**ΩΚΕΑΝΟΓΡΑΦΙΚΗ & ΒΙΟΛΟΓΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΙΧΘΥΟΠΛΑΓΚΤΟΥ ΤΗΣ ΣΑΡΔΕΛΑΣ, *Sardina pilchardus*, (Walbaum, 1792)
ΣΤΗΝ ΠΑΡΑΚΤΙΑ ΚΕΝΤΡΙΚΗ ΕΛΛΑΔΑ**

Διδακτορική διατριβή
Κ. Θ. Γκάνια

ΒΟΛΟΣ 2003

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗΣ & ΠΛΗΡΟΦΟΡΗΣΗΣ
ΕΙΔΙΚΗ ΣΥΛΛΟΓΗ «ΓΚΡΙΖΑ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ»

Αριθ. Εισ.: 2435/2

Ημερ. Εισ.: 29-07-2003

Δωρεά:

Ταξιθετικός Κωδικός: Δ

597.450 949 5

ΓΚΑ

ΩΚΕΑΝΟΓΡΑΦΙΚΗ & ΒΙΟΛΟΓΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΙΧΘΥΟΠΛΑΓΚΤΟΥ ΤΗΣ
ΣΑΡΔΕΛΑΣ, *Sardina pilchardus*, (Walbaum, 1792) ΣΤΗΝ ΠΑΡΑΚΤΙΑ ΚΕΝΤΡΙΚΗ ΕΛΛΑΔΑ

Τριμελής συμβουλευτική επιτροπή:

Θεοδώρου Αθανάσιος: Καθηγητής Σχ. Γεωπονίας Παν/μίου Θεσσαλίας (Επιβλέπων)

Κουτσικόπουλος Κων/νος: Αν. Καθηγητής Τμ. Βιολογίας Παν/μίου Πατρών

Στεργίου Κων/νος: Αν. Καθηγητής Τμ. Βιολογίας Α.Π.Θ.

Υπόλοιπα μέλη επταμελούς εξεταστικής επιτροπής:

Νεοφύτου Χρήστος: Καθηγητής Σχ. Γεωπονίας Παν/μίου Θεσσαλίας

Φερεντίνος Γεώργιος: Καθηγητής Τμ. Γεωλογίας Παν/μίου Πατρών

Παναγιωτάκη Παναγιώτα: Λέκτορας Σχ. Γεωπονίας Παν/μίου Θεσσαλίας

Παπαθεοδώρου Γεώργιος: Λέκτορας Τμ. Γεωλογίας Παν/μίου Πατρών

ΩΚΕΑΝΟΓΡΑΦΙΚΗ & ΒΙΟΛΟΓΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ ΤΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ
ΙΧΘΥΟΠΛΑΓΚΤΟΥ ΤΗΣ ΣΑΡΔΕΛΑΣ, *Sardina pilchardus*, (Walbaum, 1792)
ΣΤΗΝ ΠΑΡΑΚΤΙΑ ΚΕΝΤΡΙΚΗ ΕΛΛΑΔΑ

Κ. Θ. Γκάνιας

Στην οικογένεια μου

ΠΡΟΛΟΓΟΣ & ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

«Αξίζει ή όχι τον κόπο;». Ίσως το ερώτημα που διατυπώθηκε με τη μεγαλύτερη συχνότητα στη σκέψη μου τα τελευταία 5 χρόνια. Πολλές φορές κατά το διάστημα αυτό βρήκα μία απάντηση στην ελευθερία της δημιουργίας, στη χαρά της ανακάλυψης και σε διάφορα άλλα τετριμμένα στον λόγο συναισθήματα, που μόνο με ανθρώπους που ζούσαν ή είχαν ήδη ζήσει την εμπειρία ενός διδακτορικού έχω καταφέρει έως τώρα να μοιραστώ. Από την άλλη πλευρά, μόνιμο αντίβαρο στα συναισθήματα αυτά, το τίμημα το προσωπικό, το οικονομικό, η μονομανία, η απομόνωση, η αβεβαιότητα.... Καλώς ή κακώς ένα διδακτορικό δεν επιδέχεται ημίμετρα. Μπαίνεις στον κόσμο του, το υπηρετείς με όλες σου τις δυνάμεις και ξαναβγαίνεις στο συμβατικό κόσμο 4-5 χρόνια μεγαλύτερος, κρατώντας στα χέρια κάτι που το κοιτάς και το ξανακοιτάς να δεις εάν είναι ένα μωρό ή μία στοίβα άψυχων, μουτζουρωμένων χαρτιών.

Τελικά άξιζε ή όχι τον κόπο; Αν και η οριστική απάντηση ίσως δοθεί μετά από αρκετό καιρό, έχω ήδη την αίσθηση ότι αυτή θα είναι θετική.

Κατ' αρχάς θα ήθελα να ευχαριστήσω το σύνολο των μελών της συμβουλευτικής κι εξεταστικής μου επιτροπής. Τον επιβλέποντα μου, καθηγητή κύριο Αθανάσιο Θεοδώρου, ο οποίος μου έδωσε τη δυνατότητα να εκπονήσω αυτή τη διατριβή δείχνοντάς μου από την πρώτη κιόλας στιγμή την εμπιστοσύνη του. Τους αναπληρωτές καθηγητές κυρίους Στεργίου Κωνσταντίνο και Κουτσικόπουλο Κωνσταντίνο οι οποίοι ως μέλη της συμβουλευτικής μου επιτροπής, με τις μεστές και ευστοχες παρατηρήσεις τους, καθόρισαν σημαντικά την πορεία αυτής της διατριβής, από το τεχνικό της σκέλος μέχρι και τη συγγραφή της. Τα υπόλοιπα μέλη της επταμελούς εξεταστικής επιτροπής, τους καθηγητές κυρίους Χρήστο Νεοφύτου και Γεώργιο Φερεντίνο και τους λέκτορες κα Παναγιώτα Παναγιωτάκη και κο Γεώργιο Παπαθεοδώρου, για την προθυμία τους και το χρόνο που διέθεσαν για την εξέταση μου κατά τη υποστήριξη της διατριβής.

