larvae in the western Mediterranean. Sci Mar 54(1): 61-67
- Palomera I Pertierra JP (1993) Anchovy spawning biomass estimate by the daily egg production method in 1990 in the Western Mediterranean Sea. Sci Mar 57: 243-251
- Palomera I Morales-Nin B Leonard J (1988) Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicolus*, in the Western Mediterranean Sea. Mar Biol 99: 283-291
- Pannella G (1971) Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science 173: 1124-1127
- Δάδααής ×Å (1998) Óðìäïëñ ññ ìελέτη της οικολογίας του ιχθυοπλαγκτού στον κόλπο της Κισσάμου (ΒΔ Κρήτη). Διδακτορική Διατριβή. Πανεπιστήμιο Πατρών
- Parker K (1980) A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. Fish Bull US 78: 541-544
- Parrish RH Nelson CS Bakun A (1981) Transport mechanisms and reproductive success of fishes in the California Current. Biol Oceanog 1: 175-203
- Parrish RH Mallicoate DL Klingbeil RA (1986) Age dependent fecundity, number of spawnings per year, sex ratio, and maturation stages in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish Bull 84(3): 503-517
- Pavlovskaja RM (1961) La survie des larves de l'anchois de la mer Noir en fonction de leur alimentation. Rapp Comm Int Mer Medit 16: 345-350
- Peebles EB Hall JR Tolley SG (1996) Egg production by the bay anchovy *Anchoa mitchilli* in relation to adult and larval prey fields. Mar Ecol Prog Ser 131: 61-73
- Penney RW Evans GT (1985) Growth histories of larval redbfish (*Sebastes* spp.) on an offshore Atlantic fishing bank determined by otolith increment analysis. Can J Fish Aquat Sci 42: 1452-1464
- Pennington M (1983) Efficient estimators of abundance, for fish and plankton surveys. Biometrics 39: 281-286
- Pennington M (1996) Estimating the mean and variance from highly skewed marine data. Fish Bull 94: 498-505
- Perez N Garcia A Lo NCH Franco C (1989) The egg production method applied to the spawning biomass estimation of sardine (*Sardina pilchardus* Walb.) In the North-Atlantic Spanish coasts. ICES CM 1989/H:23
- Perry RI Smith SJ (1994) Identifying Habitat Associations of Marine Fishes Using Survey Data: An Application to the Northwest Atlantic. Can J Fish Aquat Sci 51: 589-602

- Peterman RM Bradford MJ Lo NCH Methot RD (1988) Contribution of early life stages to interannual variability in recruitment of northern anchovy (*Engraulis mordax*). Can J Fish Aquat Sci 45: 8-16
- Petersen CGJ (1906) On the larval and postlarval stages of some Pleuronectidae ([Pleuronectes], [Zeugopterus]). Meddr Kommm Havunders., Ser. Fiskei 2(1): 1-10
- Picquelle SJ Megrey BA (1993) A preliminary spawning biomass estimate of Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Shelikof Strait, Alaska based on the annual egg production method. Bull Mar Sci 53(2): 728-749
- Picquelle SJ Hewitt RP (1983) The Northern Anchovy Spawning Biomass for the 1982-1983 California Fishing Season. CalCOFI Rep 24: 16-28
- Picquelle SJ Stauffer G (1985) Parameter Estimation for an Egg Production Method of Anchovy Biomass Assessment. In: Lasker R (ed) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Technical Rep. NMFS 36: 7-16
- Pielou EC (1977) Mathematical ecology. J. Wiley and Sons, New York
- Pimentel RA (1979) Morphometrics: The multivariate analysis of biological data. Kentall/Hunt Publishing Co, Dubugue, Iowa
- Planas A Vives F (1951) Sobre la puesta de la anchoa *Engraulis encrasicolus* L. in el Levante espanol. Publ Inst Biol apl, Barcelona, 9: 119-130
- Poulos SE Drakopoulos PG Collins MB (1997) Seasonal variability in sea surface oceanographic conditions in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean): an overview. J Mar Sys 13: 225-244
- Powles H Markle DF (1984) Identification of larvae. In: Moser HG Richards WJ Cohen DM Fahay MP Kendall AW Jr. Richardson SL (eds) Ontogeny and systematics of fishes. Am Soc Ichth. Herpetol. Spe Publ No1: 31-33
- Priede IG Watson JJ (1993) An Evaluation of the Daily Egg Production Method for Estimating Biomass of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*). Bull Mar Sci 53: 891-911
- Raffaele F (1888) Le uova galleggianti e le larve dei Teleostei nel Golfo di Napoli. Mitt Zool Stat Neapel 8(1): 1-84
- Rakocinski CF Lyczkowski-Shultz J Richardson SL (1996) Ichthyoplankton assemblages structure in Mississippi Sound as revealed by canonical correspondence analysis. Estuar Coast Shelf Sci 43: 237-257
- Re P (1977) The eggs and planktonic stages of Portuguese marine fishes. 1-Ichthyoplankton from the coast of Algarve (May 1977). Arquivos do Museu Bocaque (2a serie) 7(3): 23-51
- Re P (1987) Ecology of the planktonic phase of the anchovy *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus) 1758, within Mira Estuary (Portugal). Inv Pesq 51: 581-598
- Regner S (1971) Feeding of anchovy postlarvae, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), in the Middle Adriatic. Ekologija 6: 157-164
- Regner S (1972) Contribution to the study of the ecology of the planktonic phase in the life history of the anchovy in the central Adriatic. Acta Adriat 14(9): 1-40
- Regner S (1980) On semigraphic estimation of Gompertz function and its application on fish growth. Acta Adriat 21: 227-236
- Regner S (1985) Ecology of planktonic stages of the anchovy *Engraulis encrasicolus* (L. 1758), in the central Adriatic. Acta Adriat 26(1): 1-113
- Regner S (1996) Effects of environmental changes on early stages and reproduction of anchovy in the Adriatic Sea. Sci Mar 60(Suppl 2): 167-177
- Reid JL (1967) Oceanic environments of the genus *Engraulis* around the world. CalCOFI Rep 11: 26-33
- Reznick D Lindbeck E Bryga H (1989) Slower growth results in larger otoliths: an experimental test with guppies (*Poecilia reticulata*). Can J Fish Aquat Sci 46: 108-112
- Ribeiro R Reis J Santos C Goncalves F Soares AMVM (1996) Spawning of Anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mondego Estuary, Portugal. Estuar Coast Shelf Sci 42: 467-482
- Richardson SL Percy WG (1977) Coastal and oceanic fish larvae in an area of upwelling off Yaquina Bay, Oregon. Fish Bull US 75: 125-145
- Richardson SL Laroche JL Richardson MD (1980) Larval fish assemblages and associations in the northeast Pacific Ocean along the Oregon coast, winter-spring 1972-1975. Estuar Coast Mar Sci 11: 671-699
- Ricker WE (1954) Stock and recruitment. J Fish Res Board Can 11: 559-623
- Ricker WE (1975) Computation and interpretation of biological statistics of population. J Fish Res Board Can 191: 1-382

- Rilling GC Houde ED Trice TM (1995) Temporal and spatial variability in the distribution and dynamics of bay anchovy (*Anchoa mitchilli*) early life stages in the Chesapeake Bay. ICES CM 1995/L:24
- Rothschild BJ Osborn TR (1988) Small-scale turbulence and plankton contact rates. J Plankton Res 10(3): 465-474
- Roule L Angel F (1930) Larves et alevins de poissons provenant des Croiseries du Prince Albert Ier de Monaco. Resultat des campagnes scientifique, Prince Albert I, 79: p 148
- Russel FS (1976) The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Academic Press, London
- Sabates A (1990a) Distribution pattern of larval fish populations in the Northwestern Mediterranean. Mar Ecol Prog Ser 59: 75-82
- Sabates A (1990b) Changes in the Heterogeneity of Mesoscale Distribution Patterns of Larval Fish Associated with a Shallow Coastal Haline Front. Estuar Coast Shelf Sci 30: 131-140
- Sabates A Maso M (1992) Unusual larval fish distribution pattern in a coastal zone of the western Mediterranean. Limnol Oceanogr 37(6): 1252-1260
- Sabates A Olivar MP (1996) Variation of larval fish distributions associated with variability in the location of a shelf-slope front. Mar Ecol Prog Ser 135: 11-20
- Sabates A Gili JM Pages F (1989) Relationship between zooplankton distribution, geographic characteristics and hydrographic patterns off the Catalan coast (Western Mediterranean). Mar Biol 103: 153-159
- Sagnes P Gaudin P Statzner B (1997) Shifts in morphometrics and their relation to hydrodynamic potential and habitat use during grayling ontogenesis. J Fish Biol 50: 846-858
- Sanchez R Pajaro M Macchi G (1996) The application of the Daily Egg Production Method to the assesment of the SW Atlantic anchovy, (*Engraulis anchoita*), spawning biomass off Argentina. ICES CM 1996/H:29
- Sandlund OT Naesje TF Jonsson B (1992) Ontogenetic changes in habitat use by whitefish, *Coregonus lavaretus*. Env Biol Fish 33: 341-349
- Santander H Alheit J Smith PE (1984) Estimacion de la biomasa de la poblacion desovante de la anchoveta peruana, *Engraulis ringens* en 1981 por aplicacion del Metodo de Huevos. Inst Mar del Peru, Bol 8(6): 213-250
- Santiago J (1988) Contribution to the knowledge of the egg phase of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Bay of Biscay. ICES CM 1988/H:11
- Santiago J Sanz A (1989) Egg production of the Bay of Biscay anchovy in 1987 and 1988, and spawning stock size estimates. ICES CM 1989/H:25
- Santiago J Sanz A (1992) Daily fecundity of the Bay of Biscay anchovy *Engraulis encrasicolus* (L.), population in 1988. Bol Inst Esp Oceanogr 8: 215-224
- Sanz A Uriarte A (1989) Reproductive cycle and batch fecundity of the Bay of Biscay anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in 1987. CalCOFI Rep 30: 127-135
- Saville A (1956) Eggs and larvae of haddock (*Gadus aeglefinus* L.) at Faroe. Mar Res Scotland, 1-27
- Saville A (1964) Estimation of the abundance of a fish stock from egg and larval surveys. Rapp P-v Reun Cons int Explor Mer 153: 164-170
- Schmidt EJ (1905) On the larval and post-larval development of fishes. Meddr Kommn Havunders Ser: Fisk 1(4) 2(3) 2(4)
- Schmidt-Nielsen K (1984) Scaling, why is animal size so important? Cambridge University Press, Cambridge
- Schweigert JF (1993) A review and evaluation of methodology for estimating Pacific herring egg deposition. Bull Mar Sci 53(2): 818-841
- Secor DH Dean JM (1989) Somatic growth effects on the otolith-fish size relationship in young pond-reared striped bass, *Morone saxatilis*. Can J Fish Aquat Sci 46: 113-121
- Secor DH Dean JM Laban EH (1991) Manual for otolith removal and preparation for microstructural examination. Electric Power Research Institute and the Belle W. Baruch Institute for marine Biol Coast Res pp 85
- Selman K Wallace RA (1989) Cellular aspects of oocyte growth in teleosts. Zool Sci 6(2): 11-31
- Sempeski P Gaudin P (1995a) Habitat selection by grayling-I. Spawning habitats. J Fish Biol 47: 256-265
- Sempeski P Gaudin P (1995b) Habitat selection by grayling-II. Preliminary results on larval and juvenile daytime habitats. J Fish Biol 47: 345-349
- Sette OE Ahlstrom EH (1948) Estimations of abundance of the eggs of the Pacific pilchard (*Sardinops caerulea*) off Southern California during 1940 and 1941. J Mar Res 7: 511-542

- Shelton PA Armstrong MJ Roel BA (1993) An overview of the application of the daily egg production method in the assessment and management of anchovy in the southeast Atlantic. *Bull Mar Sci* 53(2): 778-794
- Shepherd JG Pope JG Cousens RD (1984) Variations in fish stocks and hypotheses concerning their links with climate. *Rapp P-v Reun Cons Int Explor Mer* 185: 255-267
- Simpson AC (1959a) The spawning of the plaice in the North Sea. *Fish Inv, London, Series 2*, 22: 1-111
- Simpson AC (1959b) The spawning of the plaice (*Pleuronectes platessa*) in the Irish sea. *Fish Inv, London, Series 2*, 22: 1-30
- Sinclair M (1988) *Marine Populations: an Essay on Population Regulation and Speciation*. University of Washington Press, Seattle, Washington
- Sinovic G (1978) On the ecology of anchovy, *Engraulis encrasicolus* (L.), in the central Adriatic. *Acta Adriat* 19(2): 3-32
- Sissenwine MP (1984) Why do fish populations vary? In: May RM (ed) *Exploitation of Marine Communities*, Springer-Verlag, New York, p 59-94
- Smith PE (1973) The mortality and dispersal of sardine eggs and larvae. *Rapp P-v Reun Cons int Explor Mer* 164: 282-292
- Smith PE (1981) Larval anchovy patchiness. In: Lasker R (ed) *Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries*. University of Washington Press, Seattle, p 22-31
- Smith PE (1985) Year class strength and survival of 0-group clupeoids. *Can J Fish Aquat Sci* 42(Suppl 1): 69-82
- Smith PE SL Richardson (1977) Standard techniques for pelagic fish eggs and larval surveys . *FAO Fish Tech Pap* 175: 1-107
- Smith PE Hewitt RP (1985a) Sea survey design and analysis for an egg production method of anchovy biomass assessment. In: Lasker R (ed) *An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish : Application to the northern anchovy, Engraulis mordax*. US Dep Commer, NOAA Tech Rep NMFS 36: 17-26
- Smith PE Hewitt RP (1985b) Anchovy egg dispersal and mortality as inferred from close-interval observations. *CalCOFI Rep* 26: 97-110
- Smith CL Tyler JC Stillman L (1987) Inshore ichthyoplankton: a distinctive assemblage? *Bull Mar Sci* 41: 432-440
- Smith PE Santander H Alheit J (1989) Comparison of the mortality rates of Pacific sardine, *Sardinops sagax*, and Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*, eggs off Peru. *Fish Bull US* 87: 497-508
- Sokal RR Rohlf FJ (1981) *Biometry*. 2nd ed. W.H. Freeman and Co., San Francisco, CA.
- Solemdal P (1997) Maternal effects-a link between the past and the future. *J Sea Res* 37: 213-227
- Σωμαράκης Σ (1993) Συμβολή στη μελέτη των πλαγκτονικών σταδίων του γαύρου στο Αιγαίο. *Μεταπτυχιακή διατριβή*. Πανεπιστήμιο Κρήτης, σελ 85
- Σωμαράκης Σ (1994) Αναπαραγωγή. Μέθοδοι Εκτίμησης της ανάπτυξης των γονάδων στους τελεόστεους. *Σημειώσεις Εργαστηρίων Ιχθυολογίας*. Παν/μιο Κρήτης. όαε 23
- Somarakis S Tsimenides N (1997) A Daily Egg Production Biomass Estimate of the Northern Aegean anchovy stock. *Ozeanografika* 2: 133-148
- Somarakis S Kostikas I Peristeraki N Tsimenides N (1997a) Fluctuating asymmetry in the otoliths of larval anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and the use of developmental instability as an indicator of condition in larval fish. *Mar Ecol Prog Ser* 151: 191-203
- Somarakis S Kostikas I Tsimenides N (1997b) Fluctuating asymmetry in the otoliths of larval fish as an indicator of condition. Conceptual and methodological aspects. *J fish Biol* 51(Suppl A): 30-38
- Σωμαράκης Σ Μαχιάς Α Καπανταγάκης Α Τσιμενίδης Ν (1997α) Εφαρμογή της μεθόδου της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (ΜΗΠΑ) για την εκτίμηση του αποθέματος γαύρου του Βορείου Αιγαίου κατά τον Ιούνιο του 1995. *Πρακτικά 5ου Πανελληνίου Συμποσίου Ωκεανογραφίας & Αλιείας*, Τόμος ΙΙ: 43-46
- Σωμαράκης Σ Περιστεράκη Ν Τσιμενίδης Ν (1997β) Μικροδομή των ωτολίθων και αύξηση των νυμφών του γαύρου (*Engraulis encrasicolus*) στο Βόρειο Ευβοϊκό κόλπο. *Πρακτικά 5ου Πανελληνίου Συμποσίου Ωκεανογραφίας & Αλιείας*, Τόμος ΙΙ: 51-54
- Somarakis S Catalano B Tsimenides N (1998) Catchability and retention of larval European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, with bongo nets. *Fish Bull US* 96: 917-925
- Somarakis S Maraveya E Tsimenidis N (1999) A multispecies ichthyoplankton in epipelagic species. Does it have an intrinsic adaptive function? (Submitted for publication)

- Somerton DA Kobayashi DR Landgraf KC (1993) Stock assessment of Nehu, *Engrasicholina purpurea*, using the egg production method. Bull Mar Sci 53(2): 768-777
- Southward AJ Demir N (1974) Seasonal changes in dimensions and viability of the developing eggs of the Cornish pilchard (*Sardina pilchardus* Walb.) off Plymouth. In: Blaxter JHS (ed) The Early Life History of Fish. Spriger-Verlag, New York, p 53-68
- Specchi M (1968) Observations preliminaires sur l' hyponeuston du Golfe du Trieste. Rapp et Proc-Verb, CIESMM,19(3): 491-494
- Stauffer GD Picquelle SJ (1980) Estimates of the 1980 spawning biomass of northern anchovy. Natl Mar Fish Serv, Southwest Fish Cent, La Jolla, CA, Admin Rep LJ-80-09, p 41
- Stauffer GD Picquelle SJ (1985) Procedures for Sorting, Staging, and Ageing Eggs. In: Lasker R (ed) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. NOAA Techn Rep. NMFS 36: 33-35
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford Univ. Press, New York
- Stergiou KI (1986a) On the anchovy and pilchard fishery in Greek waters, 1964-1982 Rapp Comm Int Mer Medit 30: 241
- Stergiou KI (1986b) On the assessment of the pelagic fishery resources in Greek waters. Rapp Comm Int Mer Medit 30: 241
- Stergiou KI (1989) Modeling and forecasting the fishery of pilchard, *Sardina pilchardus* in Greek waters using ARIMA time series models. J Cons Int Explor Mer 46: 16-23
- Stergiou KI (1990) A seasonal autoregressive model of the anchovy *Engraulis encrasicolus* fishery in the eastern Mediterranean. Fish Bull US 88(2): 411-414
- Stergiou KI (1991) Describing and forecasting the sardine-anchovy complex in the eastern Mediterranean using vector autoregressions. Fish Res 11: 193-204
- Stergiou KI (1992) Variability of monthly catches of anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Aegean Sea. Fish Bull US 90: 211-215
- Stergiou KI Georgopoulos D (1993) The distribution of phytoplankton pigments and the fishery of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Hellenic Seas. Naga 16(2): 34-37
- Stergiou KI Pollard DA (1994) A spatial analysis of the commercial fisheries catches from the Greek Aegean Sea. Fish Res 20: 109-135
- Stergiou KI Papaconstantinou C Kleanthous M Fourtouni A (1993) The relative abundance and distribution of small pelagic fishes in the Aegean Sea. Fres Envir Bull. 2: 357-62
- Stergiou KI Christou ED Georgopoulos D Zenetos A Souvermezoglou C (1997) The Hellenic Seas: physics, chemistry, biology and fisheries. Oceanogr Mar Biol Ann Rev 35: 415-538
- Sudby S Fossum P (1990) Feeding conditions of Arcto-Norwegian cod larvae compared with the Rothschild-Osborn theory on small-scale turbulence and plankton contact rates. J Plankton Res 12: 1153-1162
- Suthers IM Frank KT (1991) Comparative persistence of marine fish larvae from pelagic versus demersal eggs off southwestern Nova Scotia, Canada. Mar Biol 108: 175-184
- Suthers IM Frank KT Campana SC (1989) Spatial comparison of recent growth in post-larval cod (*Gadus morhua*) in south-western Nova Scotia: inferior growth in a presumed nursery area. Can J Fish Aquat Sci 46(Suppl 1): 13-124
- Suthers IM Fraser A Frank KT (1992) Comparison of lipid, otolith and morphometric condition indices of pelagic juvenile cod *Gadus morhua* from the Canadian Atlantic. Mar Ecol Prog Ser 84: 31-40
- Swain DP Kramer DL (1995) Annual variation in temperature selection by Atlantic cod *Gadus morhua* in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada, and its relation to population size
- Taft BA (1960) A statistical study of the estimation of abundance of sardine (*Sardinops caerulea*) eggs. Limnol Oceanogr 5: 254-264
- Taggart CT Frank KT (1990) Perspectives on larval fish ecology and recruitment processes. Probing the scales of relationships. In: K Sherman Alexander CM Gollid BD (eds) Large ecosystems: patterns, processes and yields. Am Ass Adv Sci, Wash. DC, p 151-164
- Tanasichuk RW Ware DM (1987) Influence of interannual variations in winter sea temperature on fecundity and egg size in Pacific herring (*Clupea harengus pallasi*). Can J Fish Aquat Sci 44: 1485-1895
- Theilacker GH (1980) Changes in body measurements of larval northern anchovy *Engraulis mordax* and other fishes due to handling and preservation. Fish Bull US 78: 685-692
- Theilacker GH (1986) Starvation-induced mortality of young sea-caught jack-mackerel, *Trachurus symmetricus*, determined with histological and morphological methods. Fish Bull US 84: 1-17

- Thomas RM (1986) Growth of larval pelagic fish in the south-east Atlantic from daily otolith ring in 1982/83 and 1983/84. S Afr J Mar Sci 4: 61-77
- Thomopoulos A (1954) Sur quelques oeufs planktoniques de teleosteens de lar Baie de Villefranche. Bull Inst Oceanogr (Monaco) 1043: 1-15
- Thomopoulos A (1956) Sur quelques oeufs planktoniques de teleosteens de lar Baie de Villefranche. II. Peches de mois de Septembre. Bull Inst Oceanogr (Monaco) 1072
- Thorrold SR McKinnon AD (1995) Response of larval fish assemblages to a riverine plume in coastal waters of the central Great Barrier Reef lagoon. Limnol Oceanogr 40(1): 177-181
- Thorrold SR Williams DMcB (1989) Analysis of otolith microstructure to determine growth histories in larval cohorts of a tropical herring (*Herklotsichthys castelnaui*). Can J Fish Aquat Sci 46: 1615-1624
- Torres-Villegas JR (1986) Evaluacion de *Sardinops sagax* por el metodo de produccion de huevos, en Bahia Magdalena, B.C.S., Mexico. MSc Thesis CICIMAR-I.P.N., La Paz, B.C.S. Mexico, p 116
- Τσιμενίδης Ν Καραγκίτσου Η (1984) Αλιευτική κατάσταση των αποθεμάτων σαρδέλας και γαύρου στις Ελληνικές θάλασσες. Πρακτικά 1ου Πανελληνίου Συμποσίου Ωκεανογραφίας και Αλιείας, σελ 578-589**
- Tsimenides N Bazigos G Georgakarakos E Kapandagakis A (1995) Distribution of acoustic pelagic fish populations in the northern Aegean Sea. Proceedings of the 1<sup>st</sup> World Fisheries Congress, Athens, p 59-65
- Tsuruta Y Hirose K (1989) Internal regulation and reproduction in Japanese anchovy (*Engraulis japonica*) as related to population fluctuation. Can Spec Pub Fish Aquat Sci 108: 111-119
- Tudela S Palomera I (1995) Microzooplankton and feeding of anchovy larvae in northwestern Mediterranean. Rapp Comm Int Mer Medit 34: 259
- 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
- Ueberschar BFR (1988) Determination of the nutritional condition of individual marine fish larvae by analyzing their proteolytic enzyme activities with a highly sensitive fluorescence technique. Meeresforsch 32: 144-154
- Uriarte A Prouzet P Villamor B (1996) Bay of Biscay and Ibero Atlantic anchovy populations and their fisheries. Sci Mar 60(Suppl 2): 237-255
- Van Cleve R Seymour AH (1953) The production of halibut eggs on the Cape St James spawning bank off the coast of British Columbia 1935-1946. Rep Int Fish Com 19: 1-44
- Varagnolo S (1964a) Calendario di comparse di uova pelagiche di Teleostei marini nel plancton di Chioggia. Arch Oceanogr Limnol 13(2): 240-279
- Varagnolo S (1964b) Variazioni diurne della presenza degli stadi di sviluppo di alcuni Teleostei marini nel plancton di Chioggia. Boll Zool 31(2): 1037-1047
- Varagnolo S (1968) Osservazioni sulla riproduzione dell' *Engraulis encrasicolus* L. (acciuga) dell' Alto Adriatico. Arch Oceanogr Limnol 15: 71-81
- Vucetic T (1957) Quelques observations sur l' ecologie de la ponte de l' anchois (*Engraulis encrasicolus* L.) dans les lacs de l' ile de Mijet. Proc Gen Fish Counc Mediterr 4: 227-233
- Wallace R A Selman K (1981) Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts Am Zool 21: 325-343
- Wallace RA Selman K Greely MS Begovac PC Lin YW McPherson R Petrino TR (1987) Current status of oocyte growth. In: Idler DR Crim LW Walsh JM (eds) International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, Memorial University of Newfoundland, St Johns, p 167-177
- Walline P (1987) Growth and ingestion rates of larval fish populations in the coastal waters of Israel. J Plankton Res 9(1): 91-102
- Wang SB Houde ED (1994) Energy storage and dynamics in bay anchovy *Anchoa mitchilli*. Mar Biol 121: 219-227
- Ware DM (1977) Spawning time and egg size of Atlantic mackerel, *Scomber scombrus*, in relation to the plankton. J Fish Res Board Can 34: 2308-2315
- Werner FE Quinlan JA Blanton BO Luettich RA Jr (1997) The role of hydrodynamics in explaining variability in fish populations. J Sea Res 37: 195-212
- West G (1990) Methods of Assessing Ovarian Development in Fishes: A Review. Austr J Mar Fresh Res 41: 199-222
- Whitehead PJP Bauchot ML Hureau JC Nielsen J Tortonese E (eds) (1986) Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean. Volume I, Unesco, 1987 Paris



- Wooster WS Bailey KM (1989) Recruitment in marine fishes revisited. In: Beamish RJ Mc Farlane GA (eds) Effects of ocean variability on recruitment and an evaluation of parameters used in stock assessment models. Can Spec Publ Fish Aquat Sci 108: 153-159
- Wright PJ (1991) The influence of metabolic rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). J Fish Biol 38: 929-933
- Wright PJ Metcalfe NB Thorpe JE (1990) Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L: evidence against coupling. J Fish Biol 36: 241-249
- Wright SP (1990) The reproductive strategy of *Stolephorus heterolobus* in the south Java Sea. In: Blaber SJM Copland JW (eds) Tuna baitfish in the Indo-Pacific region. Aust Coun Int Agr Res Proc 30: 83-88
- Young PC Leis JM Hausfeld HS (1986) Seasonal and spatial distribution of fish larvae in waters over the north west continental shelf off western Australia. Mar Ecol Prog Ser 31: 209-222
- Zweifel JR Lasker R (1976) Prehatch and posthatch growth of fishes. A general model. Fish Bull US 74: 609-621

## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι

## ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΑΚΗ ΑΝΑΛΥΣΗ ΓΟΝΑΔΩΝ ΓΑΥΡΟΥ

## 1. Παραγωγή ιστολογικών παρασκευασμάτων

Εφαρμόστηκαν κλασσικές ιστολογικές τεχνικές (Clark 1981, Culling et al. 1985, Bancroft et al. 1990, Καλλιανιώτης 1992). Παρακάτω περιγράφονται τα ακριβή βήματα που ακολουθήθηκαν:

*A. Μονιμοποίηση και συντήρηση των γονάδων*

Για τη μονιμοποίηση και τη συντήρηση των γονάδων χρησιμοποιήθηκε διάλυμα φορμόλης 10% ρυθμισμένου με φωσφορικά. Παρόλο που το διάλυμα Bouin, δίνει καλύτερα αποτελέσματα, όσον αφορά στην ποιότητα των ιστολογικών παρασκευασμάτων γονάδων, εν τούτοις δεν είναι πρακτικό για δουλειά ρουτίνας σε σκάφος, διότι οι γονάδες χρειάζονται επανασυντήρηση σε αλκοόλη μετά από 48 ώρες (Hunter 1985). Επιπλέον, οι γονάδες σε Bouin δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν για εκτίμηση της γονιμότητας με τη μέθοδο των ενυδατωμένων ωοκυττάρων (Hunter et al. 1985).