Η παρούσα διατριβή δε θα ήταν δυνατό να πραγματοποιηθεί χωρίς τη συμβολή κάποιων ανθρώπων. Θα ξεκινήσω από τους συνεργάτες μου στο Πανεπιστήμιο της Κρήτης και το Ινστιτούτο Θαλάσσιας Βιολογίας Κρήτης (Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ.), μιας κι εκεί εκπονήθηκε τόσο χρονικά όσο και ουσιαστικά το μεγαλύτερο κομμάτι αυτής της διατριβής. Κατ' αρχάς θέλω να ευχαριστήσω τον πολύτιμο συνεργάτη μου Στέλιο Σωμαράκη στις γνώσεις, την εμπειρία και τη διάθεση του οποίου στηρίχθηκε μεγάλο κομμάτι αυτής της διατριβής. Τον ομότιμο καθηγητή κο Νικόλαο Τσιμενίδη ο οποίος με «περιέθαλψε» στο εργαστήριο της Αλιευτικής Βιολογίας του Παν/μίου Κρήτης και ο οποίος ποτέ δεν αρνήθηκε να με στηρίξει στα μικρά και τα μεγάλα μου προβλήματα. Την κα Χρύσα Τσιμενίδου και την Ελένη Μαραβέγια, τόσο για τη βοήθειά τους στην εργαστηριακή ανάλυση του ιχθυοπλαγκτού όσο και για τη φιλική ατμόσφαιρα που δημιουργούσαν στο εργαστήριο. Τις μεταπτυχιακές φοιτήτριες Μαρία Παπαδάκη και Νατάσσα Παπακωνσταντίνου για την πολύτιμη βοήθειά τους στις εργαστηριακές αναλύσεις (βιομετρία, ιστολογική ανάλυση). Το Γιώργο Κουμουνδούρο, το Νίκο Παπανδρουλάκη και τον Jon Kristoffersen για τη βοήθειά τους στις φωτογραφίες των μικροσκοπικών δειγμάτων. Το Θανάση Μαχιά για τη στήριξη του και τους υπόλοιπους συνεργάτες μου από τον Τομέα Αλιείας του Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ., το Γιώργο Τσερπέ, τη Μαριάννα Γιαννουλάκη, τη Νότα Περιστεράκη και το Δημήτρη Βάτσο για τη συνεργασία και τη βοήθειά τους σε πολλά σημεία της διατριβής και την ευχάριστη ατμόσφαιρα που φρόντιζαν να υπάρχει στην έστω και μικρής διάρκειας συνύπαρξή μας στις νέες εγκαταστάσεις του Ινστιτούτου. Ιδιαίτερα ευχαριστώ τον Κώστα Λαμπράκη τόσο για τη βοήθειά του στις εργαστηριακές αναλύσεις, κυρίως όμως για τη συμπαράσταση και την ηθική του στήριξη. Θα ήθελα επίσης να ευχαριστήσω (χωρίς δυστυχώς να είναι δυνατόν να απαριθμήσω) τα μέλη του πληρώματος του 'ΦΙΛΙΑ' καθώς και τους όλους τους καθηγητές, ερευνητές, τεχνικούς και φοιτητές του Παν/μίου Κρήτης και του

Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ. που με βοήθησαν με κάθε τρόπο κατά την εκπόνηση του τεχνικού μέρους της διατριβής. Σε ότι αφορά τους συνεργάτες από το Πανεπιστήμιο της Πάτρας, θα ήθελα να τους ευχαριστήσω την Επ. Καθ. κα Νίνα Φραγγοπούλου και τους φοιτητές Βαγγέλη Τζανάτο, Μιχάλη Παπαγεωργίου, Αλέξη Ράμφο, Δημήτρη Βαβούλη και Ίσαρη Σταματίνα τόσο για τη συλλογή των δειγμάτων επαγγελματικής αλιείας από την περιοχή του Ιονίου όσο και για τον παραδειγματικό τους ενθουσιασμό κατά τη διάρκεια των ωκεανογραφικών ταξιδιών. Ιδιαίτερα ευχαριστώ τον Π. Χριστόπουλο διότι πραγματοποίησε ένα σημαντικό κομμάτι των βιομετρικών αναλύσεων των ενηλίκων ατόμων από την περιοχή του Ιονίου. Από το Εθνικό Κέντρο Θαλασσίων Ερευνών (Ε.Κ.Θ.Ε.) ευχαριστώ τον κο Κ. Παπακωνσταντίνου, καθώς και τον Αποστόλη Σιαπάτη και την κα Ηλέκτρα Καραγκίτσου για τη συλλογή των δειγμάτων επαγγελματικής αλιείας από την περιοχή του Αιγαίου. Τέλος από το Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, θα ήθελα να ευχαριστήσω όλους τους καθηγητές που με την εποικοδομητική τους παρέμβασή με βοήθησαν σε διάφορα θέματα της διατριβής, όλους τους συνεργάτες από το εργαστήριο Ωκεανογραφίας και ιδιαίτερα την κα Μπέλλα Θεοδώρου για την καλή της διάθεση και την ξεχωριστή της προθυμία στο να μεριμνά για οποιαδήποτε ανάγκη και πρόβλημα μου παρουσιάζονταν.

Η προσπάθεια αυτή δε θα είχε επιτευχθεί χωρίς το ενδιαφέρον και τη στήριξη της οικογένειάς μου στην οποία και είναι αφιερωμένη αυτή η δουλειά.

Βόλος, Μάιος 2003

Γκάνιας Κωνσταντίνος

Η παρούσα διατριβή πραγματοποιήθηκε στο πλαίσιο του ερευνητικού προγράμματος της Ευρωπαϊκής Ένωσης "Evaluation of the Southern Greek sardine stocks" DG XIV Project 98-039, φορέας διαχείρισης του οποίου ήταν το Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ. .