Το διάλυμα συντήρησης παρασκευάστηκε ως εξής (Hunter 1985):

- 16.2 lt απιονισμένο νερό
- 117g διβασικό φωσφορικό νάτριο ( $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ )
- 72g μονοβασικό φωσφορικό νάτριο ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$ )
- 1.8 lt διαλύματος φορμαλδεύδης (37%)

*B. Αφυδάτωση-Διαύγαση-Σκλήνωση*

Για την παραγωγή ιστολογικών τομών με τη χρησιμοποίηση μικροτόμου απαιτείται η έγκλειση του ιστού σε κατάλληλο πολυμερές υλικό, συνήθως παραφίνη ή ρητίνη, διαδικασία που προϋποθέτει τρία διαδοχικά βήματα: την αφυδάτωση, τη διαύγαση και τη σκλήνωση του ιστού.

Κατά τη διαδικασία της αφυδάτωσης αφαιρείται το νερό που υπάρχει στους ιστούς, είναι δε πολύ σημαντική διαδικασία και υπό ιδανικές συνθήκες θα πρέπει να γίνεται βαθμιαία και να είναι παρατεταμένη. Για την αφυδάτωση χρησιμοποιείται συνήθως αιθανόλη, με τελικό αποτέλεσμα την αντικατάσταση του νερού από αιθανόλη.

Η διαύγαση είναι η διαδικασία απομάκρυνσης της αιθανόλης και της αντικατάστασής της από κάποιο διαλύτη ο οποίος να μπορεί να αναμειχθεί με το υλικό σκλήνωσης-έγκλεισης. Η διαδικασία οφείλει το όνομά της στο γεγονός ότι οι ιστοί κατά την εμπότιση με το διαλύτη καθίστανται διαφανείς. Ως διαλύτης χρησιμοποιήθηκε, στη συγκεκριμένη περίπτωση, η ξυλόλη.

Η σκλήνωση (δηλαδή, η εμπότιση του ιστού με ουσία, η οποία να του προσδίδει δύσκαμπτη σύσταση, ώστε να είναι δυνατή η παραγωγή λεπτών τομών με τη μικροτόμο) πραγματοποιήθηκε με τη χρήση παραφίνης. Μετά τη διαύγαση, ο ιστός τοποθετήθηκε σε λειωμένη παραφίνη (σημείο τήξης 54-56 °C) στους 58-60 °C, θερμοκρασία η οποία προκαλεί την εξάτμιση του διαλύτη διαύγασης και αντικατάστασή του από παραφίνη.

Η προετοιμασία των γονάδων για έγκλειση πραγματοποιήθηκε με τη χρησιμοποίηση ιστοκινέτας 12 βημάτων:

<u>Βήματα:</u>	<u>Διάρκεια</u>
1. Διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 30%	60 min
2. Διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 50%	60 min
3. Διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 70%	60 min
4. Διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 95%	60 min
4. Διάλυμα αιθυλικής αλκοόλης 95%	60 min
6. Απόλυτη αιθυλική αλκοόλη	60 min
7. Απόλυτη αιθυλική αλκοόλη	60 min
8. Απόλυτη αιθυλική αλκοόλη	90 min
9. Ξυλόλη	50 min
10. Ξυλόλη	40 min
11. Παραφίνη	120 min
12. Παραφίνη	120 min

*Γ. Έγκλειση*

Μετά το στάδιο της σκλήνωσης, οι ιστοί (διαποτισμένοι με παραφίνη), τοποθετήθηκαν μέσα σε ειδικά καλούπια (κασέτες έγκλεισης) και περιλούστηκαν με καθαρή, λειωμένη παραφίνη. (Ο ιστός παγιδεύεται μέσα στην παραφίνη καθώς αυτή παγώνει και παίρνει το σχήμα του κύβου.)

#### Δ. Παραγωγή τομών

Οι κύβοι παραφίνης τοποθετήθηκαν σε μικροτόμο και παρήχθησαν τομές πάχους 4-6 μm. Καλύτερα αποτελέσματα είχαμε όταν οι κύβοι της παραφίνης ήταν παγωμένοι. Οι τομές τοποθετήθηκαν πάνω σε ζεστό νερό (περίπου 50-52 °C) για να απλώσουν και να "ξεζαρώσουν" και στη συνέχεια τοποθετήθηκαν πάνω σε αντικειμενοφόρους. Οι τελευταίες αφήθηκαν πάνω σε θερμαινόμενη τράπεζα, προκειμένου να εξατμιστούν και τα τελευταία ίχνη νερού. Η χρησιμοποίηση κάποιου πρόσθετου υλικού στερέωσης δεν ήταν απαραίτητη.

#### Ε. Χρώση

Η χρώση έγινε με αιματοξυλίνη και συμπληρωματική χρώση ηωσίνης. Η όξινη συμπτηριακή αιματοξυλίνη κατά Mayer, παρασκευάστηκε ως εξής (Clark 1981):

Αιματοξυλίνη 5g

Απεσταγμένο νερό 700ml

Στυπτηρία αλουμινίου αμμωνίου  $[(\text{NH}_4)_2 \cdot \text{Al}_2(\text{SO}_4)_3] \cdot 4\text{H}_2\text{O}$  50g

Ιωδικό νάτριο ( $\text{NaIO}_3$ ) 0.25g

Μετά τη διάλυση όλων των συστατικών στο νερό προσθέτουμε 300ml γλυκερίνης και 20ml οξικό οξύ.

Το διάλυμα αλκοολούχου Ηωσίνης παρασκευάστηκε ως εξής (Καλλιανιώτης 1992):

- (α) Διάλυμα αποθήκευσης : Ηωσίνη Y 1g  
Απεσταγμένο νερό 20ml  
Αιθυλική αλκοόλη 95% 80ml
- (β) Διάλυμα χρώσης : Διάλυμα αποθήκευσης 1 μέρος  
Αιθυλική αλκοόλη 80% 3 μέρη

Τα συγκεκριμένα βήματα της χρώσης ήταν τα εξής:

- |   |                               |        |
|---|-------------------------------|--------|
| 1. <u>Αποπαραφίνωση με ξυλόλη</u> :   | (α) Ξυλόλη                    | 5min   |
|   | (β) Ξυλόλη                    | 5min   |
| 2. <u>Απομάκρυνση ξυλόλης</u> :   | (γ) Απόλυτη Αιθυλική αλκοόλη  | 5min   |
|   | (δ) Απόλυτη Αιθυλική αλκοόλη  | 5min   |
| 3. <u>Ενυδάτωση</u> :   | (ε) Αιθυλική αλκοόλη 95%      | 2min   |
|   | (στ) Αιθυλική αλκοόλη 95%     | 2min   |
|   | (ζ) Αιθυλική αλκοόλη 70%      | 2min   |
|   | (η) Αιθυλική αλκοόλη 50%      | 2min   |
|   | (θ) Αιθυλική αλκοόλη 30%      | 2min   |
|   | (ι) Απεσταγμένο νερό          | 2min   |
| 4. <u>Χρώση Αιματοξυλίνης</u> :   | (ια) Διάλυμα Αιματοξυλίνης    | 7min   |
| (ιβ) 1% υδροχλωρικό οξύ (8 σταγόνες διαλύματος 1M HCl σε 100ml διαλύματος αιθυλικής αλκοόλης 70%) | (Διαφοροποίηση)               | 10sec  |
|   | (ιγ) Νερό βρύσης              | 10min  |
| 5. <u>Αφυδάτωση</u> :   | (ιδ) Αιθυλική αλκοόλη 30%     | 2min   |
|   | (ιε) Αιθυλική αλκοόλη 50%     | 2min   |
|   | (ιστ) Αιθυλική αλκοόλη 70%    | 2min   |
| 6. <u>Χρώση με ηωσίνη</u> :   | (ιζ) Αιθυλική αλκοόλη 95%     | 5sec   |
|   | (ιη) Διάλυμα Ηωσίνης          | 40sec  |
|   | (ιθ) Αιθυλική αλκοόλη 95%     | 2-3min |
|   | (Διαφοροποίηση)               |        |
| 7. <u>Αφυδάτωση</u> :   | (κ) Απόλυτη Αιθυλική αλκοόλη  | 2-3min |
|   | (κα) Απόλυτη Αιθυλική αλκοόλη | 2-3min |
| 8. <u>Διαύγαση</u> :  | (κβ) Ξυλόλη                   | 2min   |
|   | (κγ) Ξυλόλη                   | 5min   |

Τέλος, κάλυψη τομών με συνθετική ακρυλακρική ρητίνη (Endelan) και τοποθέτηση καλυπτρίδας.

## 2. Μέτρηση της γονιμότητας ομάδας (BATCH FECUNDITY) με τη μέθοδο των ενυδατωμένων ωοκυττάρων

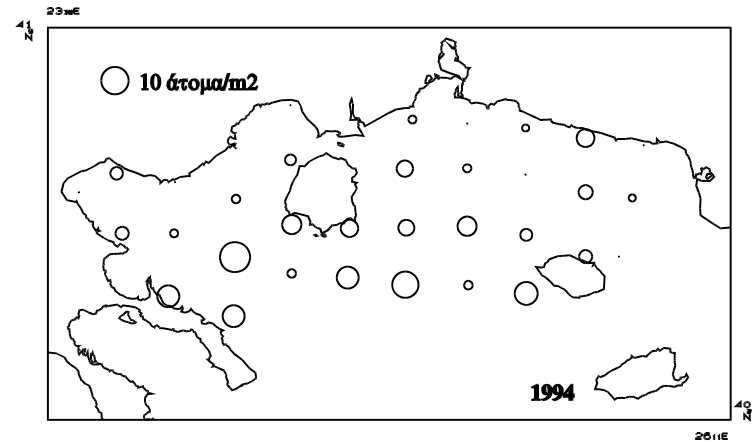
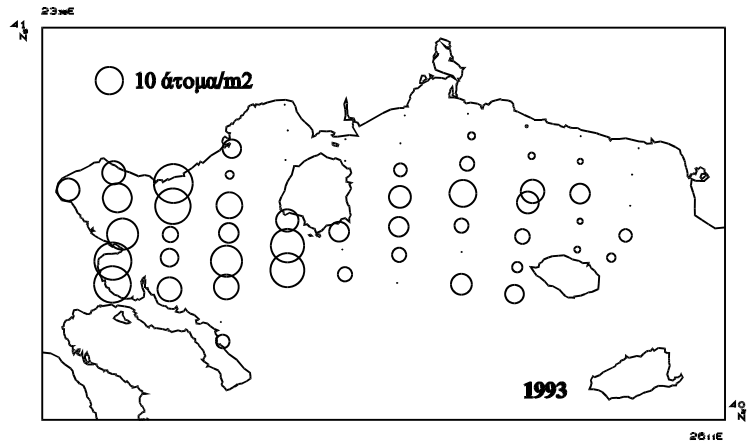
Η μέθοδος είναι βαρυμετρική (gravimetric) στηρίζεται δηλαδή στη χρησιμοποίηση προζυγισμένων υποδειγμάτων γονάδας:

1. Η βασική αρχή είναι η εξής: Μετράται ο αριθμός των ενυδατωμένων ωοκυττάρων σε προζυγισμένα υποδείγματα ιστού από γονάδα συντηρημένη σε φορμόλη. Έπειτα οι μετρήσεις ανάγονται στο συνολικό βάρος της γονάδας, και εκτιμάται ο αριθμός των ενυδατωμένων ωοκυττάρων σ' ολόκληρη τη γονάδα που θεωρείται ότι ισούται με τη γονιμότητα.
2. Πριν την εκτίμηση της γονιμότητας, τα θηλυκά ζυγίζονται με ακρίβεια, αφαιρείται προσεκτικά η γονάδα, ζυγίζεται και αποθηκεύεται σε ατομικό δοχείο που περιέχει διάλυμα φορμόλης. Γονάδες οι οποίες μακροσκοπικά φαίνεται ότι περιέχουν ενυδατωμένα ωοκύτταρα, εξετάζονται στη συνέχεια ιστολογικά για να διαπιστωθεί εάν πράγματι βρίσκονται στο στάδιο της ενυδάτωσης, ή, στο στάδιο της ωορρηξίας. Οι τελευταίες κατά κανόνα χάνουν αβγά μέσα στο δοχείο αποθήκευσης.
3. Τα απαραίτητα υλικά και εξοπλισμός περιλαμβάνουν: μία ζυγαριά (ακρίβειας 0.1 mg), ένα στερεοσκόπιο, ένα μετρητή χειρός, λαβίδες, νυστέρι, υδροβολέα με διάλυμα γλυκερίνης 33% κ.ο., αντικειμενοφόρες πλάκες, καλυπτρίδες, απορροφητικό χαρτί και χαρτί ζυγίσματος.
4. Η γονάδα απομακρύνεται από το συντηρητικό και η εξωτερική υγρασία αφαιρείται στο απορροφητικό χαρτί. Στη συνέχεια λαμβάνονται τρία υποδείγματα ιστού βάρους περίπου 50-100 mg. Όπως και σε άλλα Engaulidae (Hunter 1985) έτσι και στο *Engraulis encrasicolous*, τα ενυδατωμένα ωοκύτταρα διατάσσονται ομοιογενώς μέσα στη γονάδα, δεν υπάρχει δηλαδή διαφορά μεταξύ γοναδικών λοβών (αριστερού ή δεξιού), ή θέσης (κεντρικής, εμπρόσθιας ή οπίσθιας) όσον αφορά στην πυκνότητα των ωοκυττάρων (αριθμός ενυδατωμένων ωοκυττάρων ανά mg γονάδας) (Sanz & Uriarte 1989). Η δικιά μας πρακτική ήταν η λήψη τριών υποδειγμάτων, ενός απ' το εμπρόσθιο, ενός απ' το κεντρικό κι ενός απ' το οπίσθιο τμήμα του ενός γοναδικού λοβού, δεδομένου ότι τμήμα του άλλου λοβού είχε χρησιμοποιηθεί στην ιστολογική εξέταση. Κάθε υπόδειγμα τοποθετείται σε προζυγισμένο κομμάτι χαρτιού ζυγίσματος και λαμβάνεται το βάρος του με ακρίβεια 0.1 mg.
5. Το δείγμα τοποθετείται σε αντικειμενοφόρο πλάκα και καλύπτεται με 3-4 σταγόνες διαλύματος γλυκερίνης. Μετά 10-15 min, με τη βοήθεια της άκρης μιας λαβίδας, ο ιστός διαλύεται και με την επιπλέον προσθήκη 3-4 σταγόνων γλυκερίνης, τα ωοκύτταρα απλώνονται πάνω στην αντικειμενοφόρο και σπεπάζονται με μια καλυπτρίδα.
6. Στη συνέχεια ο συνολικός αριθμός των ωοκυττάρων στο υπόδειγμα μετρούνται με τη βοήθεια στερεοσκοπίου και του μετρητή χειρός. Τα ενυδατωμένα ωοκύτταρα ξεχωρίζουν πολύ εύκολα απ' το μεγάλο τους μέγεθος (>0.8 mm) και τη σχετική διαφάνειά τους.
7. Η γονιμότητα ομάδας υπολογίζεται απ' τον αριθμό των ενυδατωμένων ωοκυττάρων ανά μονάδα βάρους στο υπόδειγμα και το συνολικό βάρος της γονάδας.
8. Η Μέθοδος της Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών απαιτεί την έκφραση της γονιμότητας ως συνάρτηση του βάρους του θηλυκού και όχι του μήκους. Χρησιμοποιείται το βάρος του σώματος χωρίς τη γονάδα διότι τα θηλυκά στο στάδιο της ενυδάτωσης έχουν μεγαλύτερο βάρος απ' ότι το μέσο θηλυκό, εξαιτίας της προσωρινής αλλά σημαντικής αύξησης του βάρους της γονάδας εξαιτίας της ενυδάτωσης.

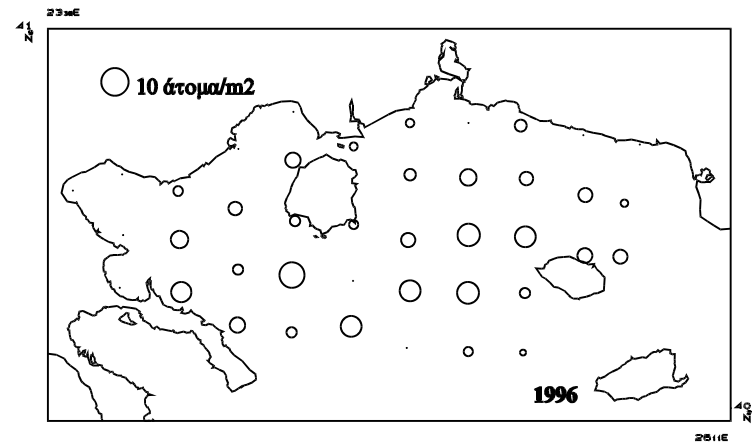
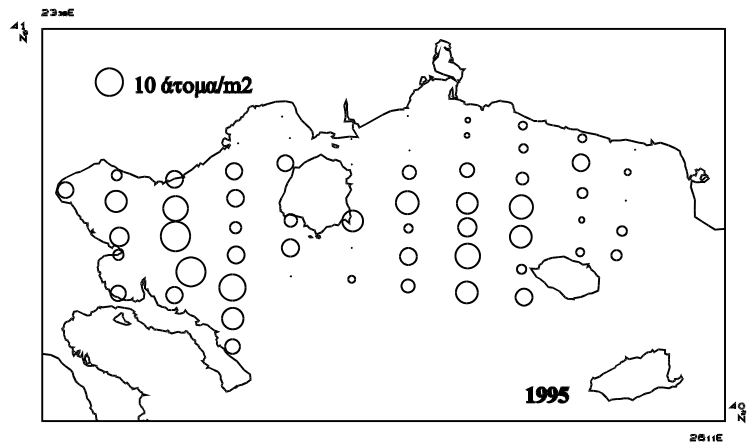
## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙ

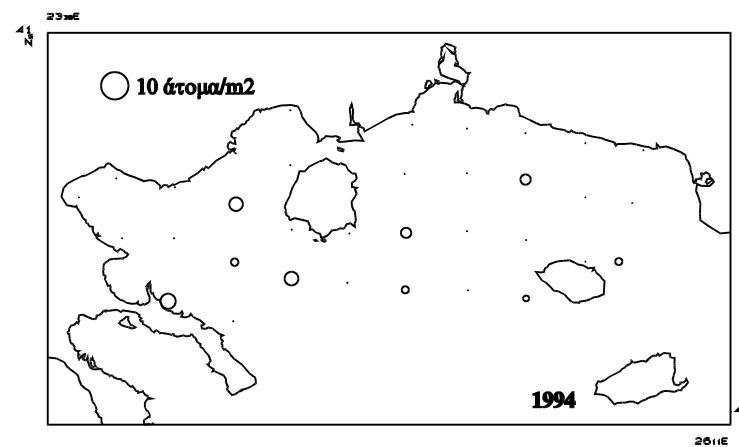
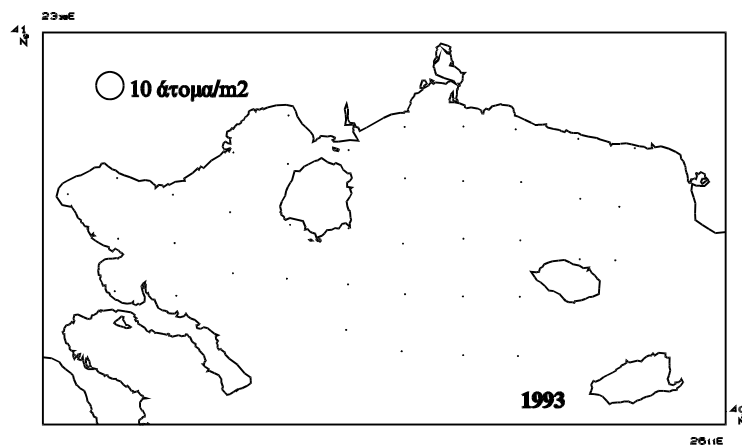
**ΧΑΡΤΕΣ ΚΑΤΑΝΟΜΗΣ  
ΚΑΙ ΑΦΘΟΝΙΑΣ ΤΩΝ  
ΙΧΘΥΟΝΥΜΦΩΝ**

Το παράρτημα αυτό περιέχει τους χάρτες κατανομής και αφθονίας των επικρατών ιχθυονυμφικών taxa, με εξαίρεση το γαύρο, *Engraulis encrasicolus*, του οποίου οι χάρτες κατανομής και αφθονίας παρουσιάζονται λεπτομερώς στο Κεφ. 3. Επικρατή taxa είναι εκείνα με συχνότητα παρουσίας >10% σε τουλάχιστον δύο ταξίδια (έτη). Η αφθονία παριστάνεται με δίσκους, διαμέτρου ανάλογης του λογαρίθμου της αφθονίας, το κέντρο των οποίων βρίσκεται στο στίγμα του σταθμού.

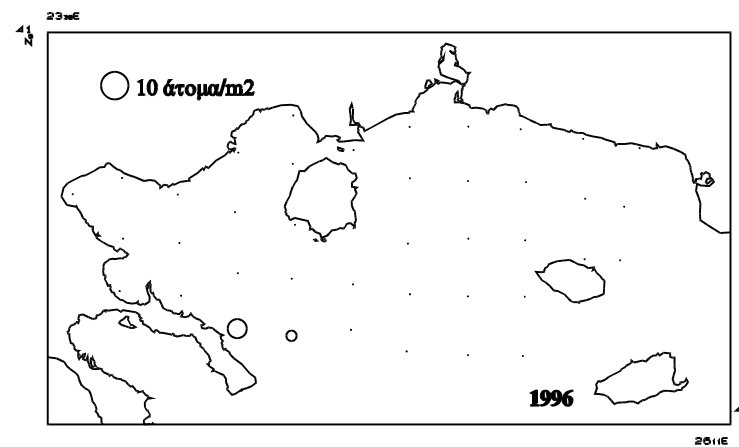
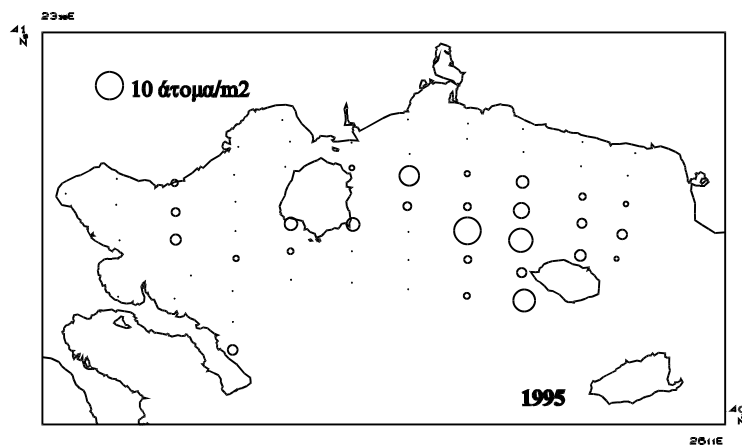


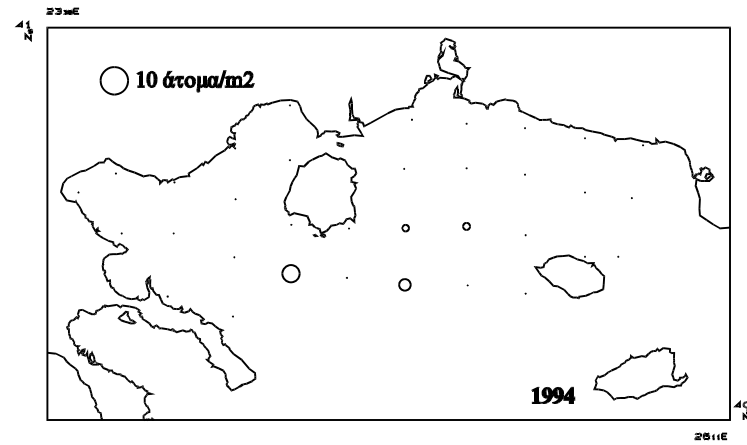
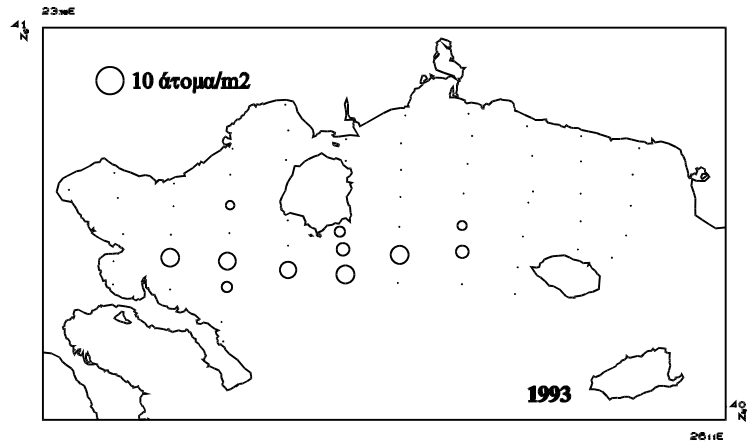
*Arnoglossus spp.*



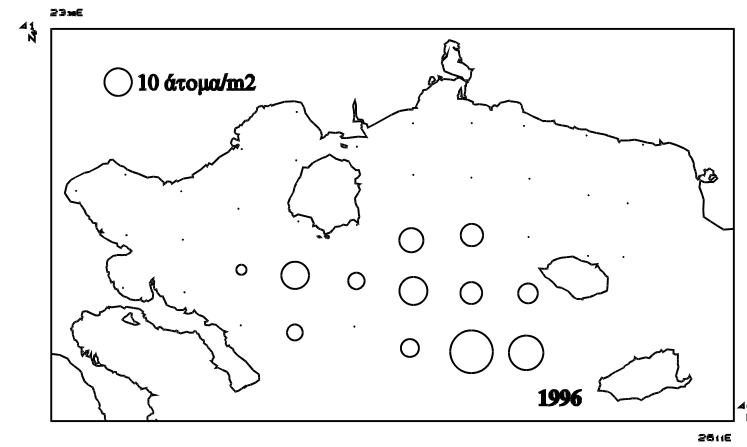
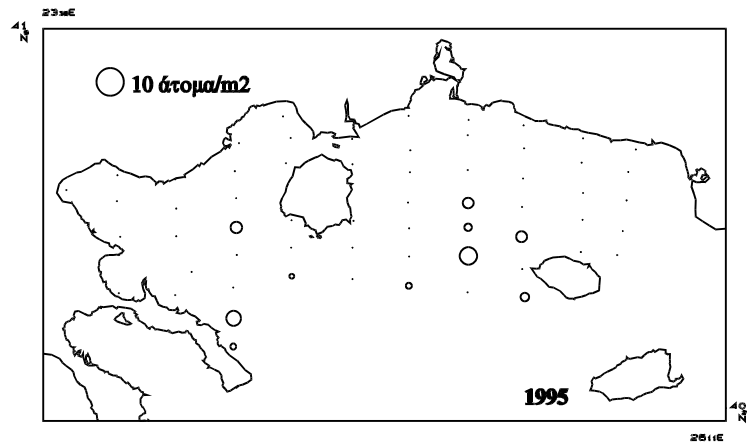


*Auxis rochei*

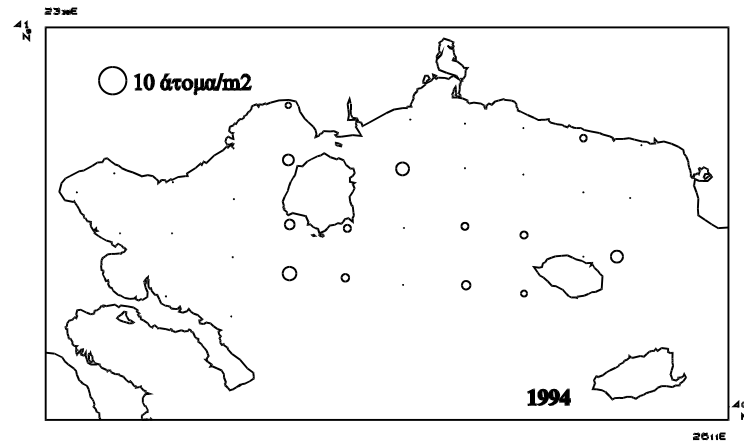
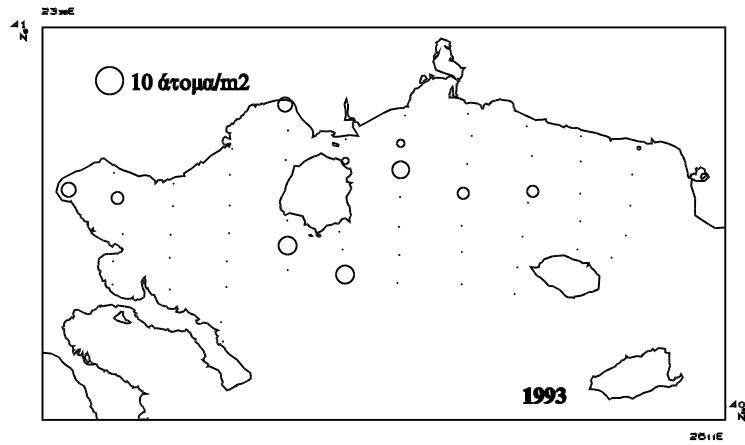




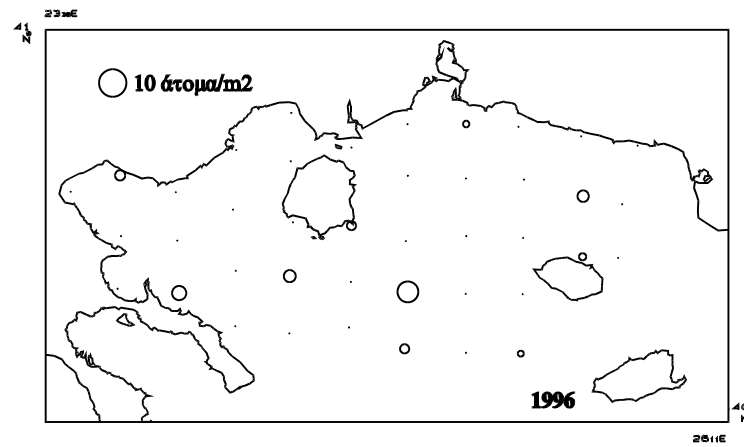
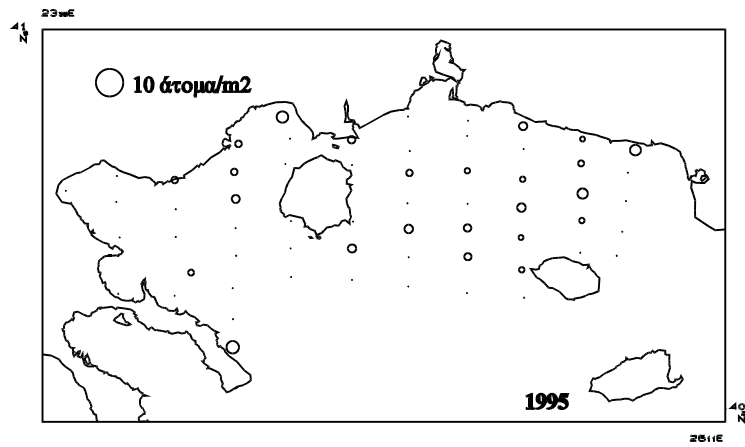
*Benthosema glaciale*

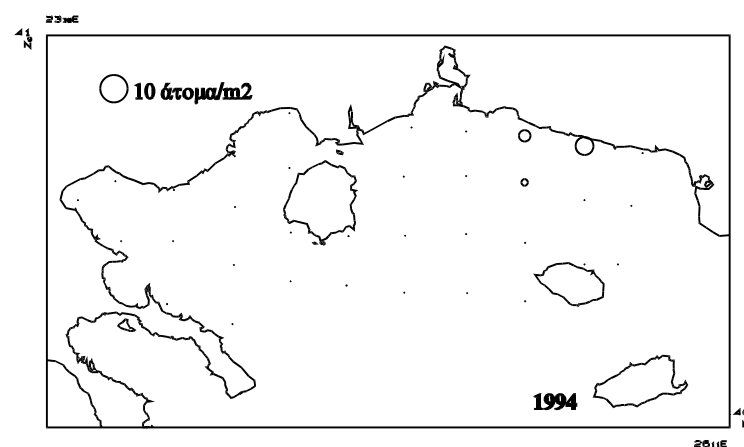
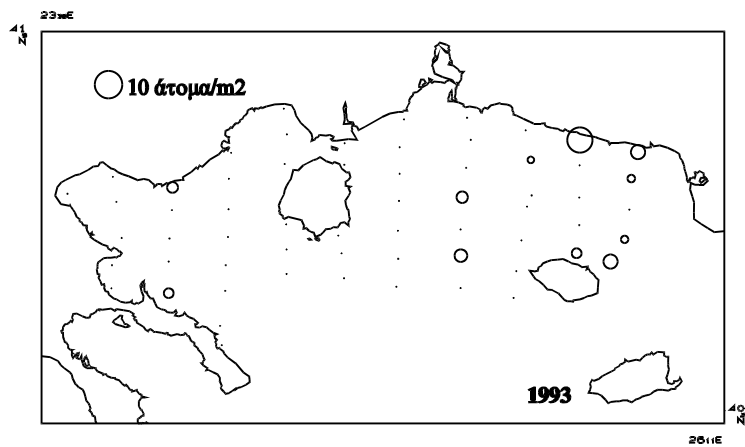




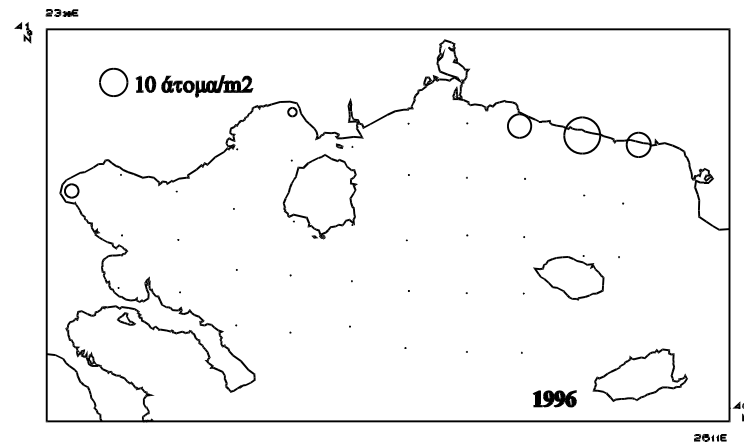
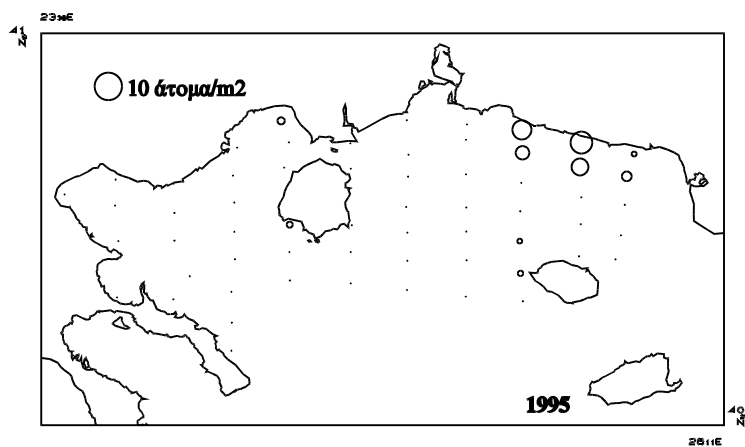


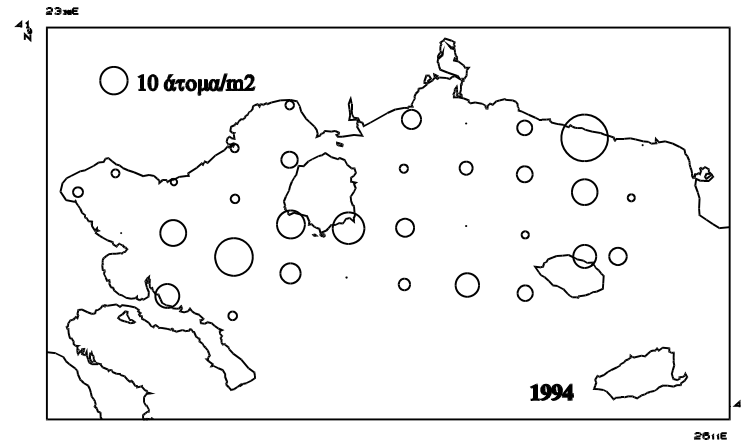
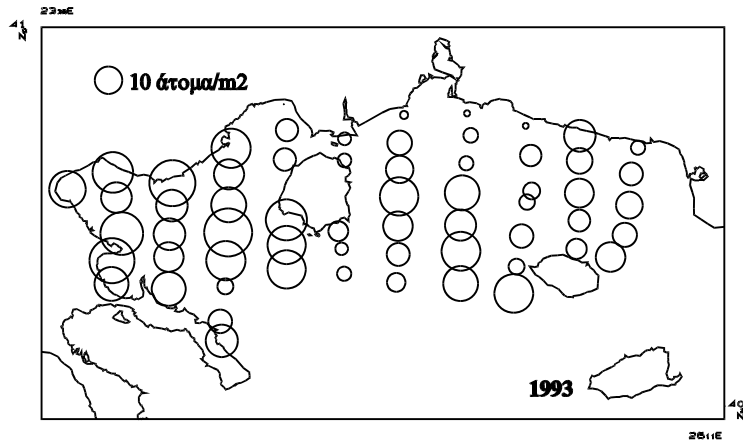
**Blenniidae**



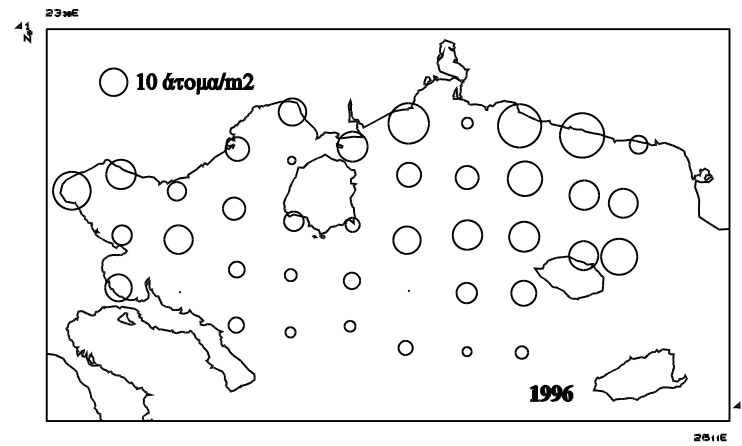
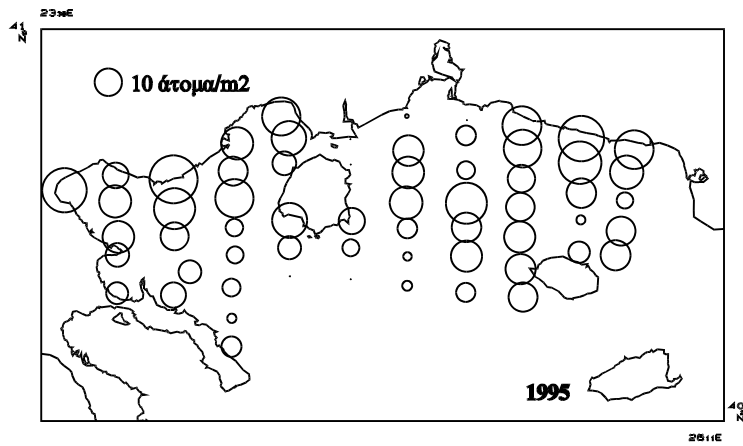


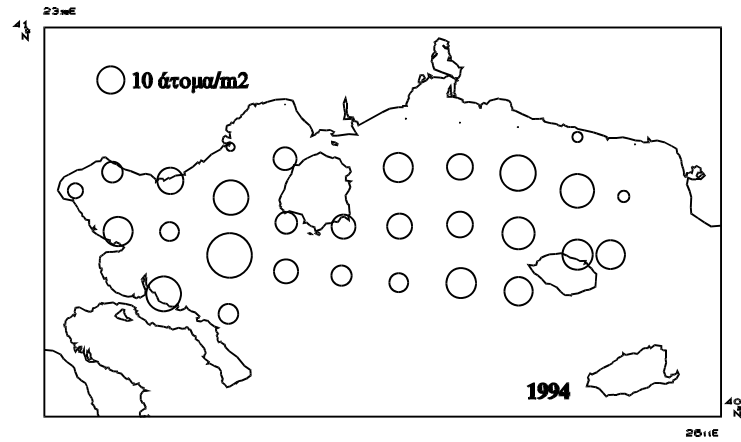
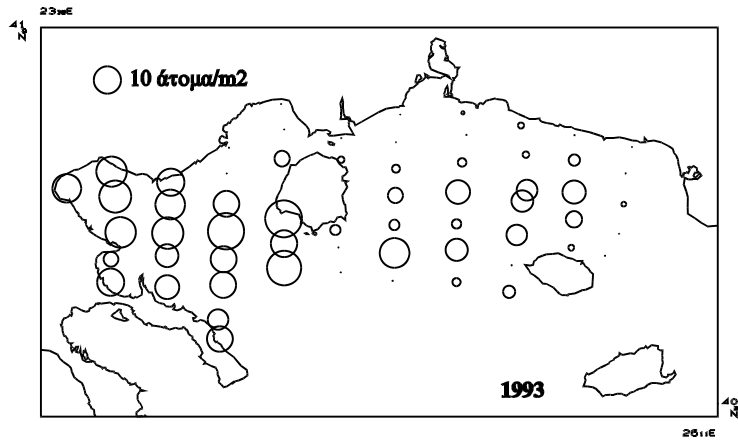
*Buglossidium luteum*



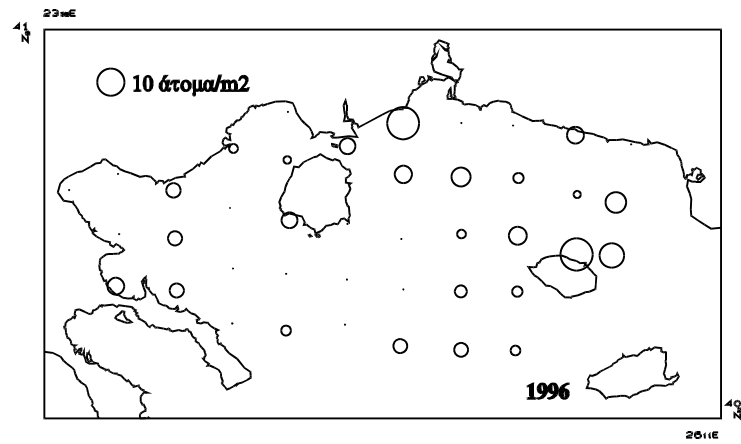
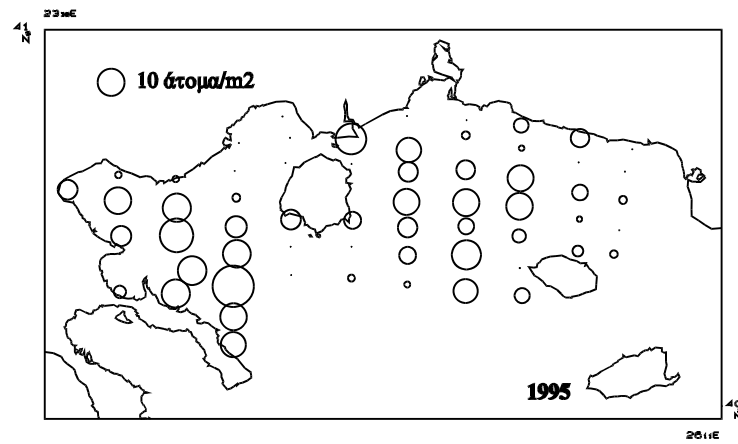


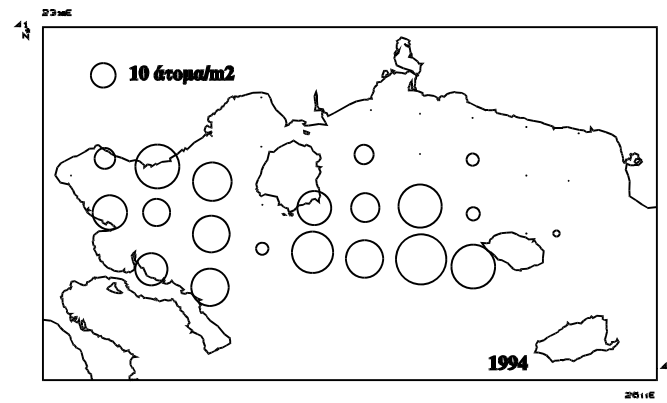
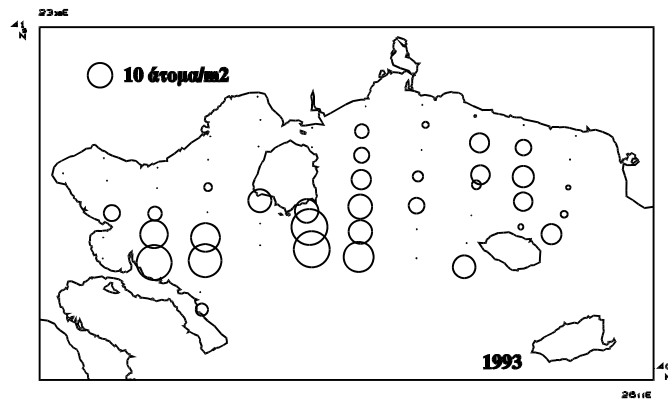
*Callionymus* spp.