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

1.ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	1
1.1. Η ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ ΣΤΟΥΣ ΤΕΛΕΟΣΤΕΟΥΣ.....	1
1.2. ΠΑΡΑΓΟΝΤΕΣ ΠΟΥ ΕΛΕΓΧΟΥΝ ΤΗΝ ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ	2
1.3. ΕΚΤΙΜΗΣΕΙΣ ΤΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΑΒΓΩΝ.....	3
1.4. ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ ΣΤΟΥΣ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥΣ ΣΑΡΔΕΛΑΣ	6
1.5. Η ΣΑΡΔΕΛΑ ΣΤΙΣ ΕΛΛΗΝΙΚΕΣ ΘΑΛΑΣΣΕΣ	7
1.6. ΣΤΟΧΟΙ – ΔΙΑΡΘΡΩΣΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗΣ	8
2. ΓΕΝΙΚΗ ΜΕΘΟΔΟΛΟΓΙΑ.....	9
2.1. Η ΠΕΡΙΟΧΗ ΤΗΣ ΜΕΛΕΤΗΣ	9
2.2. ΙΧΘΥΟΠΛΑΓΚΤΟΝΙΚΗ & ΩΚΕΑΝΟΓΡΑΦΙΚΗ ΜΕΛΕΤΗ	10
2.3. ΜΕΛΕΤΗ ΤΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ ΤΩΝ ΕΝΗΛΙΚΩΝ	12
2.4. ΕΚΤΙΜΗΣΗ ΠΑΡΑΜΕΤΡΩΝ	14
2.4.1. Σωματικοί δείκτες.....	14
2.4.2. Συχνότητα ωοτοκίας.....	14
2.4.3. Γονιμότητα ομάδας.....	15
2.4.4. Ημερήσια παραγωγή αβγών.....	15
2.4.5. Ειδική ημερήσια γονιμότητα	16
2.4.6. Ετήσια γονιμότητα.....	16
2.4.7. Αναπαραγόμενη βιομάζα.....	17
2.4.8. Εκτιμητές μέσων.....	17
3. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΣΕ ΕΠΙΠΕΔΟ ΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥ.....	19
3.1. ΜΙΚΡΟΣΚΟΠΙΚΗ ΑΝΑΛΥΣΗ ΩΟΘΗΚΩΝ.....	19
3.1.1. Στάδια ανάπτυξης ωοκυττάρων.....	20
3.1.2. Ατρησία λεκιθικών ωοθυλάκων.....	21
3.1.3. Κενά ωοθυλάκια.....	22
3.1.4. Ιστολογικά στάδια ωοθηκών.....	23
3.2. ΠΡΟΤΥΠΟ ΑΥΞΗΣΗΣ & ΣΤΡΑΤΟΛΟΓΗΣΗΣ ΩΟΚΥΤΤΑΡΩΝ	24
3.3. ΑΥΞΗΣΗ ΤΗΣ ΩΟΘΗΚΗΣ.....	26
3.3.1. Αλλομετρία.....	26
3.3.2. Επίδραση ιστολογικών σταδίων στο βάρος της ωοθήκης.....	28
3.4. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	30
4. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΗ ΣΕ ΕΠΙΠΕΔΟ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ	31
4.1. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΑ ΕΝΕΡΓΑ ΘΗΛΥΚΑ	31
4.2. ΑΝΑΠΑΡΑΓΩΓΙΚΗ ΠΕΡΙΟΔΟΣ.....	32
4.2.1. Ανάλυση της αναπαραγωγικής περιόδου ανά κλάση μήκους.....	33
4.2.2. Σύγκριση της αναπαραγωγικής περιόδου των πληθυσμών του Αιγαίου και του Ιονίου.....	36
4.2.3. Το πρότυπο απενεργοποίησης των γεννητόρων.....	37
4.2.4. Παρουσιάζει η λεκιθογένεση στη σαρδέλα εποχιακό πρότυπο;.....	38
4.3. ΧΩΡΟΧΡΟΝΙΚΗ ΣΤΡΩΜΑΤΟΠΟΙΗΣΗ ΔΕΔΟΜΕΝΩΝ	40
4.4. ΣΥΧΝΟΤΗΤΑ ΩΟΤΟΚΙΑΣ.....	40
4.5. ΓΟΝΙΜΟΤΗΤΑ ΟΜΑΔΑΣ.....	43
4.6. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	45
ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ.....	47
5.1. ΗΜΕΡΗΣΙΑ ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ & ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΗΣ ΑΦΘΟΝΙΑΣ ΤΩΝ ΕΜΒΡΥΩΝ	47
5.2. ΕΙΔΙΚΗ ΗΜΕΡΗΣΙΑ ΓΟΝΙΜΟΤΗΤΑ & ΑΝΑΠΑΡΑΓΟΜΕΝΗ ΒΙΟΜΑΖΑ	50