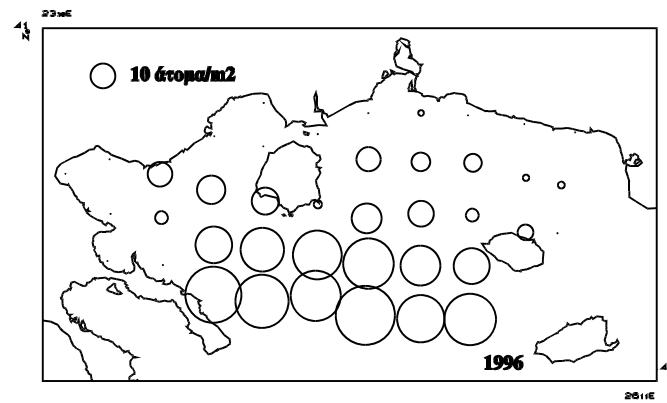
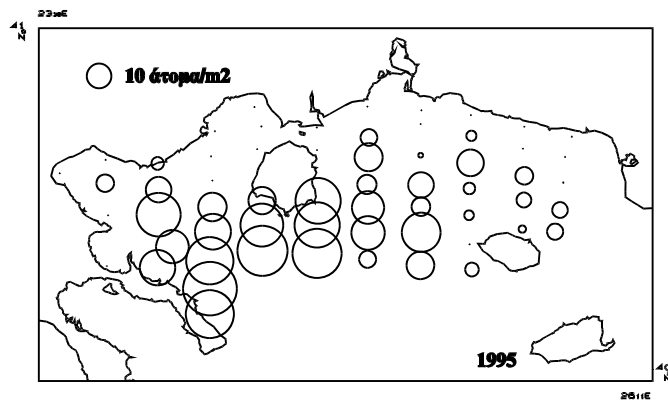


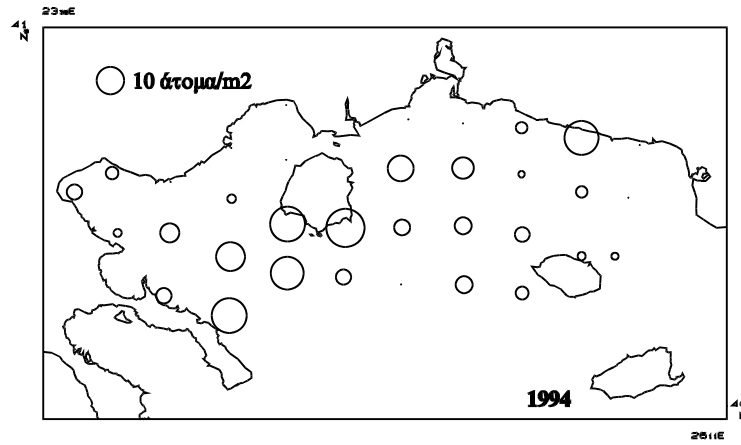
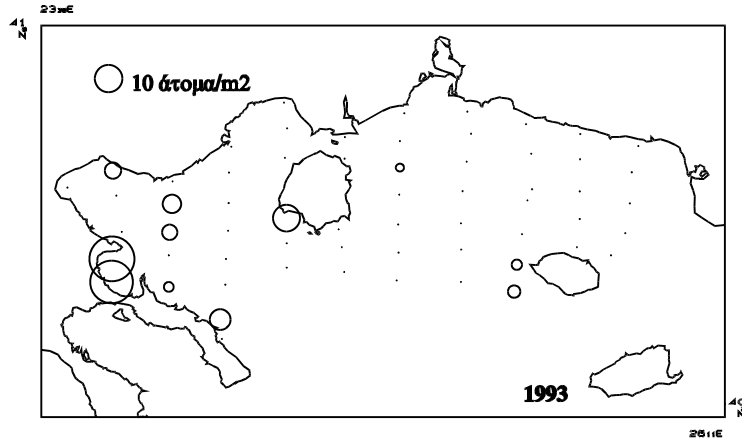
*Cepola rubescens*



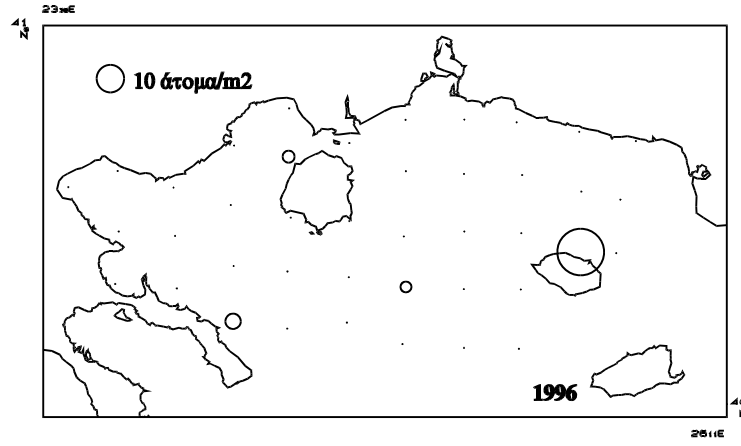
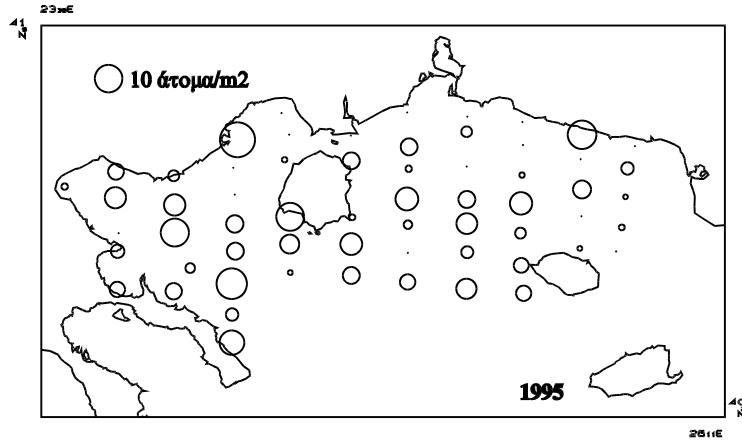


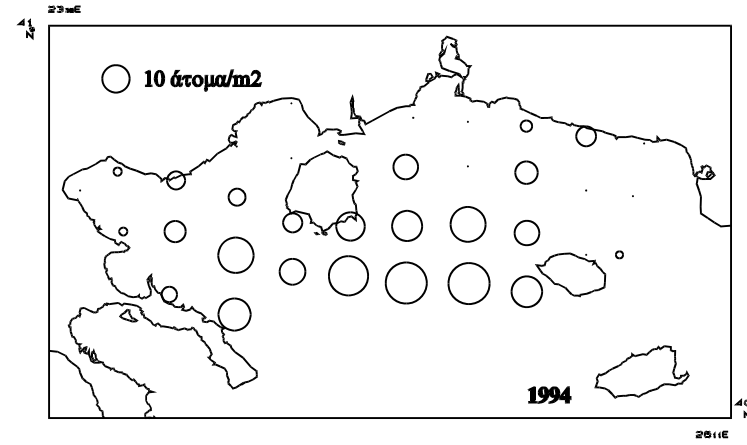
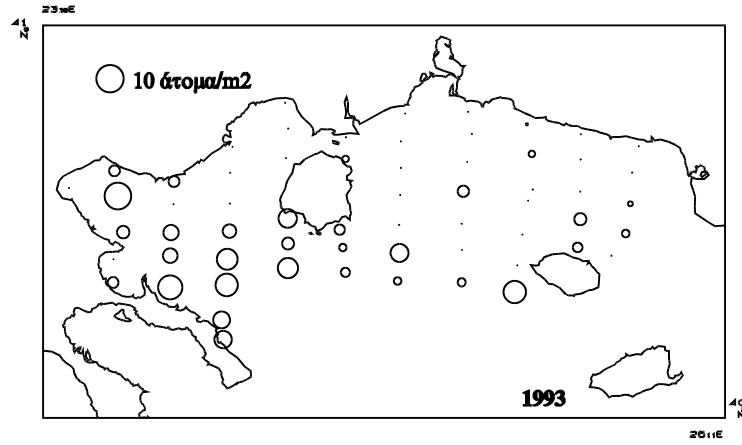
*Ceratoscopelus maderensis*



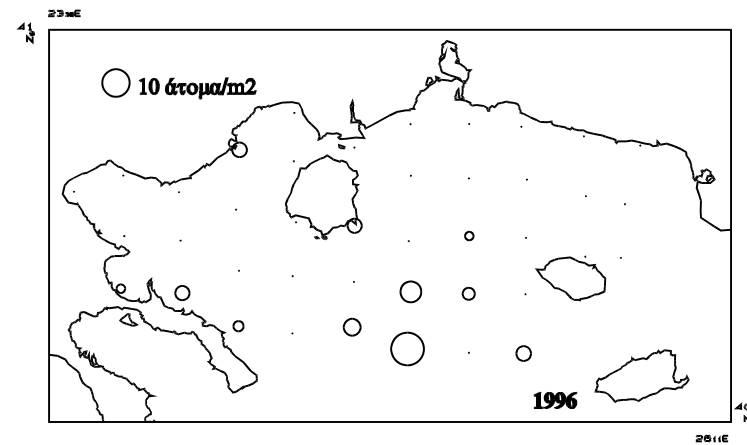
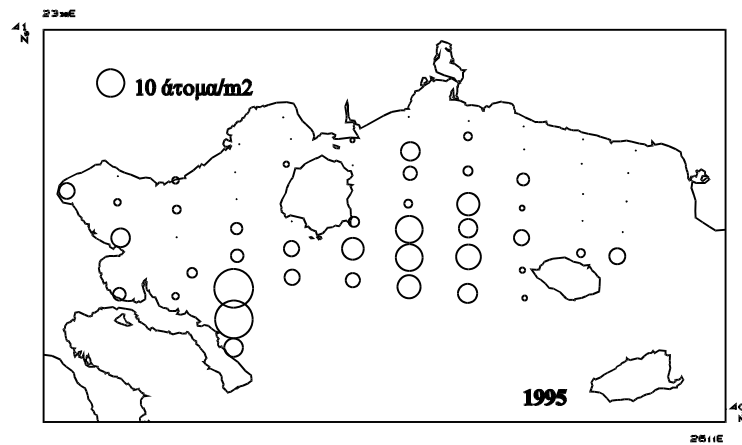


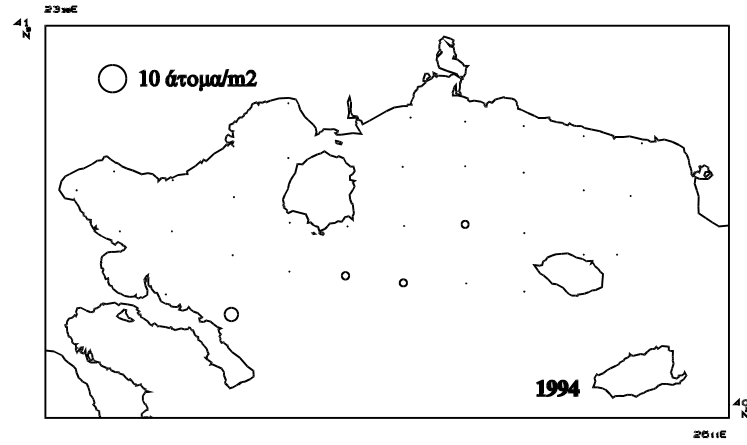
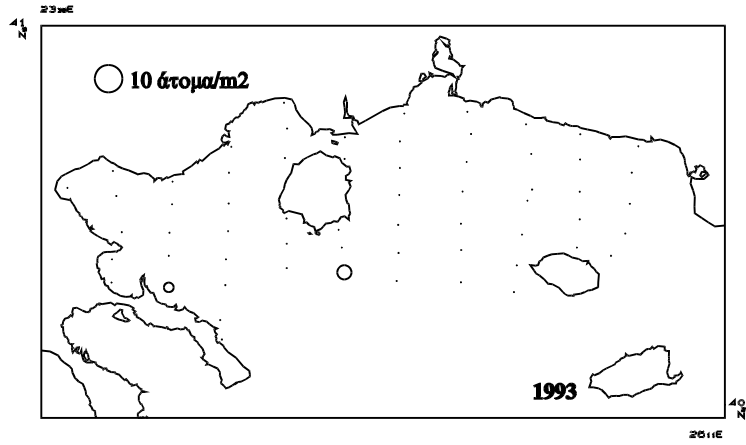
*Chromis chromis*



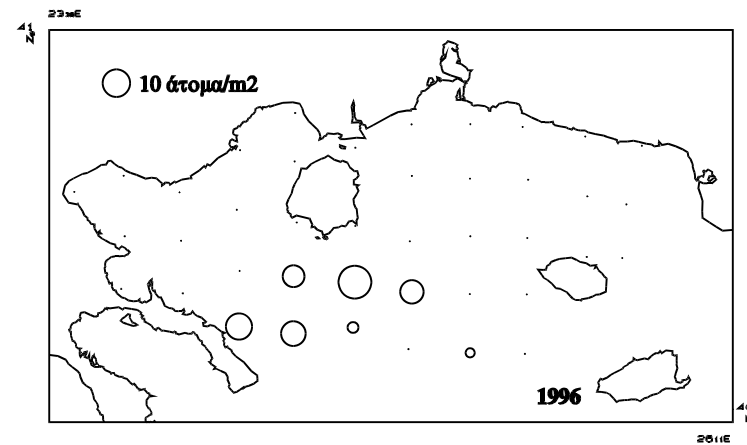
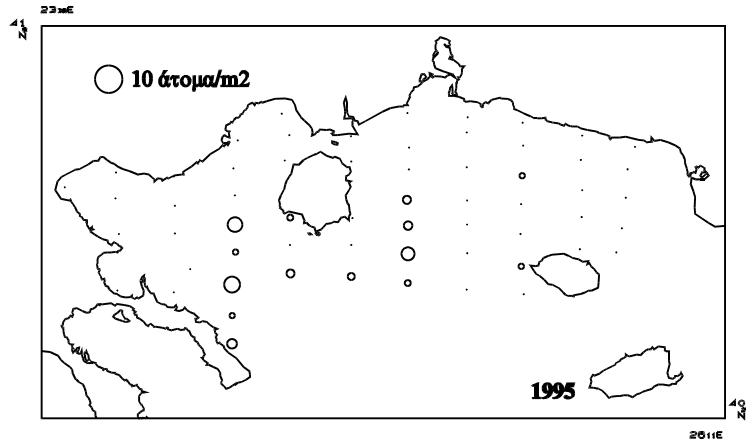


*Coris julis*

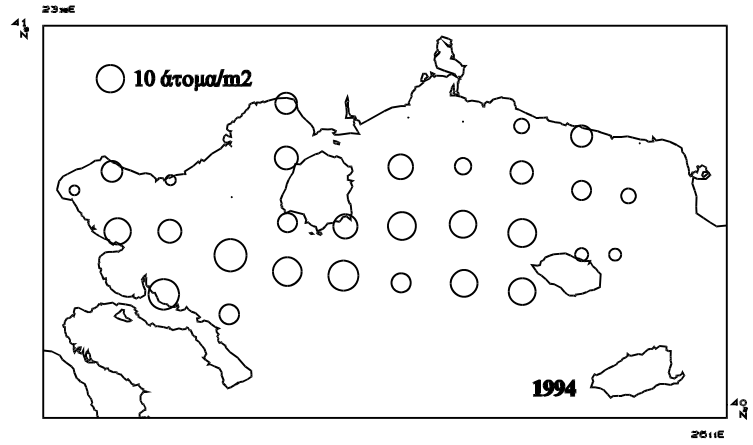
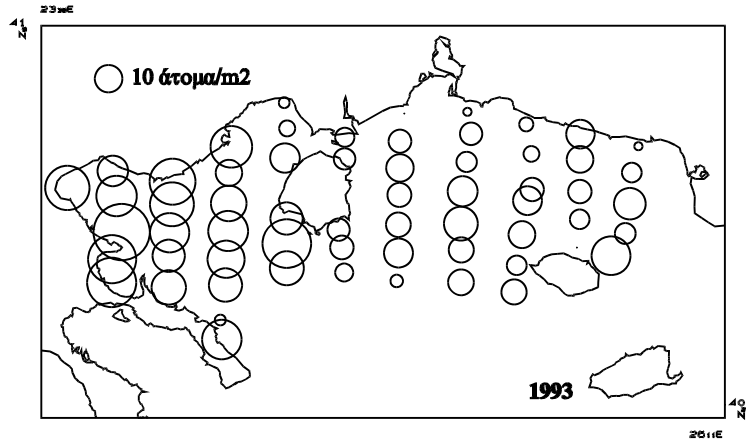




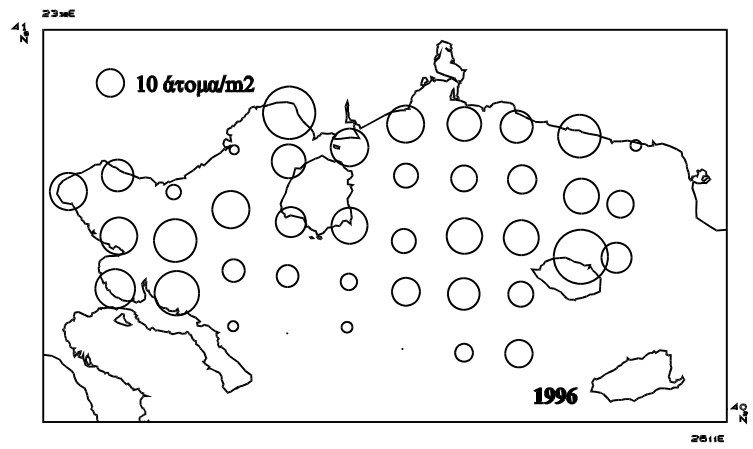
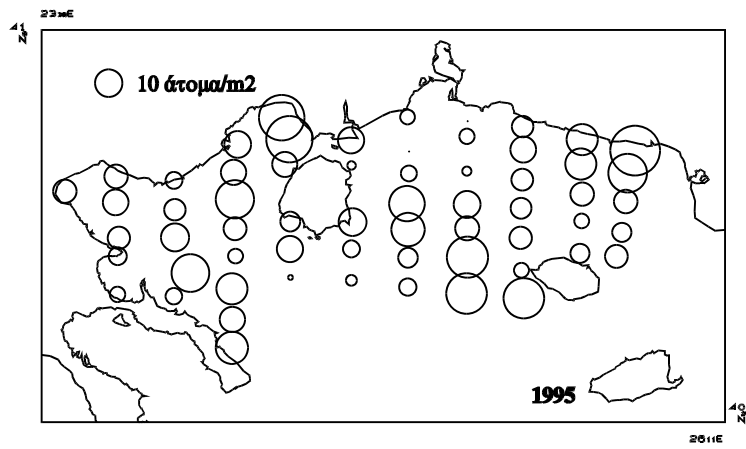
*Cyclothone braueri*

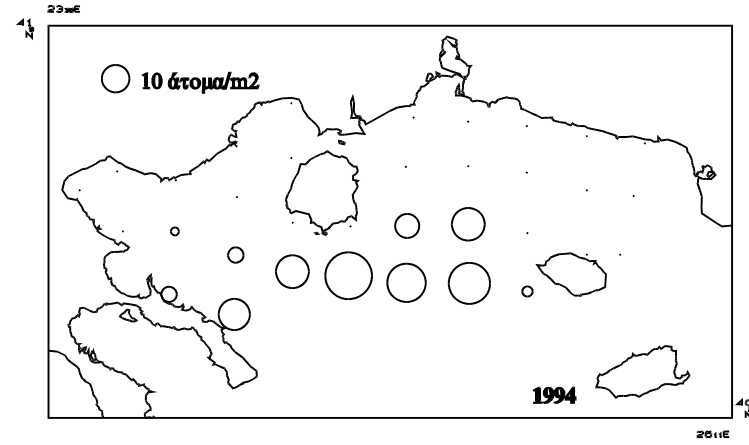
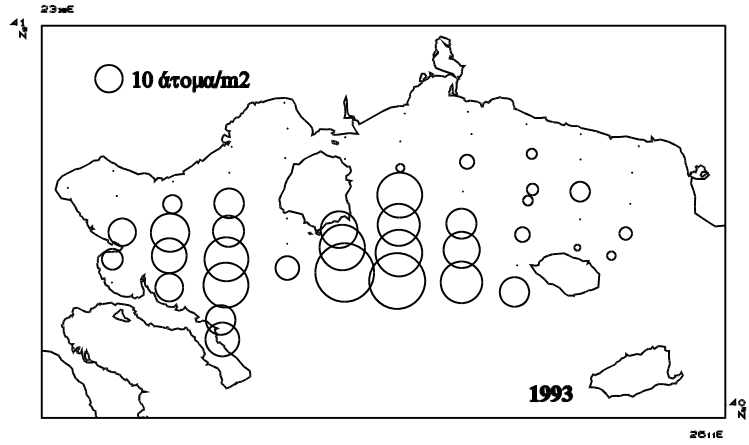




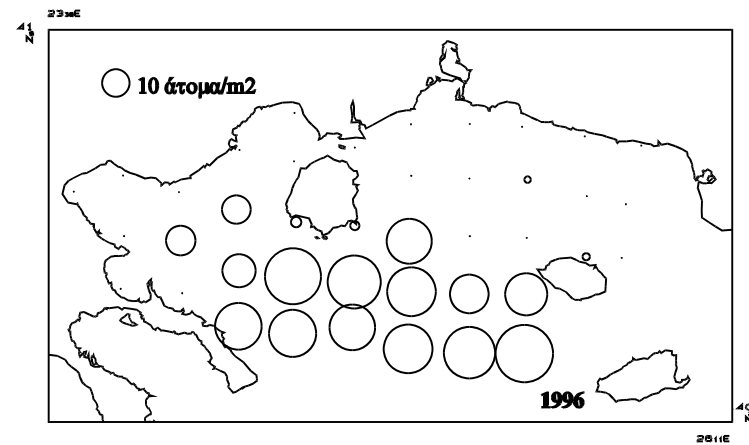
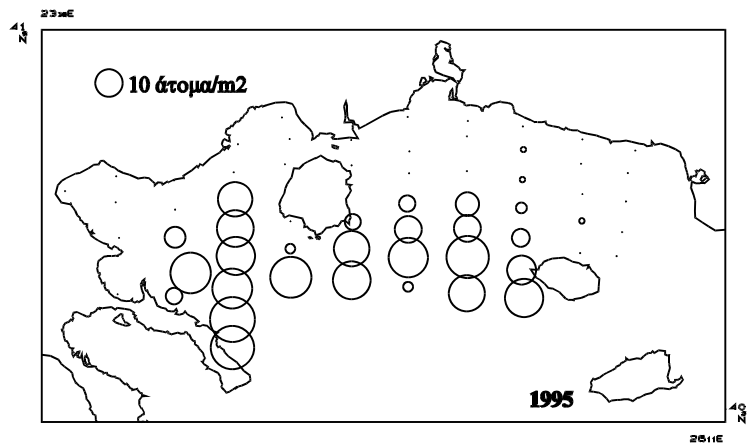


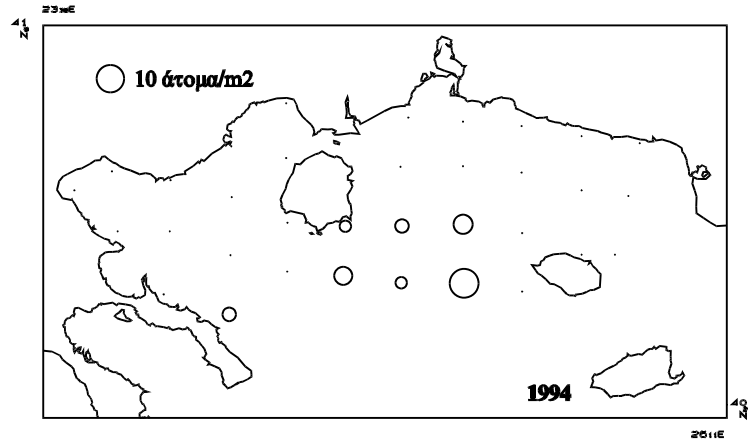
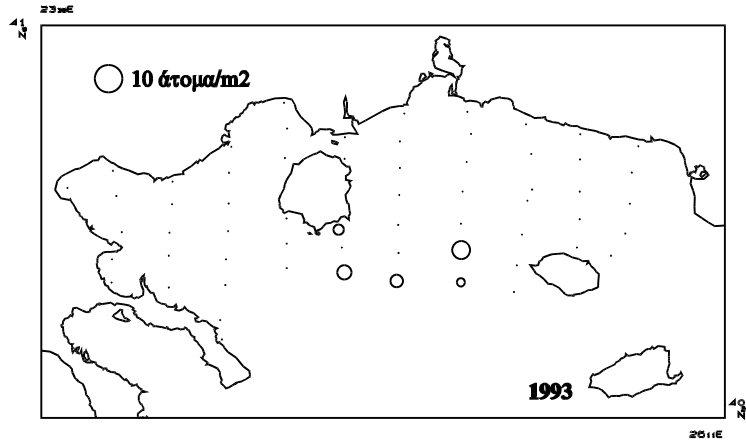
**Gobiidae**



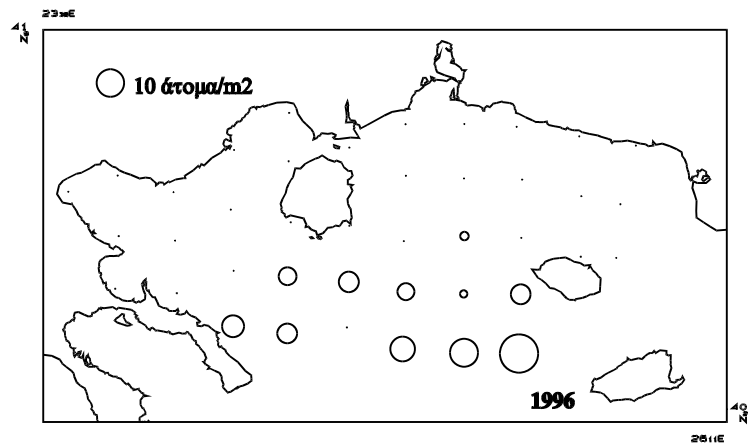
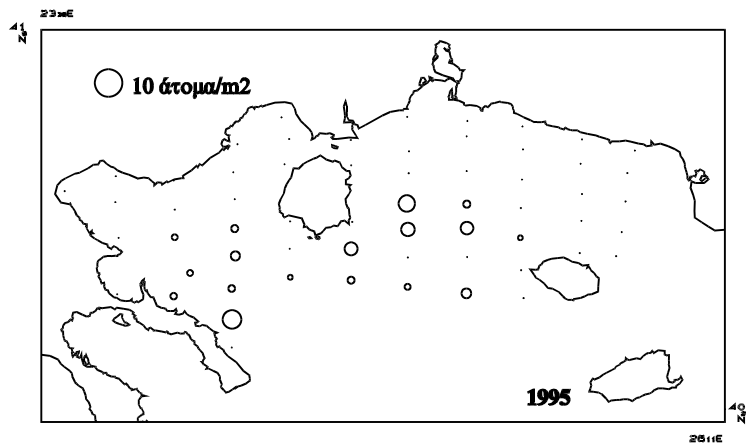


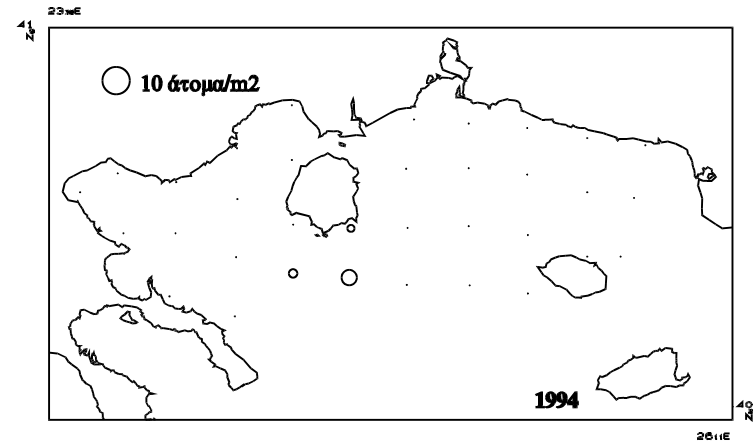
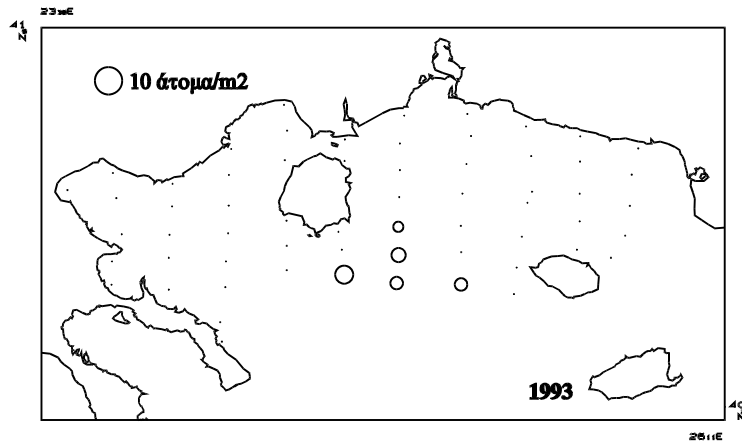
*Hygophium* spp.



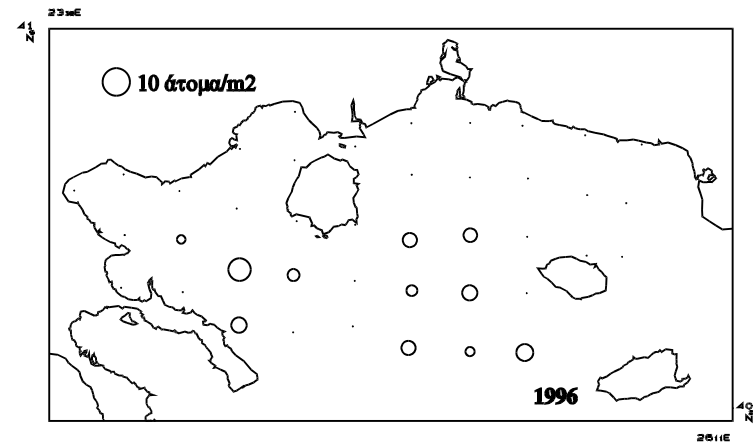
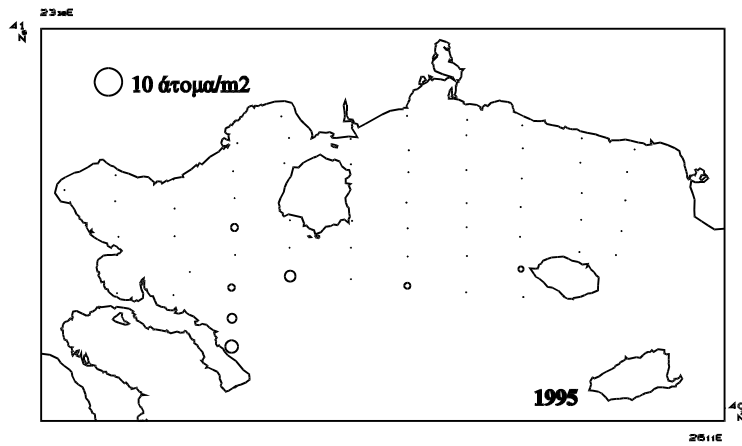


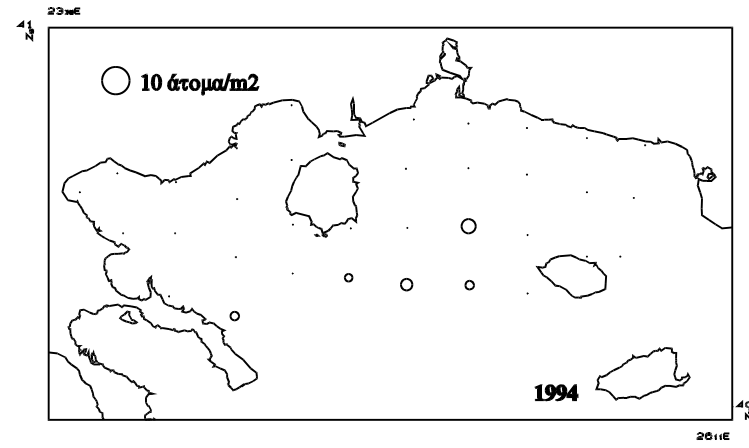
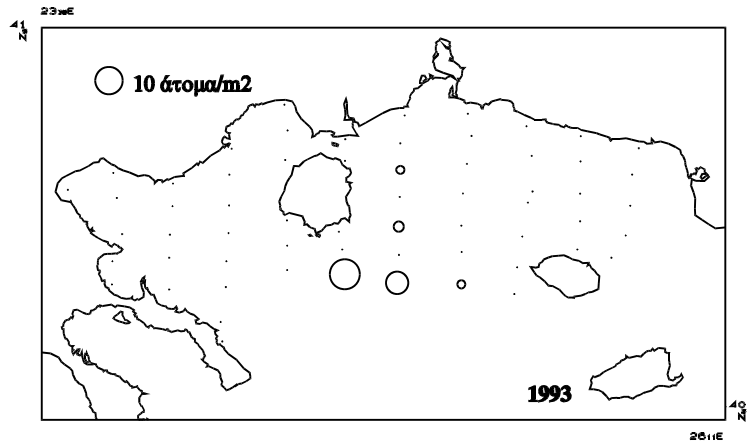
*Lampanyctus crocodilus*



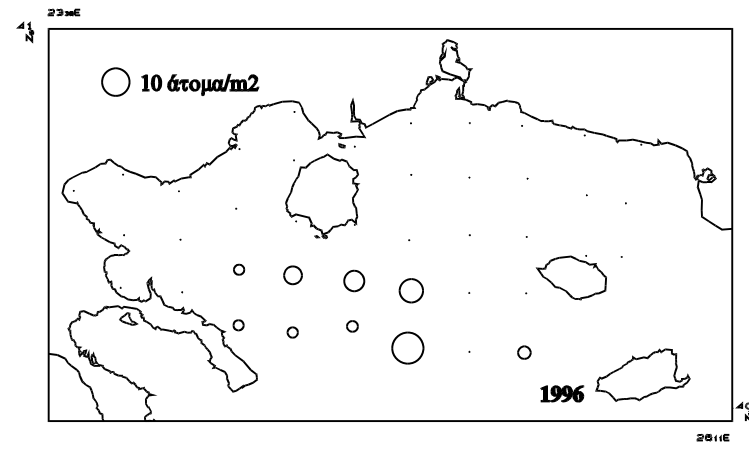
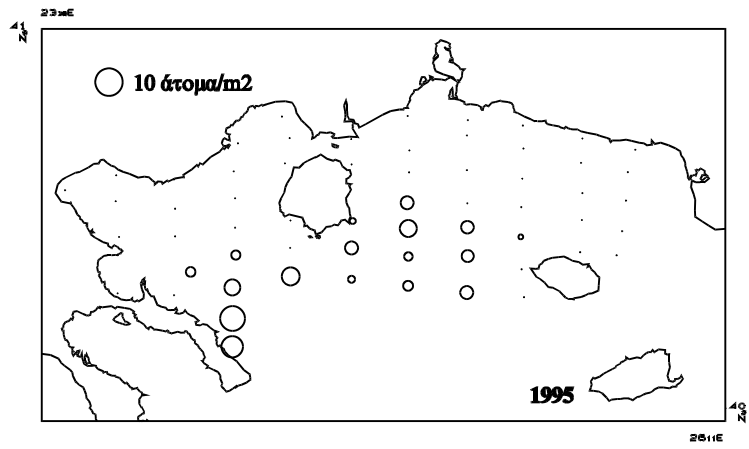


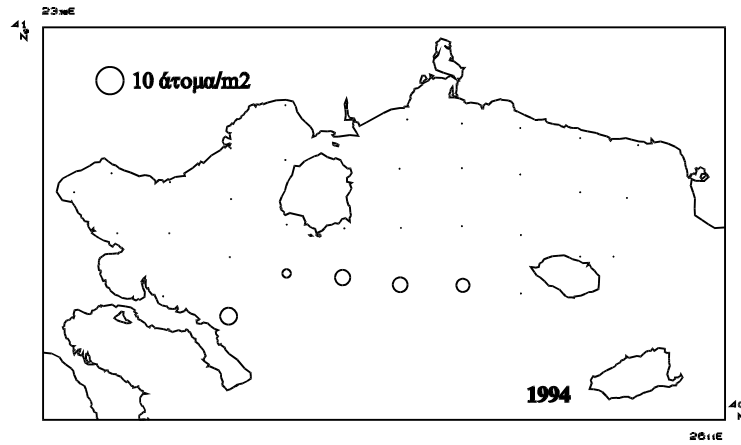
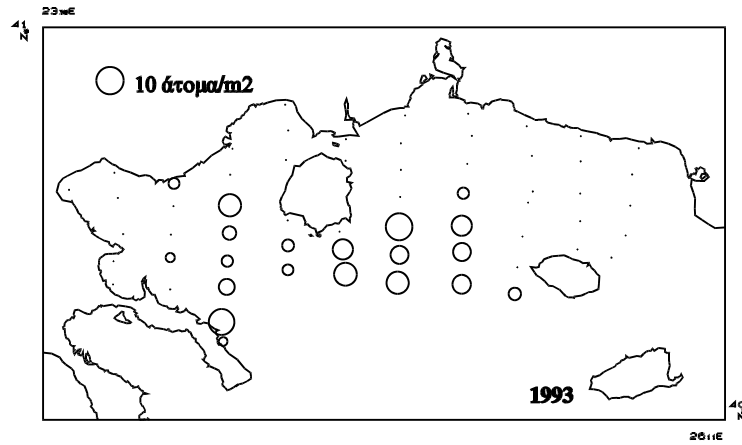
*Lestidiops spp*



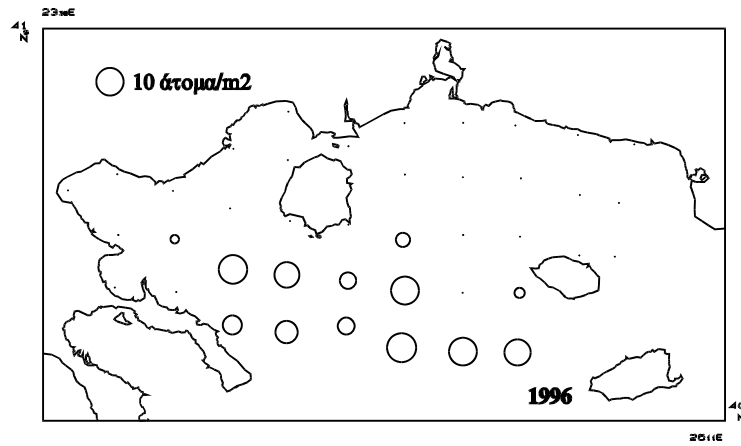
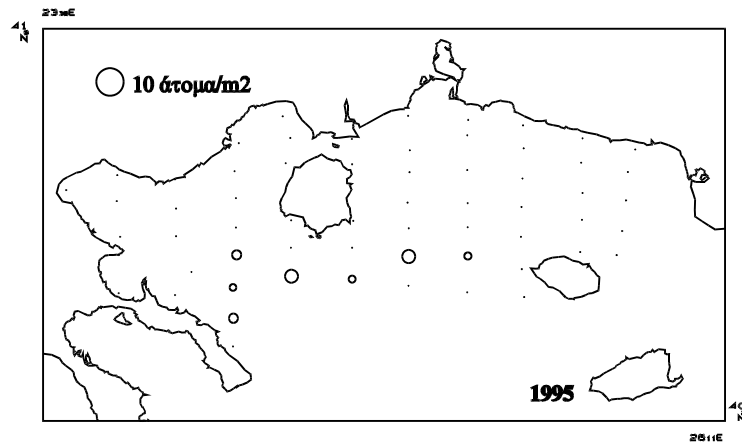


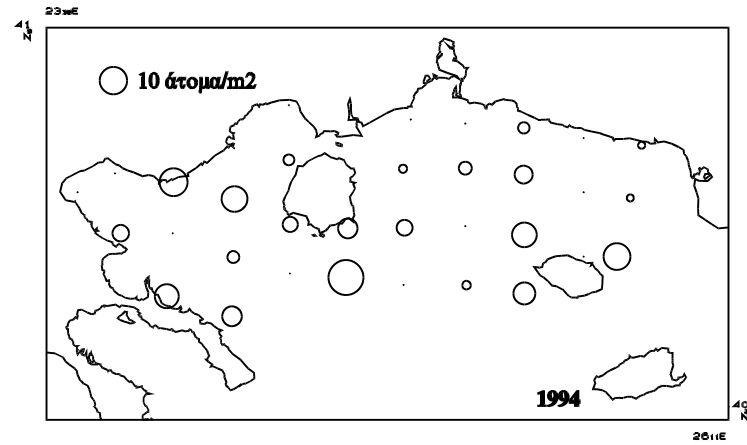
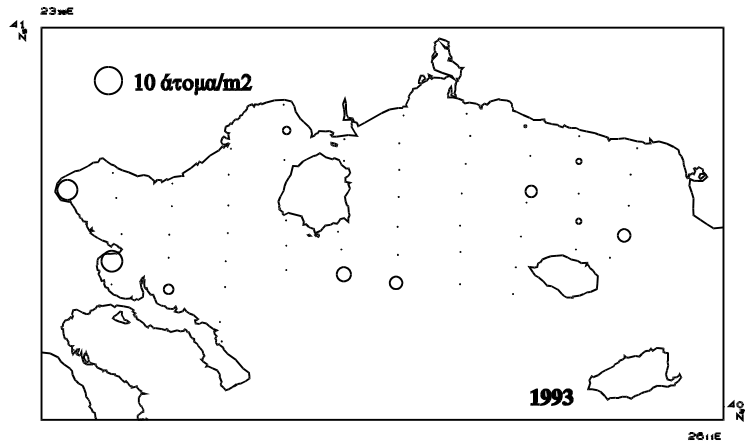
*Lobianchia dofleini*



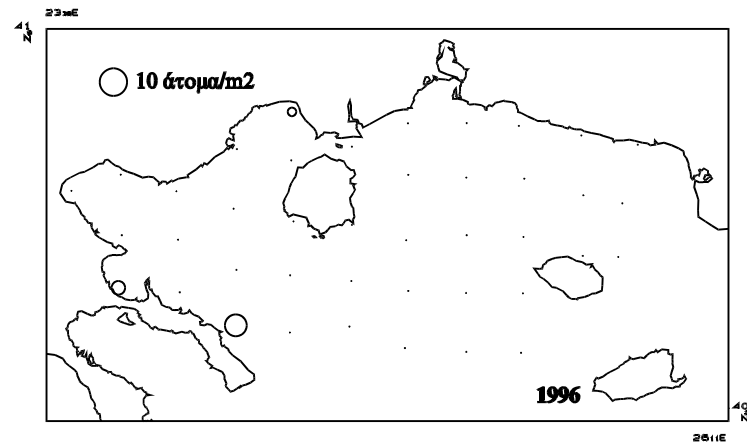
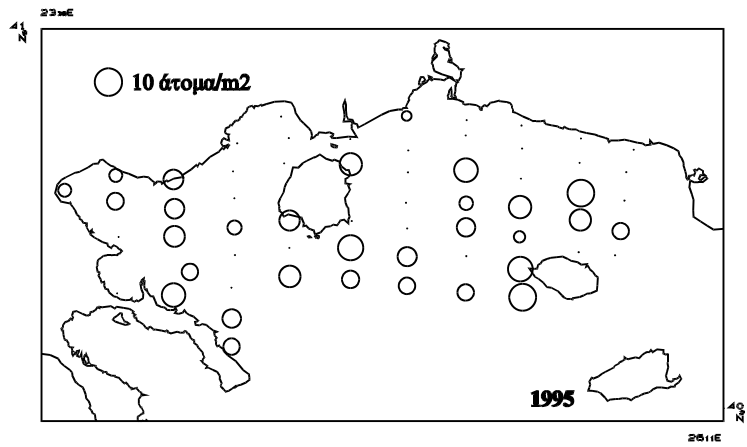


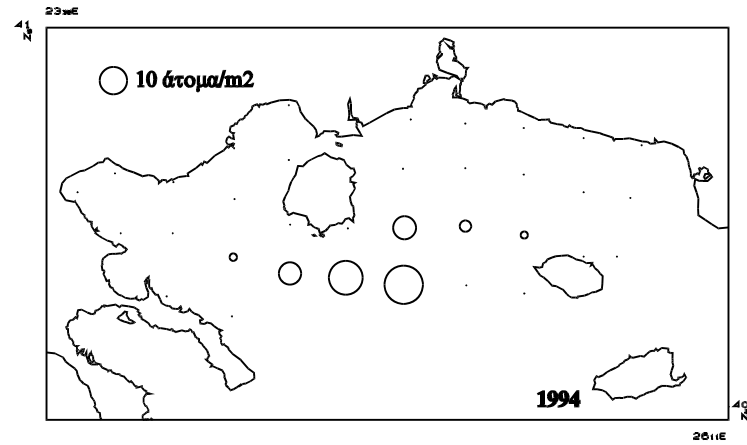
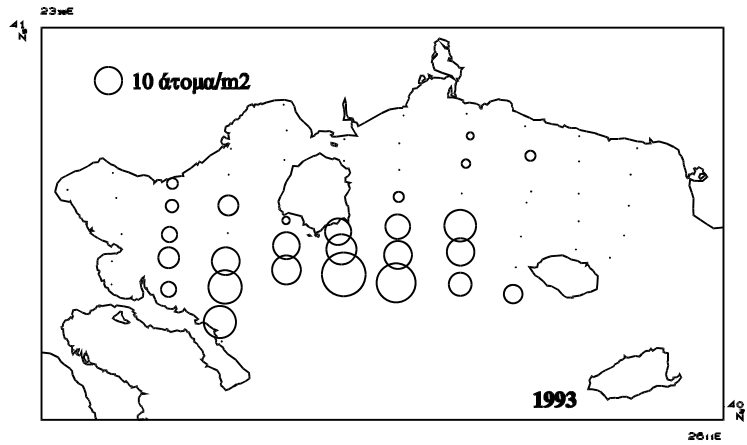
*Maurolicus muelleri*



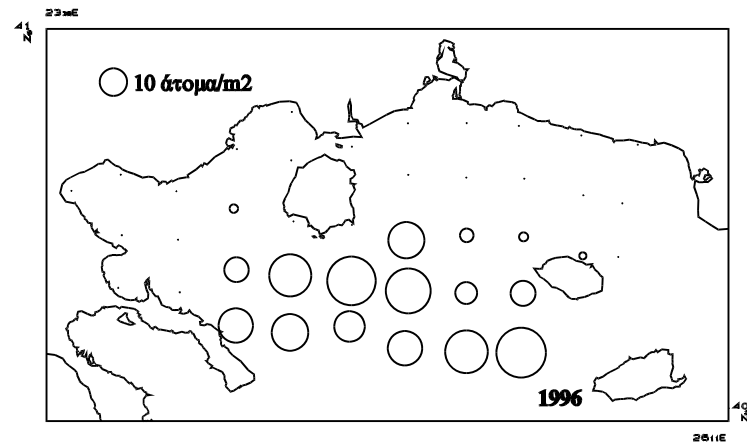
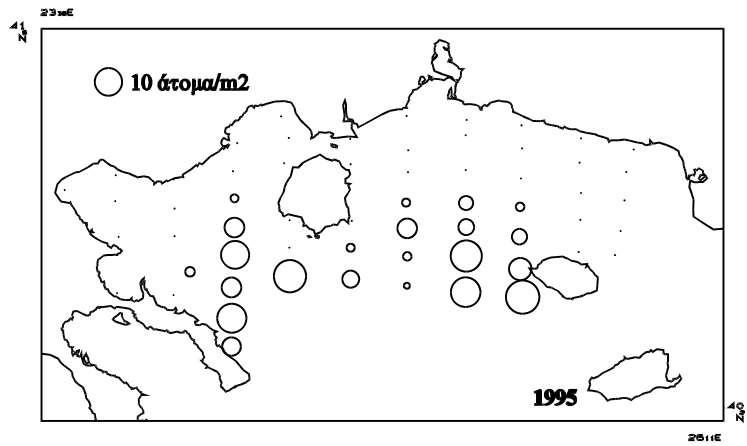


*Mullus spp.*

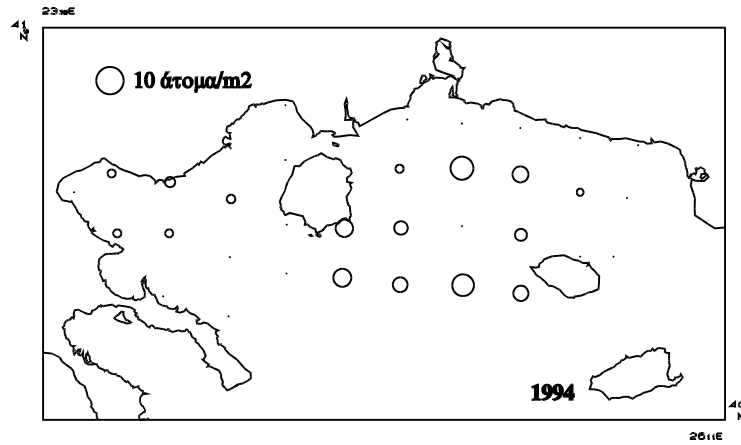
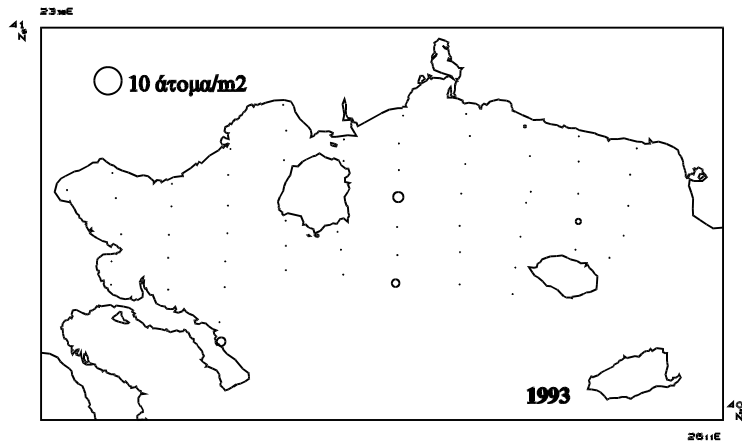




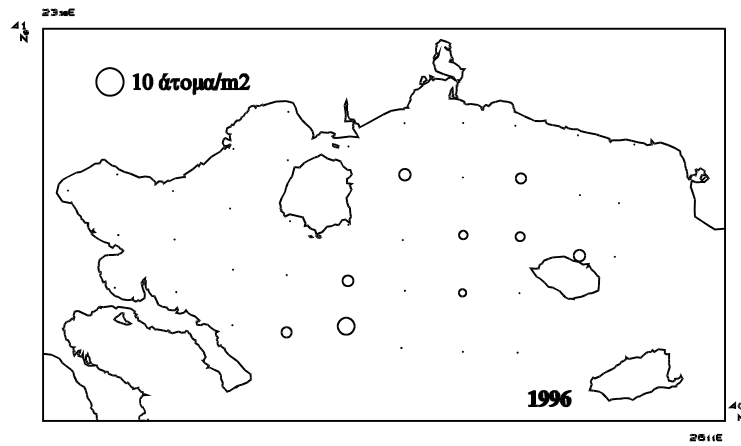
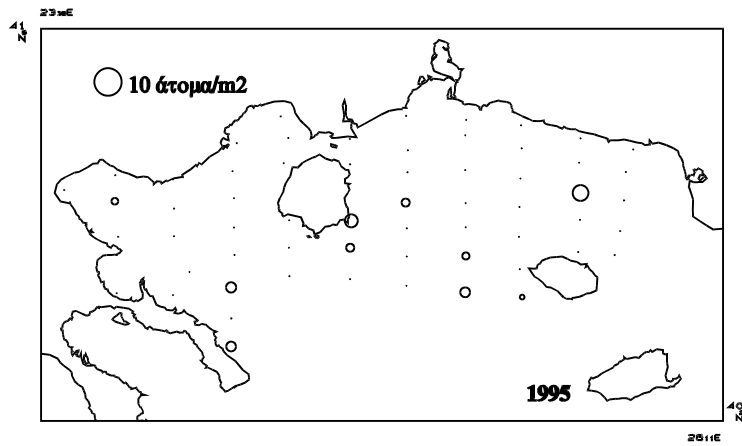
*Myctophum punctatum*

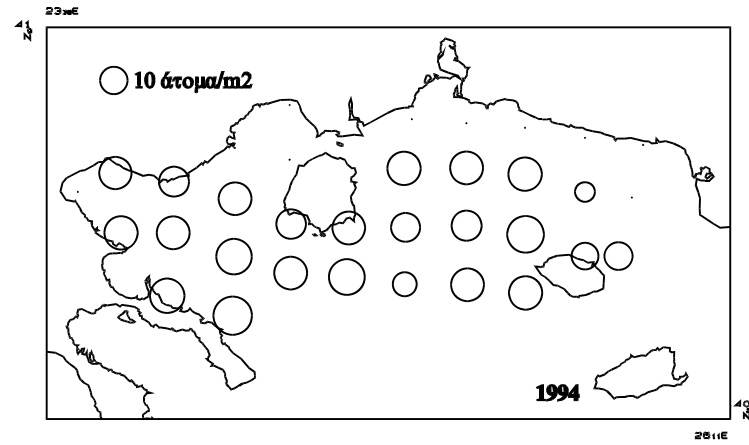
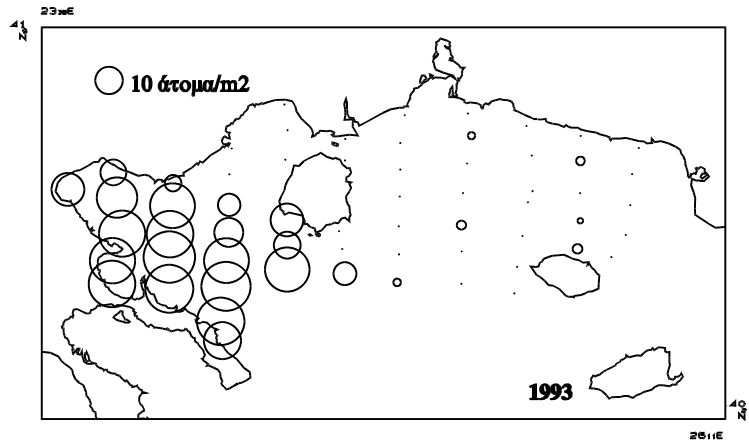