5.3. ΕΤΗΣΙΑ ΓΟΝΙΜΟΤΗΤΑ: ΑΝΑΛΥΣΗ ΑΝΑ ΚΛΑΣΗ ΜΕΓΕΘΟΥΣ	51
5.4. ΣΥΓΚΡΙΣΗ ΤΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ ΑΒΓΩΝ ΜΕ ΆΛΛΑ ΑΠΟΘΕΜΑΤΑ ΣΑΡΔΕΛΑΣ	55
5.5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	56
ΓΟΝΙΚΗ ΕΠΙΔΡΑΣΗ.....	59
6.1. ΔΗΜΟΓΡΑΦΙΑ ΑΝΑΠΑΡΑΓΟΜΕΝΟΥ ΠΛΗΘΥΣΜΟΥ	59
6.2. ΜΕΓΕΘΟΣ ΑΒΓΟΥ	60
6.3. ΩΡΑ ΩΟΤΟΚΙΑΣ ΚΑΙ ΚΑΤΑΚΡΑΤΗΣΗ ΑΡΣΕΝΙΚΩΝ ΣΤΙΣ ΣΥΝΑΘΡΟΙΣΕΙΣ ΤΩΝ ΑΒΓΩΝ	62
6.4. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	63
ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ & ΕΝΕΡΓΕΙΑ.....	65
7.1. ΚΑΤΑΝΟΜΗ ΤΗΣ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ ΑΠΟ ΤΗ ΘΡΕΨΗ ΣΤΟ ΣΥΚΩΤΙ ΚΑΙ ΤΟΥΣ ΜΥΣ	66
7.2. ΑΠΟΔΟΣΗ ΤΗΣ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ ΣΤΗΝ ΠΑΡΑΓΩΓΗ ΑΒΓΩΝ	67
7.3. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	68
ΤΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ ΩΟΤΟΚΙΑΣ ΤΗΣ ΣΑΡΔΕΛΑΣ	71
8.1. ΑΒΙΟΤΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ	71
8.2. ΒΙΟΤΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ.....	76
8.3. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	78
9. ΠΕΡΙΛΗΨΗ	81
10. ABSTRACT	83
11. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	85
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι: ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΗΣ ΦΟΡΜΟΛΗΣ ΣΤΟ ΜΕΓΕΘΟΣ ΤΩΝ ΕΝΗΛΙΚΩΝ.....	97
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙ: ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΑΚΗ ΑΝΑΛΥΣΗ ΩΟΘΗΚΩΝ.....	99
1. Ιστολογική ανάλυση.....	99
2. Μετρήσεις γονιμότητας ομάδας	99
3. Κατανομή συχνότητων μεγέθους ωοκυττάρων	100
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙΙ: ΣΧΕΣΕΙΣ ΜΗΚΟΥΣ – ΒΑΡΟΥΣ & ΔΕΙΚΤΗΣ ΕΥΡΩΣΤΙΑΣ.....	101
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙV: ΠΙΝΑΚΕΣ ΠΑΡΑΜΕΤΡΩΝ ΕΙΔΙΚΗΣ ΗΜΕΡΗΣΙΑΣ ΓΟΝΙΜΟΤΗΤΑΣ	103
ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ V: ΠΙΝΑΚΕΣ ΕΤΗΣΙΑΣ ΓΟΝΙΜΟΤΗΤΑΣ	109

1.Εισαγωγή

1.1. Η παραγωγή αβγών στους τελεόστεους

Στα περισσότερα είδη τελεόστεων τα θηλυκά είναι ωοτόκα κι έχουν πολύ υψηλή γονιμότητα παράγοντας χιλιάδες έως κι εκατομμύρια αβγά ανά έτος (Mertz & Myers 1996, Tyler & Sumpter 1996). Τα ελάχιστα ζωοτόκα (π.χ. είδη του γένους *Sebastes*) ή ωοζωοτόκα (π.χ. οι ιππόκαμποι) είδη, καθώς και είδη που παρουσιάζουν κάποιου τύπου γονική φροντίδα (π.χ. κυπρινοειδή και γωβιοί που κατασκευάζουν φωλιές) τείνουν να έχουν σημαντικά χαμηλότερη γονιμότητα (Nikolsky 1963, Bone et al. 1997, Gunderson 1997, Οικονομίδης 1997). Με όρους λοιπόν δυναμικής πληθυσμών, οι τελεόστεοι εφαρμόζουν κυρίως την *r*-στρατηγική, αυξάνοντας την ποσότητα κι ελαττώνοντας το μέγεθος των εμβρύων τους (Elgar 1990, Wootton 1994, Bone et al. 1997). Η εφαρμογή μιας τέτοιας στρατηγικής έχει μεγάλη σημασία για το πελαγικό περιβάλλον στο οποίο αναπτύσσονται τα έμβρυα των περισσότερων τελεόστεων (Bone et al. 1997, Σωμαράκης 1999, Jennings et al. 2001), διότι οι συνθήκες σε αυτό είναι αφενός αρκετά ασταθείς κι αφετέρου ελεύθερες περιορισμών.

Σε ότι αφορά τη συχνότητα με την οποία απελευθερώνουν το αναπαραγωγικό τους προϊόν, οι θαλάσσιοι τελεόστεοι παρουσιάζουν ένα αρκετά ευρύ φάσμα στρατηγικών (West 1990, McEvoy & McEvoy 1992). Στο ένα άκρο βρίσκονται είδη τα οποία ωοτοκούν μία μόνο φορά στη ζωή τους κι έπειτα πεθαίνουν [π.χ. οι περισσότεροι σολομοί (*Oncorhynchus spp.*) και τα χέλια (*Anguilla spp.*)] ενώ στο άλλο άκρο βρίσκονται είδη τα οποία ωοτοκούν διαρκώς [κυρίως είδη των τροπικών όπως π.χ. ο γαύρος *nehu* της Χαβάης, (Clarke 1987)]. Ανάμεσα στις δύο αυτές ακραίες στρατηγικές υπάρχουν είδη που ωοτοκούν μία φορά ανά έτος για αρκετά έτη (π.χ. η ρέγγα *Clupea harengus*) και είδη που αποθέτουν πολλαπλές ομάδες (batches) αβγών ανά αναπαραγωγική περίοδο, η οποία ανάλογα με το είδος μπορεί να διαρκεί από μερικές ημέρες έως και μήνες. Μεταξύ των τελευταίων περιλαμβάνονται αρκετά είδη με εμπορική σημασία, όπως γαδοειδή [π.χ. ο μουρουνόγαδος *Gadus morhua* (Kjesbu & Klungsoyr 1991) κι ο μπακαλιάρος *Merluccius merluccius* (Murua et al. 1998)], πλατύψαρα [π.χ. η γλώσσα *Microstomus pacificus* (Hunter et al. 1992)] και κλουπεοειδή [π.χ. γαύροι και σαρδέλες (Alheit 1989)]. Είδη που ωοτοκούν μία φορά ανά αναπαραγωγική περίοδο καλούνται απλοί αποθέτες (single spawners) ενώ εκείνα που ωοτοκούν περισσότερες πολλαπλοί αποθέτες (multiple spawners). Οι τελευταίοι αποβάλλουν το ετήσιο αναπαραγωγικό τους προϊόν κατά ομάδες ωοκυττάρων, ενώ ο αριθμός ωοκυττάρων της κάθε ωοτοκίας συνιστά τη γονιμότητα ομάδας (batch fecundity).