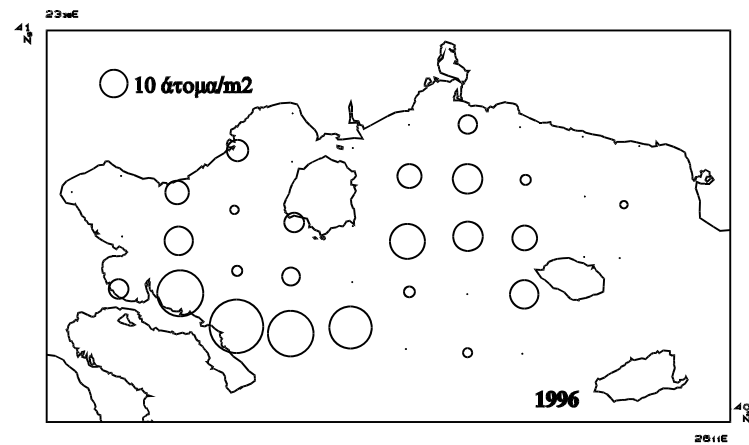
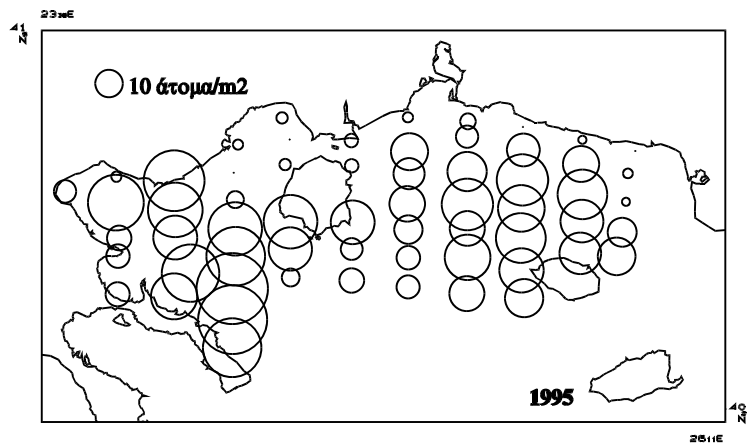


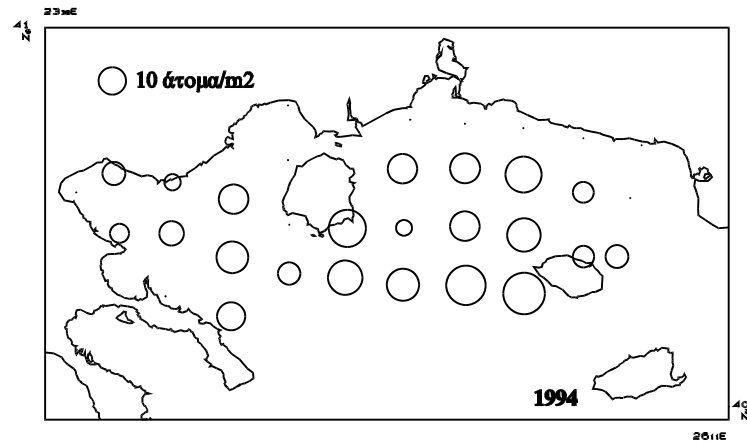
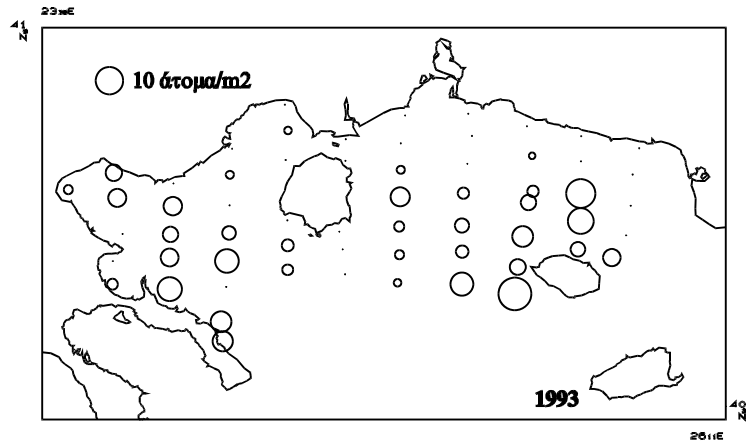
*Pagrus pagrus*



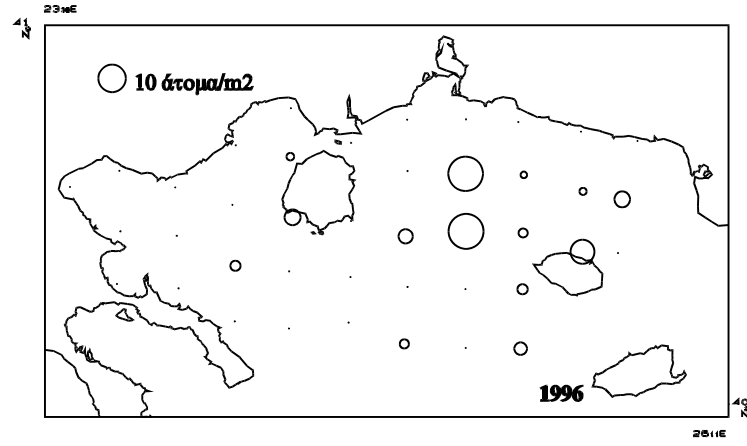
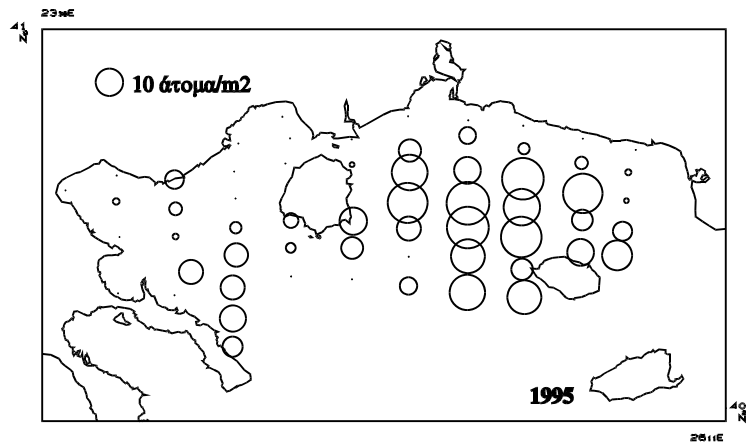


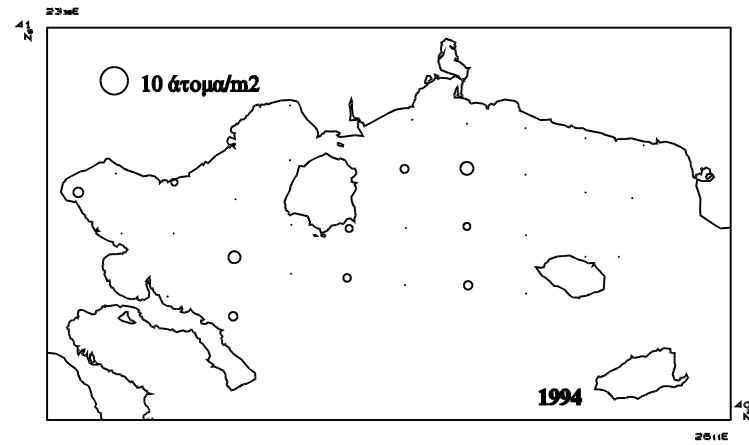
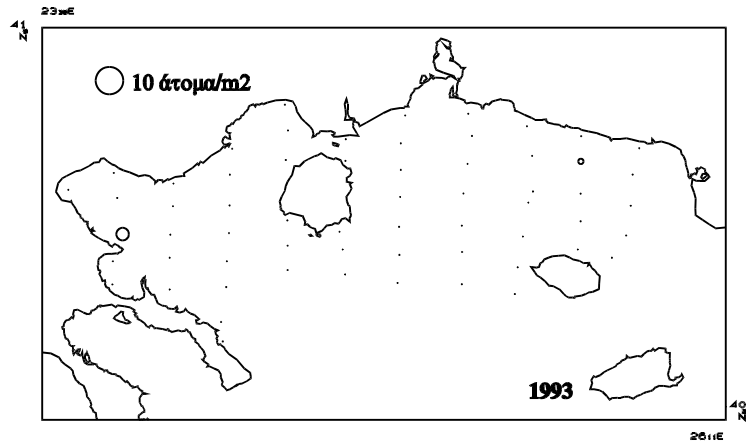
*Sardinella aurita*



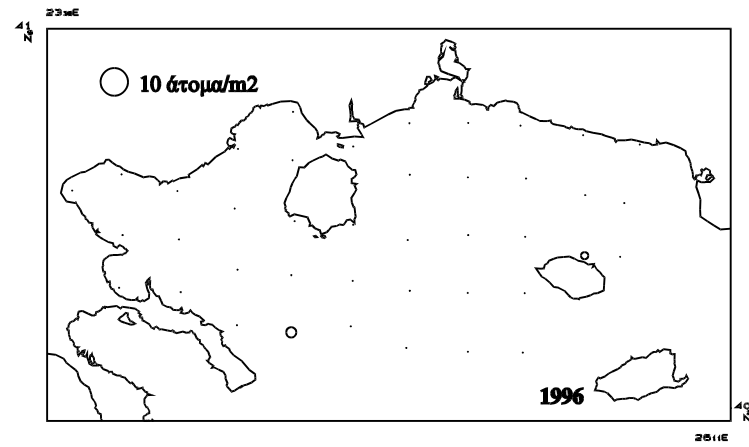
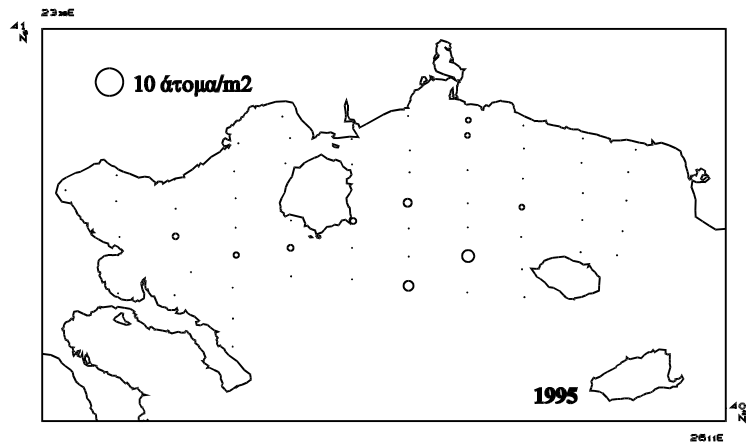


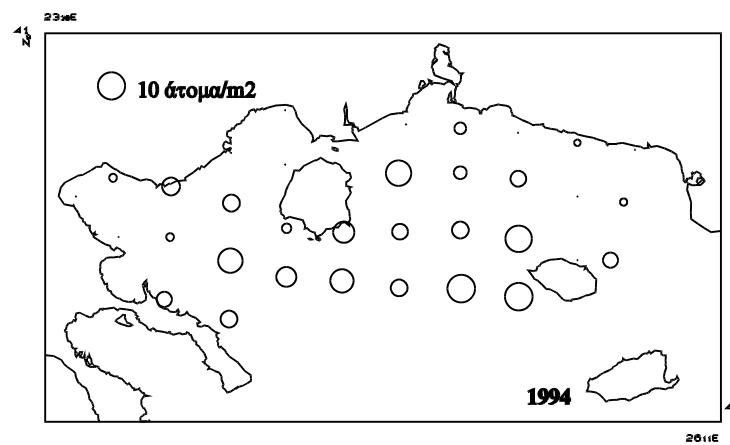
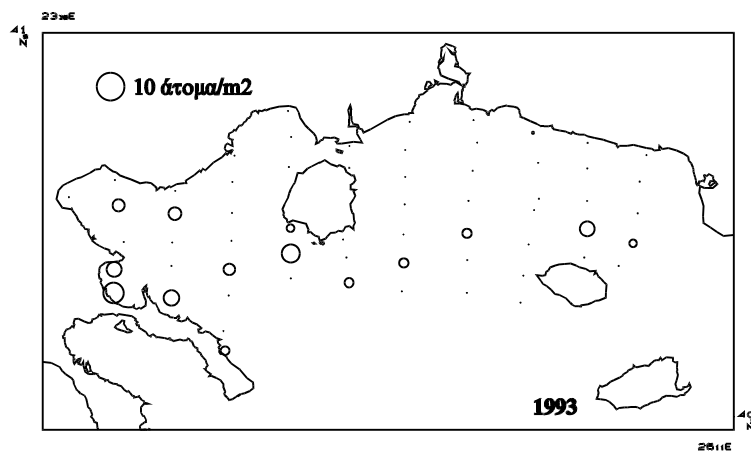
*Scomber japonicus*



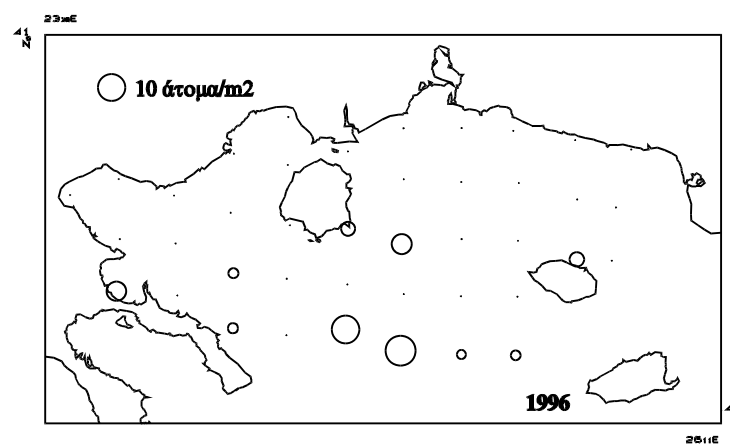
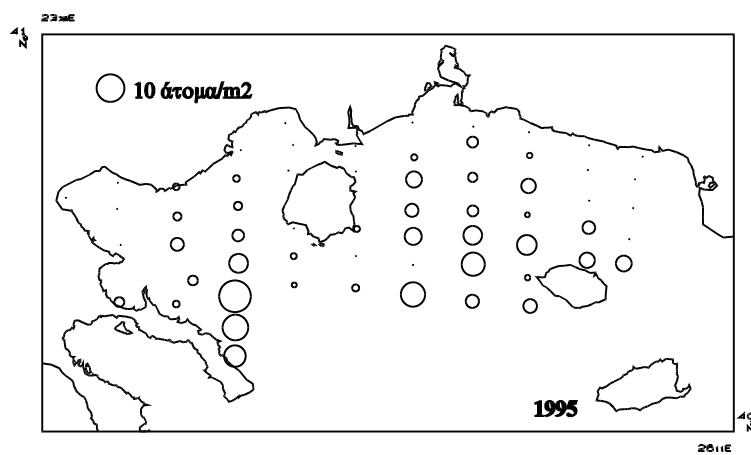


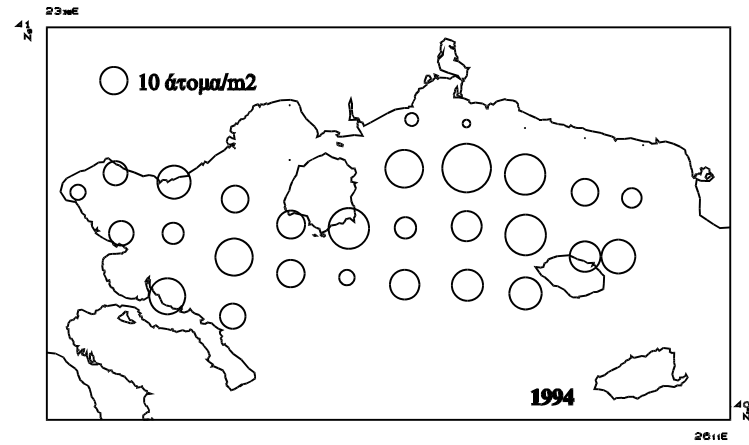
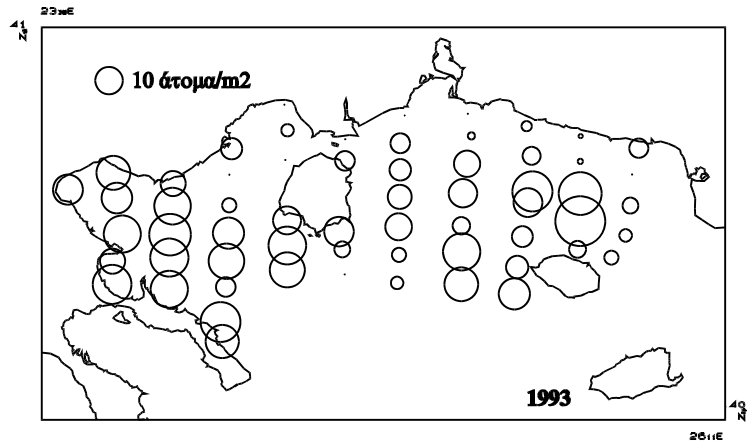
*Scorpaena spp.*



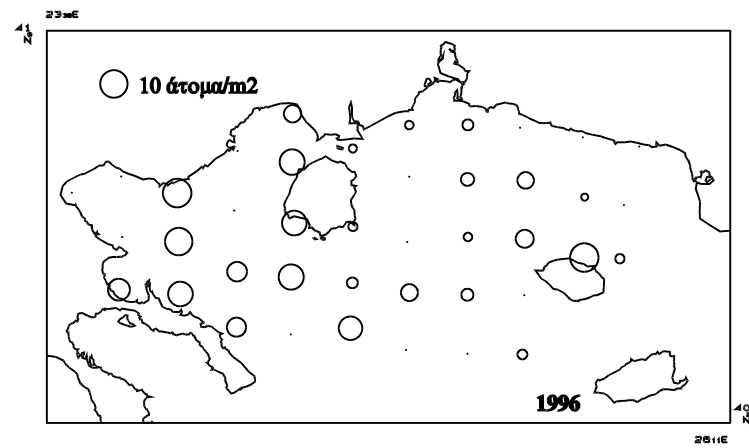
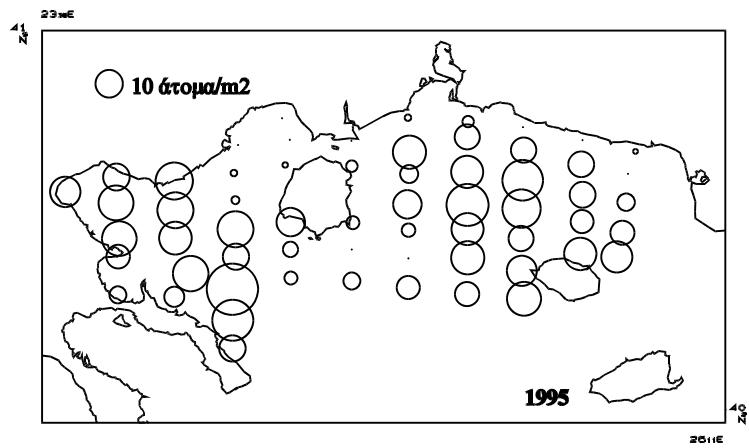


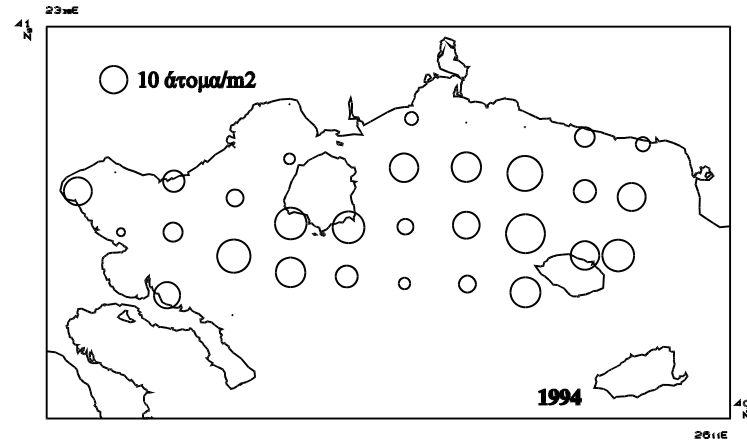
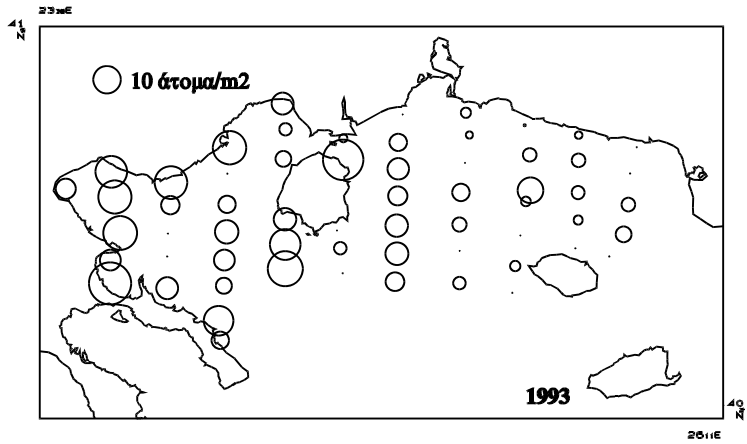
*Serranus cabrilla*



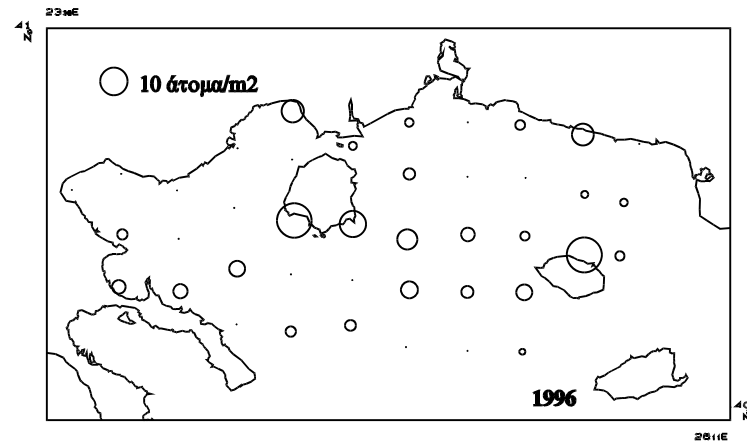
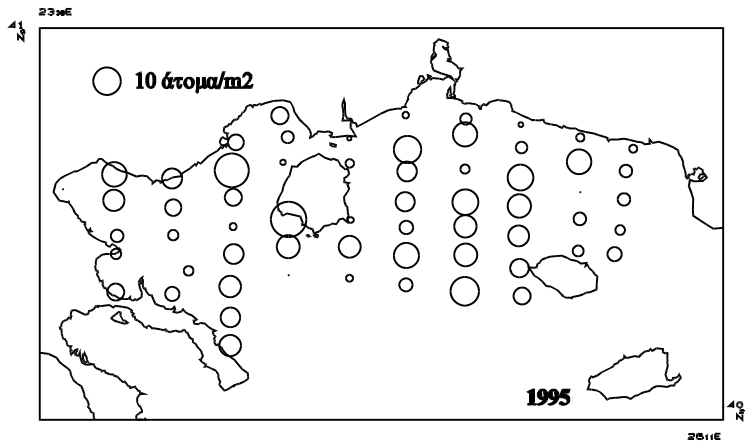


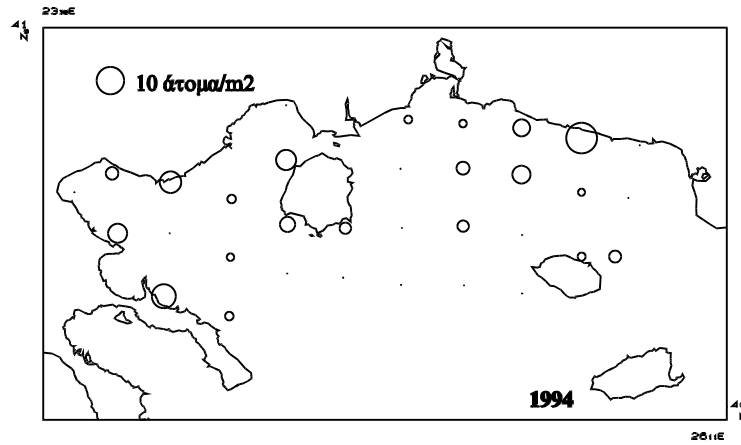
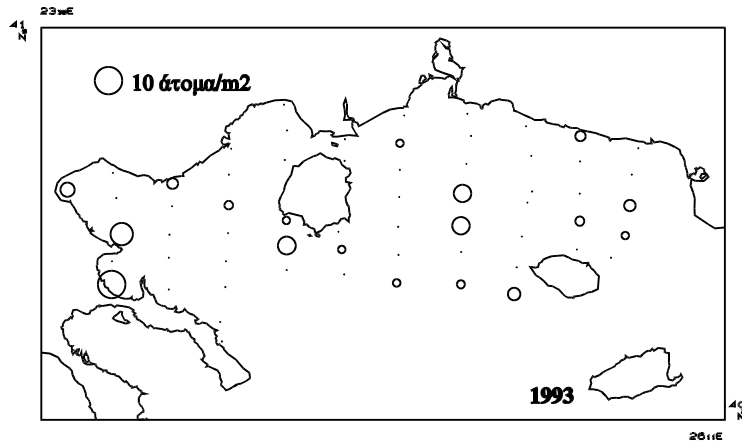
*Serranus hepatus*