Το πρότυπο της ετήσιας γονιμότητας ('annual fecundity': αριθμός αβγών που απελευθερώνονται από το θηλυκό ανά αναπαραγωγική περίοδο) επίσης δεν είναι σταθερό μεταξύ των τελεόστεων (West 1990, Hunter et al. 1992, McEvoy & McEvoy 1992, Greer-Walker et al. 1994). Σε κάποια είδη, ο πληθυσμός των ωοκυττάρων που προορίζονται για ωοτοκία ξεχωρίζει και

μπορεί να καθοριστεί πριν την έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου ('καθορισμένη ωοτοκία' ή 'determinate spawning', π.χ. η γλώσσα *Microstomus pacificus*, Hunter et al. 1992). Αντίθετα στους αποθέτες με ακαθόριστη ωοτοκία (indeterminate spawning) η στρατολόγηση των ωοκυττάρων ωοτοκίας από τα ωογόνια (προμειωτικά κύτταρα από τα οποία προέρχονται τα ωοκύτταρα) είναι διαρκής και κατά συνέπεια η ετήσια γονιμότητα δεν είναι δυνατό να καθοριστεί πριν την έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου (π.χ. ο γαύρος *Engraulis mordax*, Hunter et al. 1985). Επειδή και στα δύο αυτά πρότυπα γονιμότητας ένα ποσοστό από τα αναπτυσσόμενα ωοκύτταρα απορροφάται πριν φτάσει στην ωορρηξία, ο συνολικός αριθμός των στρατολογούμενων ωοκυττάρων αποτελεί τη δυνητική ετήσια γονιμότητα ('potential annual fecundity', Hunter et al. 1992).

Στενά συνδεδεμένο τόσο με το πρότυπο της συχνότητας ωοτοκίας όσο και με εκείνο της ετήσιας γονιμότητας είναι και το πρότυπο ανάπτυξης των ωοκυττάρων. Οι Wallace & Selman (1981) διακρίνουν δύο ακραία πρότυπα δυναμικής οργάνωσης των ωοκυττάρων στις ωοθήκες των τελεόστεων: στο ένα άκρο βρίσκονται οι απλοί αποθέτες, τα ωοκύτταρα ωοτοκίας των οποίων ωριμάζουν όλα μαζί ως ένας σύγχρονος πληθυσμός (σύγχρονο πρότυπο) ενώ στο άλλο άκρο βρίσκονται είδη στις ωοθήκες των οποίων συνυπάρχουν ωοκύτταρα όλων των σταδίων ανάπτυξης χωρίς κυρίαρχους πληθυσμούς (ασύγχρονο πρότυπο). Μεταξύ των δύο αυτών ακραίων καταστάσεων υπάρχει και το ομαδοσύγχρονο πρότυπο, στο οποίο, σε οποιαδήποτε φάση ανάπτυξης της ωοθήκης, μπορούν να διακριθούν τουλάχιστον δύο πληθυσμοί ωοκυττάρων: ένας πληθυσμός από μεγαλύτερα ωοκύτταρα με αρκετά συγχρονισμένη ανάπτυξη ('clutch') κι ένας μικρότερος ετερογενής πληθυσμός από τον οποίο τα πρώτα στρατολογούνται.

1.2. Παράγοντες που ελέγχουν την παραγωγή αβγών

Αν και τυπικός σε κάθε είδος, ο αριθμός των αβγών που παράγονται μπορεί να παρουσιάζει διακυμάνσεις οι οποίες οφείλονται είτε σε γενοτυπικές, είτε σε φαινοτυπικές (π.χ. μέγεθος σώματος, περιβαλλοντικές συνθήκες, διατροφική κατάσταση κ.α.) διαφορές (Tyler & Sumpter 1996). Η πλαστικότητα αυτή στην παραγωγή των αβγών, είτε μέσα σε έναν πληθυσμό είτε μεταξύ διαφορετικών πληθυσμών του ίδιου είδους, περιγράφεται ως ένας μηχανισμός ανάδρασης σε διακυμάνσεις του περιβάλλοντος (Wootton 1984, Rochet 2000).

Ο σημαντικότερος παράγοντας που επηρεάζει τη γονιμότητα των θηλυκών μέσα σε ένα είδος είναι

Εικόνα 1.1. Μεταβολή της γονιμότητας με το ολικό μήκος σε διάφορα είδη τελεόστεων (προσαρμοσμένο από Bone et al. 1997).

το μέγεθος σώματος (Bone et al. 1997, Jennings et al. 2001, Εικόνα 1.1). Η αύξηση της γονιμότητας με το μέγεθος σώματος είναι μάλιστα ιδιαίτερα έντονη σε κάποιες τάξεις τελεόστεων όπως π.χ. εκείνη των Clupeiformes (Rochet 2000). Για το λόγο αυτό, σε συγκρίσεις γονιμότητας μεταξύ ατόμων διαφορετικού μεγέθους χρησιμοποιείται η σχετική γονιμότητα (αριθμός αβγών/μονάδα σωματικού βάρους). Παρόλα αυτά, σε πολλά είδη η σχέση της γονιμότητας (F) με το βάρος σώματος (W) είναι αλλομετρική [π.χ. *Encrasicholina purpurea* (Clarke 1987), *Seriphus politus* (DeMartini, 1991)], με συνέπεια θηλυκά διαφορετικού μεγέθους να μη μπορούν να συγκριθούν ως προς τη σχετική τους γονιμότητα.

Κατά καιρούς έχουν αναφερθεί διάφορες ενδείξεις κι έχουν διατυπωθεί διάφορες υποθέσεις που να εξηγούν τις διακυμάνσεις της σχετικής γονιμότητας σε πληθυσμούς και είδη ψαριών. Οι Blaxter & Hunter (1982) συνδέουν τις μεταβολές της γονιμότητας των τελεόστεων με αντίστοιχες εποχιακές διακυμάνσεις στο μέγεθος των αβγών τις οποίες αποδίδουν σε αυξομειώσεις της θερμοκρασίας. Παρόλα αυτά, η Le Clus (1992) αναφέρει έλλειψη συσχέτισης ανάμεσα στη γονιμότητα της σαρδέλας της Μπενγκουέλα με το μέγεθος (ξηρό βάρος) των ωοκυττάρων και την επιφανειακή θερμοκρασία της θάλασσας (SST). Οι Zwolinski et al. (2001) αποδίδουν την αύξηση της γονιμότητας της σαρδέλας του Ατλαντικού, κατά το πρώτο μισό της αναπαραγωγικής της περιόδου, στην εισροή νέων γεννητόρων (πολλοί από τους οποίους είναι νεο-στρατολογούμενα άτομα) στον αναπαραγόμενο πληθυσμό, οι οποίοι έχουν περισσότερα ενεργειακά αποθέματα για την αναπαραγωγή. Από την άλλη πλευρά, ο Motos (1996) αποδίδει τις χαμηλές τιμές γονιμότητας του γαύρου του Βισκαϊκού κατά την έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου του πληθυσμού (Απρίλιος), στη στρατολόγηση νεαρών γεννητόρων οι οποίοι έχουν χαμηλότερες τιμές σχετικής γονιμότητας.

Φαίνεται ότι μεταξύ των υποθέσεων που έχουν κατά καιρούς διατυπωθεί για να εξηγήσουν τις διακυμάνσεις της γονιμότητας σε πληθυσμούς ψαριών, οι πλέον εμπεριστατωμένες και με τη μεγαλύτερη καθολικότητα είναι εκείνες που σχετίζουν τη γονιμότητα με τη διατροφική κατάσταση των ατόμων και την παραγωγικότητα. Ο Σωμαράκης (1999) αναφέρει ότι μεγαλύτερες τιμές γονιμότητας για τον πληθυσμό του γαύρου *Engraulis ecransicolus* του Β. Αιγαίου σχετίζονται με υψηλότερο δείκτη ζωπλαγκτονικής παραγωγής. Οι Hartmann & Quoss (1993) αναφέρουν για τον πληθυσμό του είδους *Coregonous lavaretus* της λίμνης Constance (σύνορα Γερμανίας, Ελβετίας, Αυστρίας) την ύπαρξη μιας μεγάλης χρονοσειράς τιμών γονιμότητας, η οποία παρουσιάζει συσχέτιση με μία αντίστοιχη χρονοσειρά του βαθμού ευτροφισμού της λίμνης. Επίσης στην ανασκόπηση του ο Alheit (1989), αναφέρει ότι η παραγωγή αβγών στους μικρούς πελαγικούς αποθέτες είναι πολύ ευαίσθητη σε κλιματο-ωκεανογραφικά φαινόμενα, όπως το El Niño, που προκαλούν διακυμάνσεις της παραγωγικότητας. Η σχέση της γονιμότητας με τη διατροφική κατάσταση των ατόμων έχει στηριχθεί και εργαστηριακά, καθώς για αρκετά είδη αναφέρεται ότι παύση ή ελάττωση της διατροφής σε πολύ χαμηλά επίπεδα προκαλεί ελάττωση της γονιμότητας (π.χ. *Engraulis japonicus*: Kawaguchi et al. 1990, *Tilapia zillii*: Coward and Bromage 1999, *Gadus morhua*: Lambert & Dutil 1997).

1.3. Εκτιμήσεις της παραγωγής αβγών

Σημασία. Οι εκτιμήσεις παραγωγής αβγών σε οικονομικά σημαντικά αποθέματα, αποκτούν ολοένα και μεγαλύτερο ενδιαφέρον στην αλιευτική έρευνα και τη διαχείριση ιχθυοπληθυσμών, διότι: α) συμμετέχουν σε εκτιμήσεις της αναπαραγόμενης βιομάζας των αποθεμάτων (Hunter & Lo 1993, Armstrong et al. 2001, Jennings 2001) και β) παρέχουν σειρές δεδομένων, οι οποίες όχι μόνον θέτουν σε νέες βάσεις την αναπαραγωγική βιολογία των ειδών (Alheit 1993), αλλά φαίνεται ότι θα διαδραματίσουν επίσης σημαντικό ρόλο στην κατανόηση της μέχρι σήμερα ακαθόριστης και σχεδόν μόνο θεωρητικής σχέσης αναπαραγόμενης βιομάζας-στρατολόγησης^{VI.1} (*stock-recruitment* ή *spawner-recruit* relationships) (Marshall et al. 1999, Scott et al. 1999).

Οι μέθοδοι υπολογισμού της αναπαραγόμενης βιομάζας οι οποίες βασίζονται στην παραγωγή αβγών έχουν ιδιαίτερη σημασία, διότι σε αντίθεση με άλλες μεθόδους (π.χ. Visual Population Analysis) είναι άμεσες και παρέχουν εκτιμήσεις ανεξάρτητες από τη «συμπεριφορά» της εκάστοτε αλιείας (Lasker 1985a, Jennings et al. 2001). Το βασικό τους μειονέκτημα είναι ότι έχουν συνήθως πολύ υψηλό κόστος, το οποίο αποτελεί συνάρτηση της επιδιωκόμενης ακριβείας τους (Picquelle 1985, Hunter & Lo 1997).