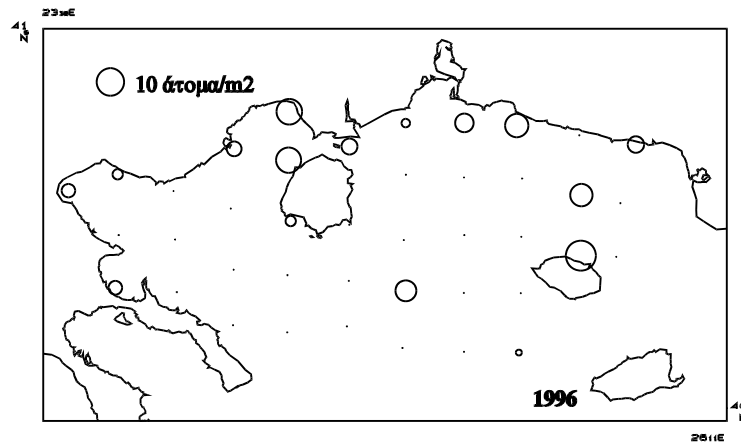
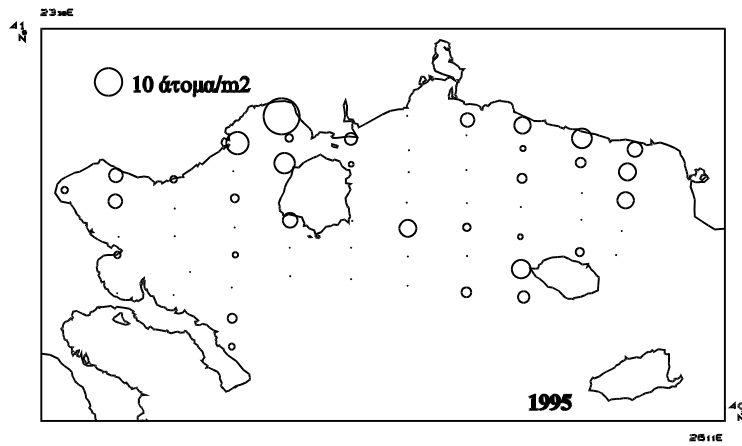


**Sparidae ή Centracanthidae**

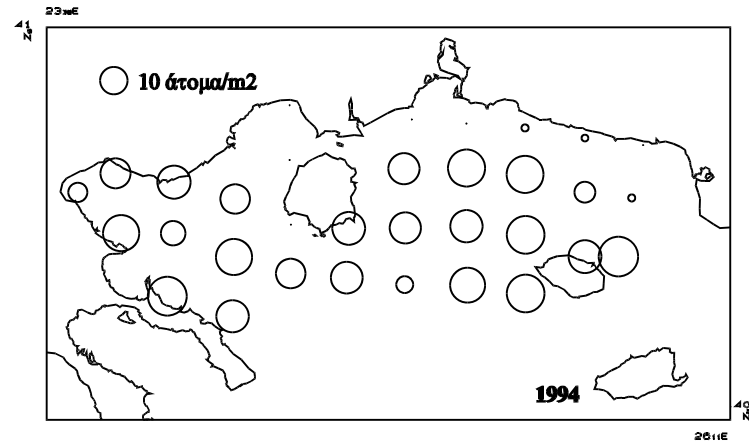
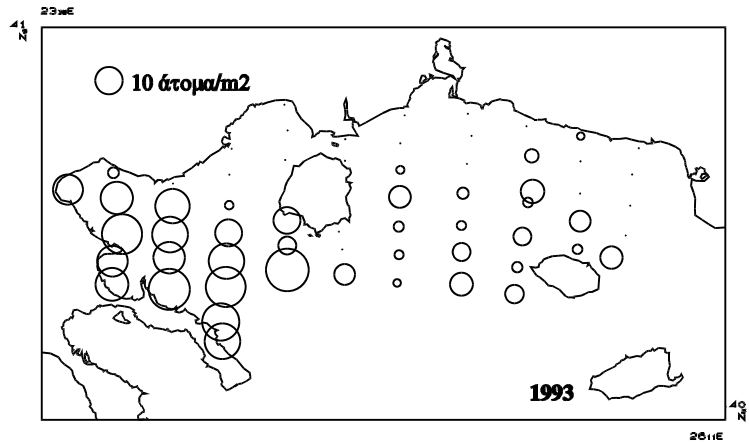




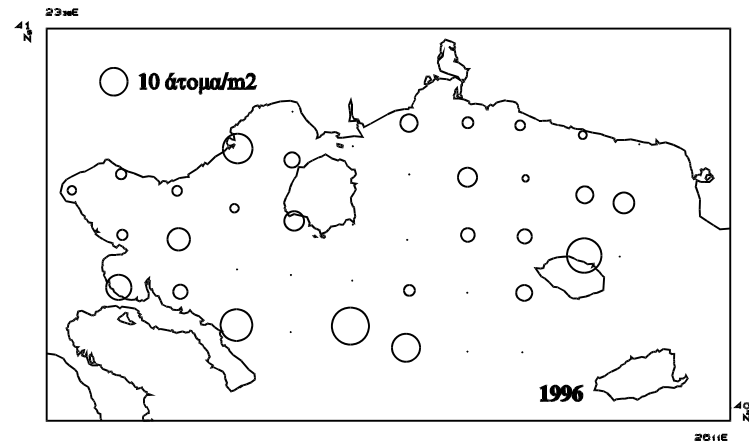
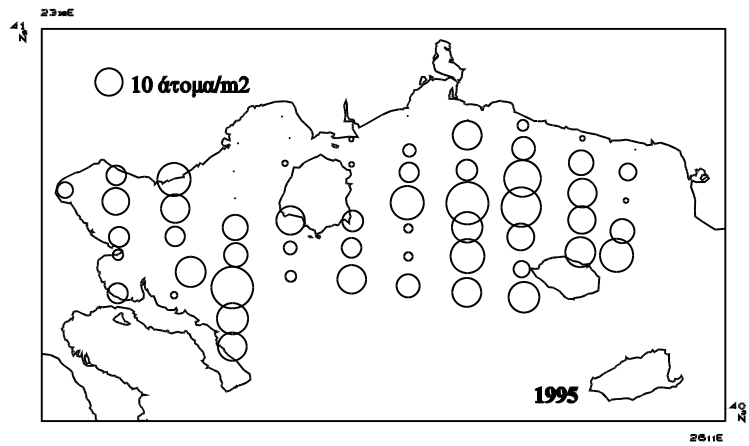
*Symphodus spp.*

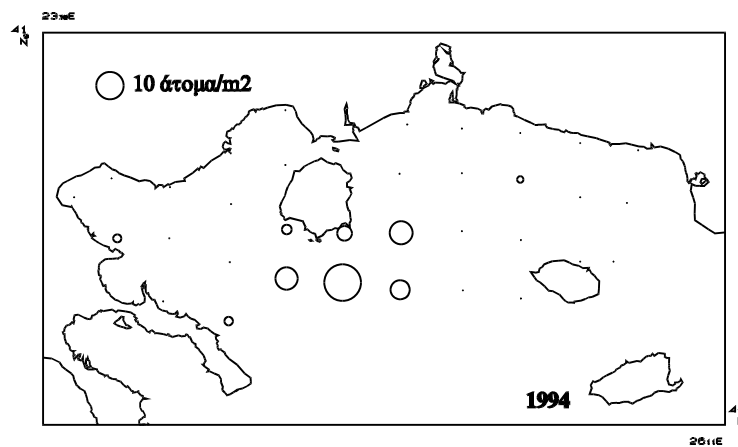
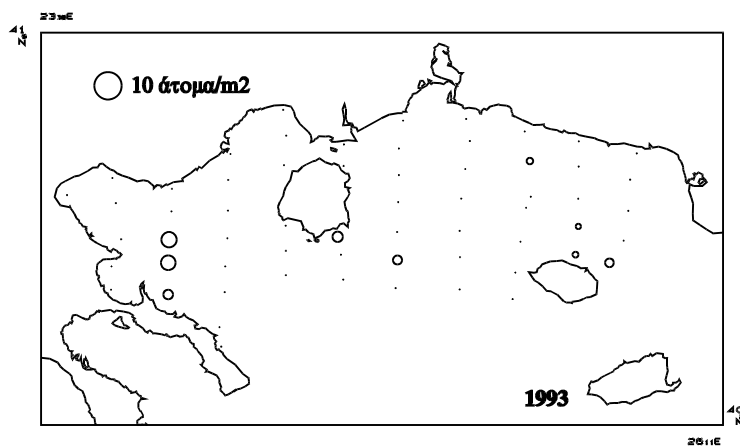




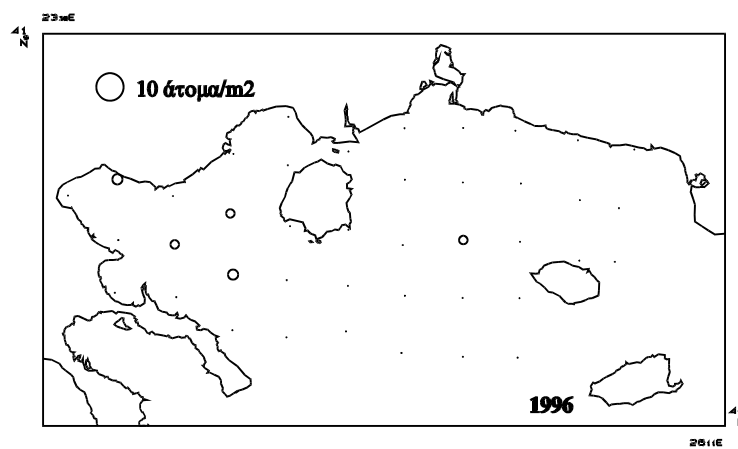
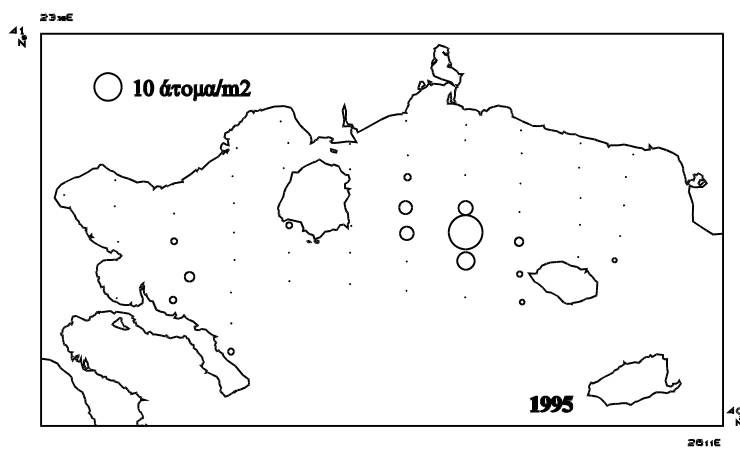


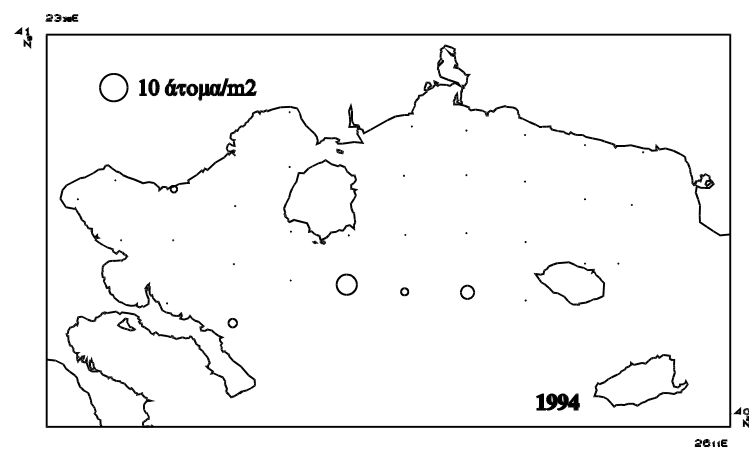
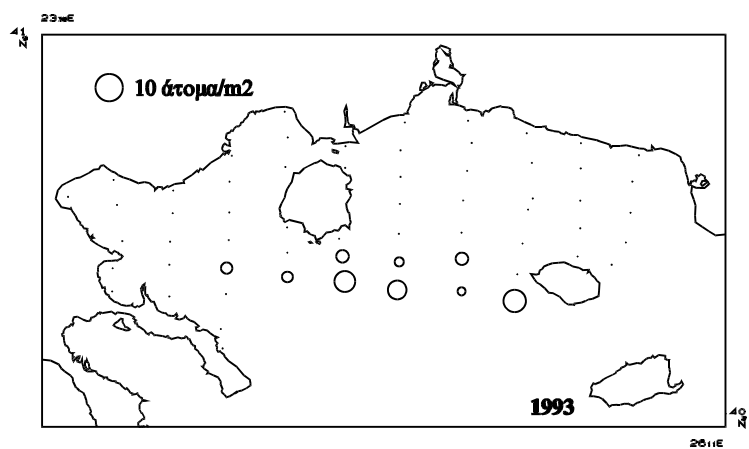
*Trachurus mediterraneus*



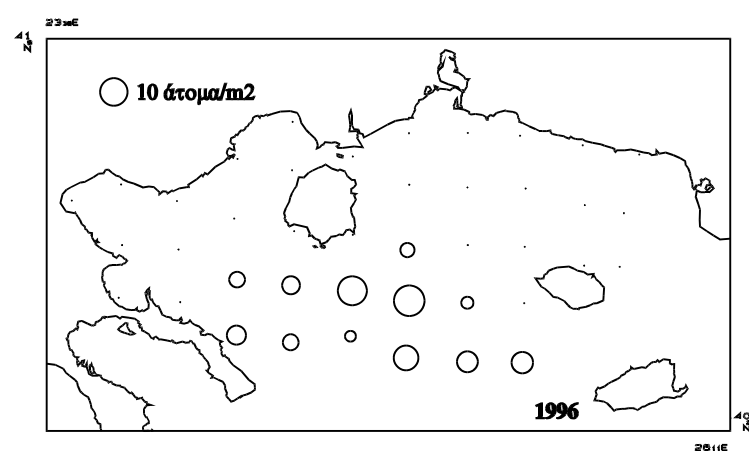
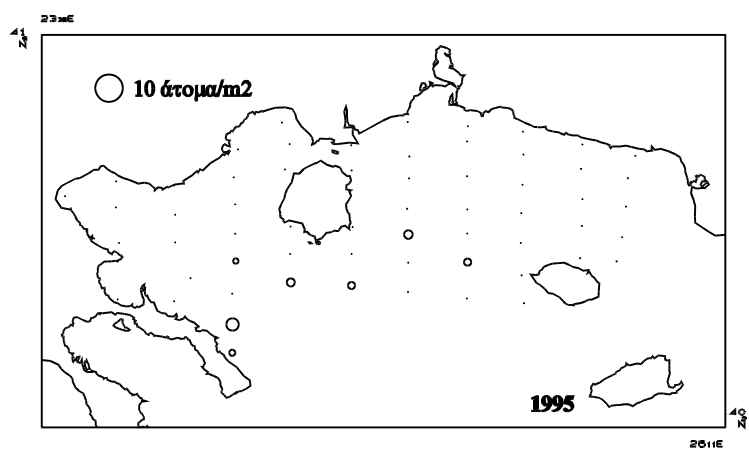


*Trachurus trachurus*





*Vinciguerria spp.*



## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙΙ

## ΙΣΤΟΛΟΓΙΚΗ ΠΕΡΙΓΡΑΦΗ ΤΩΝ ΩΟΘΗΛΑΚΙΩΝ ΓΑΥΡΟΥ

Η μορφολογία της θηλυκής γονάδας των τελεόστεων, καθώς και η ανάπτυξη των ωοκυττάρων έχουν περιγραφεί από τους Hoar (1969), Wallace & Selman (1981), DeVlaming (1983), Nagahama (1983), Guraya (1986), Wallace et al. (1987), Selman & Wallace (1989), West (1990) και Σωμαράκη (1994). Οι γονάδες του *Engraulis mordax* περιγράφονται απ' τους Hunter & Macewicz (1985).

Η γονάδα του γαύρου, όπως και των περισσότερων τελεόστεων είναι ένα ζεύγος κοίλων οργάνων και περιέχει ωογόνια (*oogonia*), ωοκύτταρα (*oocytes*), και τα περί αυτών ωοθηλακικά κύτταρα (*follicle cells*), στηρικτικό ιστό ή στρώμα (*stroma*), και κυκλοφορικό, καθώς και νευρικό ιστό. Τα γοναδικά ωοθηλάκια (ovarian follicles) αναπτύσσονται από, ή, σε στενή σύνδεση με το βλαστικό επιθήλιο (*germinal epithelium*), το οποίο καλύπτει την επιφάνεια της γονάδας (σαν προέκταση του περιτόναιου) και επίσης επεκτείνεται στην κοιλότητα της ωοθήκης (ovarian cavity ή lumen). Με τη συμμετοχή και αγγειοβρειθούς συνδετικού ιστού σχηματίζεται ένα πυκνό δίκτυο ωογενών πτυχών (ovigenous folds), μέσα στις οποίες σχηματίζονται τα ωογόνια από πρόδρομα κύτταρα, μέσα, ή, κοντά στο βλαστικό επιθήλιο. Απ' τα ωογόνια προκύπτουν τα ωοκύτταρα.

Κάθε ωοκύτταρο, πολύ νωρίς κατά τη διάρκεια της αρχικής του ανάπτυξης περιβάλλεται σε κάποια φάση από ένα στρώμα ωοθηλακικών κυττάρων. Με την αύξηση του ωοκυττάρου, τα ωοθηλακικά κύτταρα πολλαπλασιάζονται σχηματίζοντας μία συνεχή μονο-στοιβάδα ωοθηλακικών κυττάρων, τα κοκκιώδη κύτταρα (*the granulosa cell layer*). Ταυτόχρονα, στοιχεία συνδετικού ιστού οργανώνονται και σχηματίζουν ένα επιπλέον εξωτερικό στρώμα, τη θήκη (*the thecal layer*). Το τελευταίο περιέχει ινοβλάστες, ίνες κολλαγόνου, αιμοφόρα αγγεία και άλλα ειδικά κύτταρα. Το αναπτυσσόμενο ωοκύτταρο χωρίζεται απ' το ωοθηλάκιο μέσω μιας μη κυτταρικής μεμβράνης, του χορίου (*chorion, zona radiata, vitelline membrane, zona pellucida*).

*Ωογένεση-Λεκιθογένεση*

Το πρώτο στάδιο διαφοροποίησης των θηλυκών γαμετών είναι ο μετασχηματισμός, μετά από διαδοχικές μιτωτικές διαιρέσεις, των ωογονίων σε πρωτογενή ωοκύτταρα (*primary oocytes*). Στη συνέχεια, τα ωοκύτταρα εισέρχονται σε μία περίοδο ανάπτυξης κατά την οποία αυξάνονται σε μέγεθος, κυρίως, λόγω της συσσώρευσης λεκίθου (*yolk*).

*Πρωτογενής ανάπτυξη (Primary growth phase ή first growth phase)*

1. Χρωματινικό-Πυρηνισκικό (*Chromatin nucleolar stage*). Το πρώτο αυτό στάδιο πρωτογενούς ανάπτυξης χαρακτηρίζεται από ένα μεγάλο πυρήνα, που περιβάλλεται από ένα λεπτό κυτταρόπλασμα, και περιέχει έναν πυρηνίσκο και νημάτια χρωματίνης. Το ωοκύτταρο, το οποίο είναι σφαιρικό σε αυτή τη φάση, περιβάλλεται μόνο από λίγα ωοθηλακικά κύτταρα.

2. Περιπυρηνισκικό στάδιο (*Perinucleolar stage*). Ο πυρήνας (*germinal vesicle*) αυξάνεται σε μέγεθος και εμφανίζονται πολλαπλοί πυρηνίσκοι κυρίως στην περιφέρεια του. Το κύτταρο αρχίζει να γίνεται όλο και περισσότερο επιμήκες (ελλειψοειδές). Το κυτταρόπλασμα βάφεται κατά κανόνα ομοιόμορφα, αλλά λιγότερο έντονα. Στο τέλος του περιπυρηνισκικού σταδίου, στην επιφάνεια του ωοκυττάρου σχηματίζονται πολυάριθμες μικρολάχνες (*microvilli*), γύρω από τις οποίες αρχίζουν να συσσωρεύονται πρόδρομα υλικά του χορίου. Επίσης, στην περιπυρηνική περιοχή συσσωρεύεται μία κοκκιώδης μάζα, η οποία εμφανίζεται βασιόφιλη σε ιστολογικές τομές (*Balbani bodies* ή *yolk nucleus*)

*Δευτερογενής ανάπτυξη (Secondary growth phase) -Λεκιθογένεση (Vitellogenesis)*

3. Στάδιο κυστιδίων λεκίθου (*Yolk vesicle (cortical alveoli) formation*). Το στάδιο αυτό χαρακτηρίζεται απ' την εμφάνιση κυστιδίων λεκίθου στο κυτταρόπλασμα. Σε παρασκευάσματα A-H, αυτές οι σφαιρικές δομές φαίνονται κενές και συνήθως είναι δυσδιάκριτες. Τα κυστίδια σιγά-σιγά αυξάνουν σε μέγεθος και σε αριθμό σχηματίζοντας αρκετές περιφερειακές σειρές, και δημιουργούν τις λεγόμενες φλοιώδεις κυψελίδες (*cortical alveoli*) στην περιφέρεια της ωοκυτταρικής μεμβράνης, οι οποίες απελευθερώνουν το περιεχόμενό τους στο εσωτερικό της μεμβράνης του αβγού κατά τη γονιμοποίηση. Δεν είναι λέκιθος με την αυστηρή έννοια, εφόσον δεν αποτελούν πηγή τροφής για το έμβρυο. Στο στάδιο αυτό, τόσο η κοκκιώδης όσο και η στοιβάδα θήκης του ωοθηλακίου έχουν σχηματιστεί. Σταγονίδια ελαίου (*fat vesicles, vacuoles ή globules, fatty ή lipid ή oil droplets*) δεν υπάρχουν, αφού τα ώριμα αβγά του γαύρου δεν περιέχουν σταγόνες ελαίου (*lipid ή oil globules*).

4. *Λεκιθογενετικό στάδιο (Vitellogenic (yolk) stage)*. Τα *λεκιθογενετικά ωοκύτταρα (vitellogenic ή yolk-stage oocytes)* χαρακτηρίζονται από την εμφάνιση λεκιθοπρωτεϊνών σε γεμάτα υγρό ηωσινόφιλα σφαιρίδια (*yolk spheres, granules ή globules*). Η απόθεση σφαιριδίων ξεκινάει απ' την περιφέρεια του κυττάρου και σταδιακά εκτείνεται έως την περιπυρηνική περιοχή. Κατά τη διαδικασία, τα σφαιρίδια αυξάνουν σε μέγεθος. Ο πυρήνας είναι ελλειψοειδής και περιέχει αρκετούς πυρηνίσκους. Με την πρώτη εμφάνιση της λεκίθου στο κύτταρο, και το χόριο αποκτά τη χαρακτηριστική γραμμωτή μορφή του. Τα κοκκιώδη κύτταρα του επιθηλίου αυξάνουν σε μέγεθος και παρουσιάζουν ορθογώνιο σχήμα, σε εγκάρσια τομή, με μεγάλους ελλειψοειδείς πυρήνες.

#### *Τελική ωρίμανση (Final maturation) (Εικόνα 1)*

5. *Ωριμο στάδιο (Ripe (mature) stage)*. Η τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων ξεκινάει με τη *μετανάστευση του πυρήνα (migratory nucleus stage)* από κεντρική σε περιφερειακή θέση (προς το ζωικό πόλο), και τη *διάλυση της πυρηνικής μεμβράνης (germinal vesicle breakdown)*. Τη μετανάστευση και διάλυση του πυρήνα αμέσως ακολουθούν η συγχώνευση των σφαιριδίων της λεκίθου σε πλακίδια λεκίθου (*yolk plates*) και μια γρήγορη αύξηση σε μέγεθος των ωοκυττάρων, λόγω της ενυδάτωσής τους (*hydration*). Η διαδικασία της ενυδάτωσης, η οποία είναι κανόνας για είδη με πελαγικά αβγά, αυξάνει την πλευστότητα των αβγών στο θαλασσινό νερό. Τα κύτταρα αυξάνουν πολύ σε μέγεθος και οι στοιβάδες του επιθηλίου τεντώνονται και λεπταίνουν σε μεγάλο βαθμό. Το ίδιο και το χόριο το οποίο χάνει τις γραμμώσεις του.

Το τελευταίο στάδιο της τελικής ωρίμανσης είναι η *ωορρηξία (ovulation)*: Μετά την ολοκλήρωση της πρώτης μειωτικής διαίρεσης, τα *ωοθηλάκια αποκολλούνται από το χόριο, διαρρηγνύονται και τα αβγά (είναι πλέον αβγά και όχι ωοκύτταρα) ελευθερώνονται στην κοιλότητα της γονάδας (ovarian lumen)*. Τα αβγά συνεχίζουν τη μείωση έως και τη δεύτερη μειωτική μετάφαση. Η απελευθέρωσή τους στο νερό γίνεται μέσω των *ωαγωγών (oviducts)*.

Η διαδικασία της ωορρηξίας οδηγεί στο σχηματισμό *κενών ωοθηλακίων (postovulatory follicles, corpora lutea)*, δομές που απορροφούνται γρήγορα ή αργά ανάλογα με τη θερμοκρασία.

#### *Αποδιοργάνωση των κενών ωοθηλακίων*

Η μελέτη της αποδιοργάνωσης των κενών ωοθηλακίων είναι ιδιαίτερα σημαντική στην περίπτωση που οι δομές αυτές χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση της συχνότητας ωοτοκίας. Με αρχή την πρωτοποριακή δουλειά των Hunter & Goldberg (1980), τα κενά ωοθηλάκια χρησιμοποιούνται όλο και περισσότερο για το σκοπό αυτό.

Αρχικά τα κενά ωοθηλάκια είναι διακριτές δομές, οι οποίες όμως γρήγορα αποδιοργανώνονται και απορροφούνται. Όπως ήδη αναφέρθηκε, ο ρυθμός της αποδιοργάνωσης αυξάνεται με την αύξηση της θερμοκρασίας, εντούτοις στις θερμοκρασίες που ζει συνήθως ο γαύρος και τα άλλα κλουπεοειδή (13-19 °C), τα κενά ωοθηλάκια απορροφούνται σε 3-4 μέρες και μπορούν να ταξινομηθούν σε τρία στάδια σύμφωνα με τους Hunter & Goldberg (1980) και Hunter & Macewicz (1985):

#### *Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "0 Ημερών" (Age "0 Day" postovulatory follicles-POFs-0)*

Κατά την ωορρηξία το αποκαλούμενο χορδόμορφο ωοθηλάκιο σχηματίζει χαλαρές πτυχές ή βρόχους και είναι ακόμα λεπτό και "τεντωμένο". Μετά την ωοτοκία, το κενό ωοθηλάκιο είναι περισσότερο συμπαγές, με έντονες πτυχές ή βρόχους, σχετικά μεγάλο, ακανόνιστο σε σχήμα, και με μία ακανόνιστη κοιλότητα (*lumen*). Τα κοκκιώδη κύτταρα είναι πολύ χαρακτηριστικά: Συνήθως υπερτροφικά, κυλινδρικά ή κυβοειδή, διατεταγμένα στη σειρά και με μεγάλους "υγείς" πυρήνες. Οι τελευταίοι βρίσκονται αρχικά στην κορυφή των κυττάρων, προς την κοιλότητα του ωοθηλακίου και στη συνέχεια μετατοπίζονται στη βάση των κυττάρων, προς την πλευρά των κυττάρων θήκης.

#### *Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "1 Ημέρας" (Age "1 Day" postovulatory follicles, POFs-1)*

Είναι σαφώς μικρότερα, όχι τόσο πτυχωτά και λιγότερο ακανόνιστα. Η κοιλότητά τους είναι περιορισμένη. Τα κοκκιώδη κύτταρα, στην πλειοψηφία τους, δεν είναι πλέον διατεταγμένα σε σειρά. Πολλοί πυρήνες είναι πυκνωτικοί (σε φάση αποδιοργάνωσης, μικρότεροι και έντονα βασεόφιλοι, βάφονται έντονα με την αιματοξυλίνη), υπάρχουν κυστίδια, και πολύ λίγες κυτταρικές μεμβράνες είναι ακέραιες.

#### *Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "2+ Ημερών" (Postovulatory follicles >28h, POFs-2+)*

Είναι πολύ μικρά (μικρότερα κατά το μισό ή περισσότερο σε σχέση με τα POFs-1), και ως εκ τούτου σπανιότερα στις τομές. Έχουν πολύ μικρή ή καθόλου κοιλότητα. Τα κοκκιώδη κύτταρα είναι

διαλυμένα, σχεδόν μια μάζα, χωρίς κυτταρικές μεμβράνες. Οι εναπομείναντες πυρήνες είναι πυκνωτικοί και υπάρχουν πολλά κυστίδια. Σε αυτή τη φάση, τα κενά ωθηλάκια δεν μπορούν να διακριθούν απ' τα β-ατρητικά κύτταρα.

**Εικόνα 1**

Τελική ωρίμανση και μορφολογία των κενών ωοθηλακίων του γαύρου, *Engraulis encrasicolus*

- A.** Στάδιο ενυδάτωσης (πρώιμο). Τα ωοκύτταρα στο στάδιο της ενυδάτωσης (H) είναι πολύ μεγάλα σε σχέση με τα λεκιθογενετικά κύτταρα (Y) και ο πυρήνας τους έχει μεταναστεύσει στο ζωικό πόλο (a.p.) όπου η πυρηνική μεμβράνη έχει διαλυθεί. Διακρίνονται οι πλάκες της λεκίθου.
- B.** Στάδιο ενυδάτωσης (όψιμο).
- C.** Στάδιο ωορρηξίας (ωοτοκίας). Η γονάδα έχει χαλαρή δομή και περιέχει αβγά (O) όσο και νέα κενά ωοθηλάκια (POF-0).
- D.** Γονάδα ψαριού που πρόσφατα ελευθέρωσε μια ομάδα αβγών (batch). Διακρίνονται πλήθος μεγάλων, νέων κενών ωοθηλακίων (POF-0).
- E.** Διαφορετικοί τύποι κενών ωοθηλακίων.
- Ea.** Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "0 Ημερών" (POF-0)
- Eb.** Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "0 Ημερών" (POF-0)
- Ec.** Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "1 Ημέρας" (POF-1)
- Ed.** Κενά Ωοθηλάκια ηλικίας "2+ Ημερών" (POF-2+)

**Συντμήσεις**

H : ενυδατωμένο ωοκύτταρο  
 O : αβγό (ωορρηξία)  
 Y : λεκιθογενετικό ωοκύτταρο  
 Yn : ωοκύτταρο στο στάδιο των κυστιδίων λεκίθου  
 U : πρωτογενές ωοκύτταρο  
 POF-0 : Κενό Ωοθηλάκιο ηλικίας "0 Ημερών"  
 POF-1 : Κενό Ωοθηλάκιο ηλικίας "1 Ημέρας"  
 POF-2+ : Κενό Ωοθηλάκιο ηλικίας "2+ Ημερών"  
 a.p. : ζωικός πόλος  
 g : κοκκιώδη κύτταρα  
 s : κύτταρα θήκης  
 n : πυρήνας κοκκιωδών κυττάρων  
 L : κοιλότητα ωοθηλακίου  
 y.g. : σφαιρίδια λεκίθου  
 y.v. : κυστίδια λεκίθου  
 z.r. : χόριο  
 p : πυρηνίσκος  
 f.c.l. : στρώμα ωοθηλακικών κυττάρων









## ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ IV

## ΣΥΝΑΘΡΟΙΣΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΙΧΘΥΟΝΥΜΦΩΝ ΓΑΥΡΟΥ

Το Παράρτημα αυτό σκοπό έχει τη μελέτη των αλλαγών στη μορφολογία και το πρότυπο κατανομής (συναθροιστικότητας) των ιχθυονυμφών του γαύρου. Θεωρήσαμε ότι μια συνδυαστική ανάλυση των παραπάνω παραμέτρων θα μας βοηθούσε στον εντοπισμό πιθανών ουδών (Balon 1975, 1981, 1984) κατά τη ιχθυονυμφική περίοδο του είδους.

Η συναθροιστικότητα στο χώρο των νεαρών σταδίων των ψαριών μπορεί να είναι σημαντικός παράγοντας για τη διαδικασία της στρατολόγησης (Smith 1973, Lasker 1978, Hewitt 1981, Houde & Lovdal 1985, McGurk 1986). Έχει συνδεθεί με την επιτυχία της διατροφής (Hewitt 1981), την οντογένεση της συμπεριφοράς κοπαδιάσματος (Hewitt 1981) και τη θνησιμότητα λόγω θήρευσης (McGurk 1986, 1987a,b). Η συναθροιστικότητα έχει περιγραφεί για τα αβγά της σαρδέλας, της Καλιφόρνια *Sardinops sagax* (Smith 1973), τις ιχθυονύμφες του γαύρου της Καλιφόρνια *Engraulis mordax* και σαφριδιού *Trachurus symmetricus* (Hewitt 1981), τα αβγά του βακαλάου (haddock) *Melanogrammus aeglefinus* (Koslow et al. 1985b), τα διάφορα taxa του Biscayne Bay, συμπεριλαμβανομένου και του *Engraulidae Anchoa mitchilli* (Houde & Lovdal 1985), τις ιχθυονύμφες της ρέγγας του Ατλαντικού, *Clupea harengus harengus* (Henri et al. 1985) και του Ειρηνικού *Clupea harengus pallasi* (McGurk 1987b), τις ιχθυονύμφες του τόνου *Thunnus maccoyii* (Davis et al. 1990) και τις ιχθυονύμφες του κολιού *Scomber japonicus* (Matsuura & Hewitt 1994).

Η κατανομή των αβγών και των ιχθυονυμφών καθορίζεται αρχικά απ' την αναπαραγωγική συμπεριφορά των ενηλίκων. Για να επιτευχθεί επιτυχώς η γονιμοποίηση, τα αβγά πρέπει να ελευθερωθούν όταν τα ενήλικα είναι πυκνά συναθροισμένα και η απελευθέρωση γαμετών/γονιμοποίηση πρέπει να λάβει χώρα σχεδόν ταυτόχρονα (Hewitt 1981). Είδη με βενθικά αβγά, όπως η ρέγγα, αποθέτουν τα αβγά σε πυκνές συναθροίσεις πάνω στο υπόστρωμα, τα οποία αναπτύσσονται και οι ιχθυονύμφες κατά την εκκόλαψη ελευθερώνονται στη στήλη του νερού (McGurk 1987b). Στη συνέχεια τα αβγά ή οι νεοεκκολαπτόμενες ιχθυονύμφες διασπείρονται προς οριζόντιες κατευθύνσεις. Τα πρότυπα κατανομής εξαρτώνται από τη διασπορά, δηλ. την παθητική διάχυση και την ενεργητική μεταφορά απ' τα ρεύματα (Smith 1973). Μετά από μερικές ημέρες ή εβδομάδες, οι ιχθυονύμφες αρχίζουν να ξανασυναθροίζονται, γεγονός που είναι περισσότερο εμφανές στα πελαγικά είδη με συμπεριφορά κοπαδιάσματος.

Οι καμπύλες συναθροιστικότητας-ηλικίας σε πολλά είδη έχουν χαρακτηριστικό σχήμα "U": Αρχικά η συναθροιστικότητα είναι υψηλή, στη συνέχεια γρήγορα ελαττώνεται, καθώς τα αβγά και οι ιχθυονύμφες διασπείρονται και στη συνέχεια αυξάνεται και πάλι, καθώς οι αναπτυσσόμενες ιχθυονύμφες αρχίζουν να συναθροίζονται σε κοπάδια (Hewitt 1981, McGurk 1987b). Διαειδικές διαφορές στη συναθροιστικότητα έχουν αποδοθεί σε διαφορές σε χαρακτηριστικά των ιστοριών ζωής, όπως η αναπαραγωγική συμπεριφορά των ενηλίκων και η τροφική οικολογία, μέγεθος, αύξηση και θνησιμότητα των ιχθυονυμφών (Smith 1973, Hewitt 1981, Koslow et al. 1985b, McGurk 1987b).

Η μελέτη της συναθροιστικότητας των ιχθυονυμφών του γαύρου σε συνάρτηση με το μήκος βασίστηκε σε πέντε ερευνητικά ταξίδια (Somarakis et al. 1998, Table 1, Fig. 1) και ένα σύνολο 474 σταθμών. Τα μήκη των ιχθυονυμφών στρογγυλοποιήθηκαν σε κλάσεις του 1-mm (π.χ. 2-2.99: 2.5mm) και τα δεδομένα συνοψίστηκαν ως αριθμοί ατόμων/m<sup>2</sup> ανά κλάση μήκους.

Οι σταθμοί χωρίστηκαν σε τρεις κατηγορίες, ανάλογα με την ώρα που πραγματοποιήθηκαν: Μέρα (D), Νύχτα (N) και Ημίφως (T). Ως σταθμοί ημίφωτος (twilight) θεωρήθηκαν οι σταθμοί που έλαβαν χώρα μία ώρα πριν και μία ώρα μετά την ανατολή και τη δύση του ηλίου (Morse 1989).

Οι αναλύσεις έλαβαν χώρα μετά την ενοποίηση (pooling) του συνόλου των σταθμών και εκτίμηση της μέσης αφθονίας ανά κατηγορία μήκους. Η ενοποίηση δεδομένων διαφορετικού χώρου και χρόνου έχει σαν αποτέλεσμα την ολοκλήρωση της χωρικής και χρονικής ετερογένειας και τα αποτελέσματα της ανάλυσης αντιπροσωπεύουν μέσες συνθήκες (Hewitt 1981, Morse 1989).

Οι αρνητικοί σταθμοί (όπου δεν πιάστηκε καμιά ιχθυονύμφη γαύρου και από τα δύο δίκτυα) δεν χρησιμοποιήθηκαν στην ανάλυση (Hewitt 1981) αν και τα αποτελέσματα δεν επηρεάζονταν (Somarakis et al. 1998).

Τα αποτελέσματα μιας πληθυσμιακής δειγματοληψίας μπορούν να παρουσιαστούν ως ένα ιστόγραμμα αριθμού ατόμων/δειγματοληπτική μονάδα (quadrat), το οποίο στην περίπτωση συναθροιστικών πληθυσμών είναι λοξό (skew), με ένα δυσανάλογα μεγάλο ποσοστό οργανισμών να είναι συγκεντρωμένο σε ένα μικρό αριθμό δειγμάτων. Συνοπτικά, ένα τέτοιο ιστόγραμμα μπορεί να περιγραφεί από μια εκτίμηση του μέσου και της διακύμανσης του πληθυσμού. Υπάρχουν διάφοροι δείκτες, ευαίσθητοι στην ένταση του προτύπου κατανομής, και οι οποίοι είναι συνάρτηση του μέσου και της διακύμανσης. Ορισμένοι απ' αυτούς επηρεάζονται από την πυκνότητα του πληθυσμού, όπως η αναλογία “διακύμανση/μέσος”, ο “δείκτης συστάδος” (index of clumping, David & Moore 1954) και ο “μέσος συνωστισμός” (mean crowding, Lloyd 1967). Άλλοι, δεν επηρεάζονται από την πυκνότητα, όπως ο “δείκτης διασποράς” (index of dispersion) του Morishita (1959) και η “συναθροιστικότητα” (patchiness) του Lloyd (1967).

Οι δείκτες αυτοί μετρούν την “ένταση του προτύπου κατανομής” (pattern intensity), δηλαδή, το βαθμό με τον οποίο η τοπική πυκνότητα διακυμαίνεται από το ένα μέρος στο άλλο. Η διακριτικότητα (resolution) των δεικτών αυτών (δηλ., η ελάχιστη κλίμακα στην οποία η ένταση του προτύπου μπορεί να ανιχνευθεί) είναι η απόσταση η οποία διανύεται κατά την πραγματοποίηση μίας λοξής πλαγκτονικής σύρσης (Hewitt 1981).

Στην παρούσα εργασία χρησιμοποιείται η “συναθροιστικότητα” του Lloyd (1967), η οποία είναι συνάρτηση του “μέσου συνωστισμού”. Ο Lloyd ορίζει το συνωστισμό ( $m^*$ ) σαν “το μέσο αριθμό άλλων ατόμων ανά άτομο στην ίδια δειγματοληπτική μονάδα (quadrat)”:

$$m^* = \frac{\sum_{i=1}^Q x_i(x_i - 1)}{\sum_{i=1}^Q x_i} = m + \left( \frac{\sigma^2}{m} - 1 \right)$$

όπου ο πληθυσμός κατανέμεται σε  $Q$  μονάδες,  $x_i$  είναι ο αριθμός των οργανισμών στη μονάδα  $i$ ,  $\sigma^2$  είναι η διακύμανση του πληθυσμού και  $m$  είναι ο μέσος του πληθυσμού. Δηλαδή, ο μέσος συνωστισμός είναι η μέση πυκνότητα τροποποιημένη κατά την ποσότητα που η αναλογία διακύμανσης/μέσου διαφέρει από τη μονάδα. Σε ένα πληθυσμό που κατανέμεται τυχαία η διακύμανση ισούται με το μέσο, άρα τα  $m$  και  $m^*$  είναι ίδια.

Η συναθροιστικότητα είναι ο μέσος συνωστισμός διά της μέσης πυκνότητας:

$$\frac{m^*}{m} = 1 + \frac{\sigma^2 - m}{m^2}$$

και μπορεί να θεωρηθεί ότι μετράει πόσες φορές πιο συνωστισμένο είναι ένα μέσο άτομο σε σχέση με ένα άτομο ενός πληθυσμού ίδιας μέσης πυκνότητας, αλλά τυχαία κατανομημένου. Η συναθροιστικότητα είναι μια ιδιότητα του χωρικού προτύπου κατανομής και είναι ανεξάρτητη από την πυκνότητα του πληθυσμού: δύο πληθυσμοί μπορεί να έχουν τον ίδιο βαθμό συναθροιστικότητας ακόμα και αν οι πυκνότητές τους διαφέρουν (Pielou 1977).

Η αρνητική διωνυμική κατανομή (negative binomial distribution, Lloyd 1967) ή η  $\Delta$ -κατανομή (Pennington 1983, 1996) προσεγγίζουν πολύ καλά τις συναθροιστικές κατανομές. Ο Lloyd (1967) δίνει τύπους εκτίμησης της συναθροιστικότητας βασισμένοι στην αρνητική διωνυμική κατανομή: Η αρνητική διωνυμική κατανομή καθορίζεται από δύο παραμέτρους: το μέσο ( $m$ ) και το  $k$ . Η διακύμανση του πληθυσμού είναι συνάρτηση των δύο αυτών παραμέτρων:

$$\sigma^2 = m + \frac{m^2}{k}$$

Άρα:

$$\frac{m^*}{m} = 1 + \frac{1}{k}$$

Αναλογικά, η δειγματοληπτική εκτίμηση της συναθροιστικότητας είναι:

$$\frac{x^*}{\bar{x}} = 1 + \frac{1}{\bar{k}}$$

όπου  $\bar{k}$  η εκτίμηση του  $k$  τη μέθοδο της μεγίστης πιθανοφάνειας (maximum likelihood estimate, Bliss & Fisher 1953):

$$\bar{k} \log(1 + \bar{x} / \bar{k}) = \log(N / f_0)$$

όπου  $f_0/N$  το ποσοστό των σταθμών με μηδενική πυκνότητα.

Η έκφραση του τυπικού σφάλματος της δειγματοληπτικής εκτίμησης της συναθροιστικότητας δίδεται απ' το Lloyd ως εξής:

$$S.E. \left[ \frac{x^*}{\bar{x}} \right] \cong \frac{1}{\bar{k}^2} \left[ \text{var}(\bar{k}) \right]^{1/2}$$

όπου  $\text{var}(\bar{k})$  είναι η δειγματοληπτική διακύμανση του  $k$ .

#### Μορφομετρική ανάλυση

Η μορφομετρική ανάλυση πραγματοποιήθηκε σε 120 ιχθυονύμφες με σκοπό να ανιχνευθούν τυχόν μορφολογικές αλλαγές κατά την ανάπτυξη των τρεφομένων ιχθυονυμφών, οι οποίες να σχετίζονται με αλλαγές στη συναθροιστικότητα. Στην προκαταρκτική αυτή ανάλυση μετρήθηκαν:

- το μήκος από την άκρη του ρύγχους έως το τέλος του ουρόστουλου ή των υποουραίων πλακών,
- το προεδρικό μήκος: το μήκος από την άκρη του ρύγχους έως την έδρα,
- το προθωρακικό μήκος: το μήκος από την άκρη του ρύγχους έως την απαρχή του θωρακικού περυγίου,
- το μήκος του κεφαλιού: το μήκος από την άκρη του ρύγχους έως την βάση των θωρακικών περυγίων,
- το θωρακικό ύψος σώματος: το ύψος του σώματος στην βάση των θωρακικών περυγίων,
- το ύψος του κεφαλιού, μετρούμενο πίσω από τα μάτια και,
- το εδρικό ύψος σώματος: το ύψος του σώματος στο τέλος του πεπτικού σωλήνα.

Οι μετρήσεις έγιναν στο στερεοσκόπιο με τις ιχθυονύμφες τοποθετημένες σε νερό για να αποφευχθεί πιθανή τους συρρίκνωση.

Πολυμεταβλητή ανάλυση μορφομετρικών. Ανάλυση Κυρίων Συνιστωσών (Principal Component Analysis) Η χρήση πολυμεταβλητών μεθόδων ανάλυσης των μορφομετρικών μετρήσεων, όπως η Ανάλυση Κυρίων Συνιστωσών (PCA), δίνει τη δυνατότητα εκτίμησης της πολυπαραγοντικής αλλομετρίας (Jolicœur 1963a, Pimentel 1979). Η PCA παρέχει την δυνατότητα της απομόνωσης της μεταβλητότητας των μορφομετρικών μετρήσεων που οφείλεται στο μέγεθος, ώστε να μπορούν να εκτιμηθούν οι αλλαγές στο σχήμα (Jolicœur 1963b, Humphries et al. 1981). Η PCA δημιουργεί μια νέα ομάδα μεταβλητών PC1, PC2, ... που εκφράζουν ποσοστιαία, με τη σειρά που δημιουργούνται, τη συνολική μεταβλητότητα των αρχικών μεταβλητών. Με άλλα λόγια η PC1 εξηγεί το μεγαλύτερο ποσοστό της συνολικής διακύμανσης που περιέχεται στις αρχικές μεταβλητές, η PC2 το αμέσως επόμενο κ.ο.κ. Οι τιμές των νέων μεταβλητών (scores) είναι συνδυασμός των αρχικών και υπολογίζονται με τον πολλαπλασιασμό των συντελεστών κάθε Κύριας Συνιστώσας με τις κανονικοποιημένες αρχικές μεταβλητές. Έτσι για κάθε άτομο δημιουργείται μια νέα ομάδα μεταβλητών PC1, PC2, ... ανεξάρτητων μεταξύ τους που αντικαθιστά τις αρχικές. Ειδικά στις αναλύσεις μορφομετρικών δεδομένων η πρώτη κύρια συνιστώσα (PC1) εξηγεί το μεγαλύτερο ποσοστό της μεταβλητότητας των αρχικών μεταβλητών και εκφράζει το πολυπαραγοντικό μέγεθος (Jolicœur 1963a,b). Οι επόμενες κύριες συνιστώσες θεωρείται ότι περιέχουν την ανεξάρτητη του μεγέθους πληροφορία που ερμηνεύεται ως αλλαγές στο σχήμα, όπως συνολικά εκφράζεται από τις αρχικές μεταβλητές. Οι γραφικές παραστάσεις των τιμών (scores) των PC2, PC3, ..., PC<sub>p</sub> σε σχέση με τα scores PC1 εντοπίζουν διαφορές μεταξύ ομάδων (π.χ. σταδίων). Η ερμηνεία των διαφορών μεταξύ των ομάδων γίνεται με βάση τα ιδιοδιανύσματα (component loadings) που προκύπτουν για κάθε κύρια συνιστώσα και εκφράζουν την "συνεισφορά" των αρχικών μεταβλητών στην δημιουργία των νέων (Jolicœur 1963b, Pimentel 1979).

Οι μεταβλητές μετασχηματίστηκαν λογαριθμικά. Ο μετασχηματισμός είναι απαραίτητος σε δεδομένα αύξησης αφού ανεξαρτητοποιεί τον πίνακα διασποράς - συνδιασποράς από το μέγεθος και την κλίμακα μέτρησης (Jolicœur 1963b). Για την ανάλυση χρησιμοποιήθηκε ο πίνακας συνδιασποράς (covariance matrix) των log-μετασχηματισμένων μεταβλητών (Jolicœur 1963b, Pimentel 1979, Humphries et al. 1981).

Η ανάλυση πραγματοποιήθηκε στο λογισμικό SYSTAT (Systat Inc. 1988, Evanston, IL) και τα αποτελέσματα συνοψίζονται στον Πίνακα 1. Τα ιδιοδιανύσματα της PC1 ήταν όλα θετικά και μεγάλα γιατί η Πρώτη Συνιστώσα εκφράζει το μέγεθος (Jolicœur 1963b, Pimentel 1979, Humphries et al. 1981). Η συνιστώσα PC2 εξηγούσε σχεδόν όλη την υπόλοιπη διακύμανση (7%) και περιέγραφε την αντίθεση (contrast) μεταξύ των πλατών (κυρίως του Han) και των μηκών.

**Πίνακας 1.** Αποτελέσματα (loadings) της Ανάλυσης Κυρίων Συνιστωσών (Principal Component Analysis) για έξι (6) μορφομετρικούς χαρακτήρες των ιχθυονυμφών γαύρου (n=120).

Μεταβλητή	Πρώτη Κύρια Συνιστώσα (PC1)	Δεύτερη Κύρια Συνιστώσα (PC2)
Μήκος (L)	0.168	0.012
Προεδρικό (Pan)	0.166	0.013
Προθωρακικό (Pdor)	0.149	0.014
Ύψος στο θωρακικό περύγιο (Hpe1)	0.134	-0.001
Ύψος στην έδρα (Han)	0.210	-0.027
Ύψος κεφαλιού (Hh)	0.170	-0.002
% της Διακύμανσης που εξηγείται	92.79	7.04

**ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ V**

**ΔΗΜΟΣΙΕΥΣΕΙΣ**