Εκτιμήσεις παραγωγής αβγών είναι διαθέσιμες κυρίως κατά την τελευταία 20ετία, οπότε και χρονολογείται η εισαγωγή της αντίστοιχης μεθοδολογίας. Το γεγονός αυτό σε συνδυασμό με το υψηλό κόστος και τη δυσκολία των εκτιμήσεων, εμπόδισε τη συλλογή δεδομένων παραγωγής αβγών κι επέβαλλε τη χρησιμοποίηση σε μοντέλα στρατολόγησης έμμεσων δεικτών της παραγωγής αβγών, όπως είναι η αφθονία ή η βιομάζα των γεννητόρων [π.χ. θεωρητικά μοντέλα από Ricker

(1954), Beverton-Holt (1957) και Shepherd (1982)]. Η αδυναμία όμως της εφαρμογής των μοντέλων αυτών στα περισσότερα αποθέματα (Solemdal 1997, Marshall et al. 1998, 1999α, β, Marteinsdottir & Thorarinson 1998, Scott et al. 1999), συχνά έθεσε σε αμφισβήτηση τη σχέση της παραγωγής των αβγών με την αφθονία των αποθεμάτων (π.χ. Lasker 1985β). Ως αποτέλεσμα, οι υποθέσεις σχετικά με τους μηχανισμούς ελέγχου της στρατολόγησης και τις διακυμάνσεις των ιχθυοαποθεμάτων ήταν κυρίως επικεντρωμένες στη σχέση περιβάλλοντος-ιχθυοπλαγκτού (Lasker 1985β, Cole & McGlade 1998, Εικόνα 1.2).

Εικόνα 1.2. Ταξινόμηση των θεωριών που εξηγούν τις διακυμάνσεις της στρατολόγησης των πελαγικών ψαριών ως αποτέλεσμα της διαφορικής θνησιμότητας των πρώιμων οντογενετικών τους σταδίων (προσαρμοσμένο από Cole & McGlade 1998).

Από τα τέλη κυρίως τη 10ετίας του 1990, ο ρόλος της αναπαραγόμενου πληθυσμού στη στρατολόγηση άρχισε να επανεξετάζεται, καθώς πέραν της βιομάζας του λαμβάνονται πλέον υπόψη κι άλλες παράμετροι όπως η δημογραφική του σύνθεση, η σωματική κατάσταση των γεννητόρων και η γονική επίδραση στη βιωσιμότητα των απογόνων (Trippel et al. 1997, Solemdal 1997, Marshall & Frank 1997, Marshall et al. 1999, Scott et al. 1999). Για παράδειγμα, οι Marshall et al. 1999, αναφέρουν μία συσχέτιση ανάμεσα στην ένταση της στρατολόγησης του αποθέματος του μουρουνόγαδου (*Gadus morhua*) της θάλασσας του Μπάρενς, με τη σωματική κατάσταση των γεννητόρων και πιο συγκεκριμένα με τον ηπατοσωματικό τους δείκτη (*HSI*). Η συσχέτιση αυτή αποδόθηκε στο ότι ο *HSI* σχετίζονταν επίσης με την παραγωγή αβγών. Γίνεται λοιπόν σαφές, πως αν αντί για έμμεσους δείκτες της παραγωγής αβγών χρησιμοποιούνται άμεσες εκτιμήσεις αυτής, η πιθανότητα να γίνουν ακριβείς κι αξιόπιστες προβλέψεις της στρατολόγησης θα είναι πολύ μεγαλύτερη (Hugget et al. 1998).

Μέθοδοι. Εκτιμήσεις παραγωγής αβγών μπορεί να γίνονται είτε στιγμιαία, ώστε να εξετάζεται η αναπαραγωγική δραστηριότητα του αποθέματος ανά μονάδα χρόνου (συνήθως ημέρα), είτε συνολικά για την αναπαραγωγική περίοδο, ώστε να εξετάζεται η αναπαραγωγική ικανότητα των θηλυκών σε ετήσια βάση. Επίσης δεδομένα παραγωγής αβγών μπορεί να λαμβάνονται είτε από το πλαγκτόν, είτε από τον ενήλικο πληθυσμό. Έτσι, από δεδομένα ιχθυοπλαγκτού πραγματοποιούνται εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών ('Daily Egg Production' ή P) κι ετήσιας παραγωγής αβγών ('Annual Egg Production' ή P_a), ενώ από δεδομένα ενηλίκων κι εκτιμήσεις ειδικής ημερήσιας γονιμότητας ('Daily Specific Fecundity' ή F_s) κι ετήσιας γονιμότητας ('Annual Fecundity' ή F_a).

Οι μέθοδοι εκτίμησης της παραγωγής αβγών σε πολλαπλούς αποθέτες με ασύγχρονο πρότυπο ωοτοκίας αναπτύχθηκαν στα τέλη της 10ετίας του '70 από το προσωπικό του SWFC στη Λα-Γιόλα της Καλιφόρνιας (Parker 1980, Lasker 1985a) κι έκτοτε έχουν εφαρμοστεί σε αρκετά ανά τον κόσμο αποθέματα οικονομικά σημαντικά ειδών, κυρίως γαύρου και σαρδέλας (Alheit 1993, Hunter & Lo 1997).

Εκτιμήσεις βιομάζας. Η ιδέα της χρησιμοποίησης της παραγωγής των αβγών σε εκτιμήσεις βιομάζας έχει διατυπωθεί ήδη από τα τέλη του 19^{ου} αιώνα (Hensen & Arstein 1897). Η βασική εξίσωση που σχετίζει τη βιομάζα του αναπαραγόμενου πληθυσμού με την παραγωγή αβγών είναι (Saville 1964):

$$B_s = \frac{P_a}{F_a \cdot R} \quad (1.1)$$

όπου B_s η αναπαραγόμενη βιομάζα, P_a η ετήσια παραγωγή αβγών, F_a η ετήσια γονιμότητα και R το ποσοστό των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών του πληθυσμού.

Το σημαντικότερο πρόβλημα της μεθόδου ετήσιας παραγωγής αβγών (Annual Egg Production Method ή *AEPM*), η οποία σήμερα εφαρμόζεται μόνο σε εκτιμήσεις βιομάζας πολλαπλών αποθετών με καθορισμένο πρότυπο γονιμότητας (βλ. εφαρμογές σε μουρουνόγαδο και σε πλατύσφαρα της θάλασσας της Ιρλανδίας από Armstrong et al. 2001), είναι ότι οι εκτιμήσεις της ετήσιας παραγωγής αβγών απαιτούν δεδομένα από αρκετά ταξίδια, τα οποία να καλύπτουν ολόκληρη την αναπαραγωγική περίοδο του πληθυσμού (Εικόνα 1.3α).

Εικόνα 1.3. Μέθοδοι ετήσιας (*AEPM*) και ημερήσιας (*DEPM*) παραγωγής αβγών για τον υπολογισμό της αναπαραγόμενης βιομάζας. Με την *AEPM* (α) η παραγωγή αβγών ολοκληρώνεται για τη συνολική αναπαραγωγική περίοδο χρησιμοποιώντας αποτελέσματα διάφορων ταξιδιών (σκιασμένες περιοχές) και η δυννητική ετήσια γονιμότητα υπολογίζεται πριν την έναρξη της αναπαραγωγής. Στη *DEPM* (β), πραγματοποιείται ένα μόνο ταξίδι (σκιασμένη περιοχή) κατά το αναπαραγωγικό μέγιστο, στο μέσο περίπου της αναπαραγωγικής περιόδου, ενώ η γονιμότητα ομάδας και η συχνότητα ωοτοκίας υπολογίζονται από δείγματα ενήλικων προερχόμενα από την ίδια περίοδο (προσαρμοσμένο από Jennings et al. 2001).

Η ανακάλυψη μεθόδων εκτίμησης της συχνότητας ωοτοκίας στους πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστο πρότυπο γονιμότητας (Hunter & Goldberg 1980, Hunter & Macewicz 1985a), έδωσε τη δυνατότητα εκτίμησης της βιομάζας αυτών με στιγμιαίες αντί για ετήσιες εκτιμήσεις της παραγωγής αβγών (ημερήσια παραγωγή αβγών και ειδική ημερήσια γονιμότητα) (Parker 1985). Για τις εκτιμήσεις λοιπόν της βιομάζας τέτοιου τύπου αποθετών εφαρμόζεται η μέθοδος ημερήσιας παραγωγής αβγών (Daily Egg Production Method ή *DEPM*), η οποία παρουσιάζει σημαντικά μειωμένο κόστος εφόσον απαιτεί ένα μόνο ιχθυοπλαγκτονικό ταξίδι (Εικόνα 1.3β). Οι εκτιμήσεις βιομάζας με τη μέθοδο *DEPM* γίνονται μέσω της εξίσωσης (Parker 1980, 1985, Hewitt 1985):

$$B_s = \frac{P}{F_s \cdot R} \quad (1.2)$$

όπου P η ημερήσια παραγωγή αβγών, F_s η ειδική ημερήσια γονιμότητα και R η αναλογία των θηλυκών στον πληθυσμό.

1.4. Παραγωγή αβγών στους πληθυσμούς σαρδέλας

Τα πρώτα δεδομένα παραγωγής αβγών σε πληθυσμούς σαρδέλας¹ προέρχονται από ιχθυοπλαγκτονικές μελέτες κι αφορούν κυρίως κατανομές των πεδίων ωοτοκίας των πληθυσμών και προσπάθειες εκτίμησης του συνολικού αναπαραγωγικού τους προϊόντος. Τα παλαιότερα από τα δεδομένα αυτά υπάρχουν ήδη από το 1929 για τον πληθυσμό σαρδέλας της Καλιφόρνιας (Ahlstrom 1954), ενώ αρκετά παλιές συλλογές ιχθυοπλαγκτού υπάρχουν και για άλλους πληθυσμούς, όπως για τη σαρδέλα της Κορνούαλης (από το 1949: Cushing 1957) ή για τον πληθυσμό της σαρδέλας της Αυστραλίας (από το 1950: Davies 1954). Παρόλη τη σημασία τους, οι μελέτες αυτές είτε δεν παρείχαν καθόλου, είτε παρείχαν εσφαλμένες εκτιμήσεις του ρυθμού παραγωγής αβγών των αντίστοιχων αποθεμάτων. Για παράδειγμα, ο Ahlstrom (1954) θεωρώντας αμελητέα τη θνησιμότητα τους, υπολογίζει την ημερήσια παραγωγή των αβγών διαιρώντας τη συνολική τους αφθονία με τις προβλεπόμενες από τη θερμοκρασία ημέρες εκκόλαψης, ενώ ο Ré (1981) υπολογίζει τη θνησιμότητα των αβγών από το ποσοστό των «κατεστραμμένων» αβγών στις παρατηρήσεις των δειγμάτων. Εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών πληθυσμών σαρδέλας από εκθετικά μοντέλα εμβρυϊκής θνησιμότητας, είναι διαθέσιμες από τις αρχές-μέσα του '80, οπότε και χρονολογείται η εισαγωγή της αντίστοιχης μεθοδολογίας (Picquell & Stauffer 1985). Το ίδιο ισχύει και για τα δεδομένα της γονιμότητας, με συνέπεια εκτιμήσεις ρυθμού παραγωγής αβγών από συλλογές ενηλίκων να είναι διαθέσιμες μόνο την τελευταία 20ετία.

Εκτιμήσεις παραγωγής αβγών σε πληθυσμούς σαρδέλας προέρχονται κυρίως μέσα από εφαρμογές της *DEPM* (Πίνακας 1.1). Εξαιτίας του υψηλού οικονομικού κόστους, η συλλογή των δεδομένων αυτών είναι αρκετά δύσκολη και για το λόγο αυτό γίνονται προσπάθειες ανεύρεσης οικονομικότερων μεθόδων κυρίως σε ότι αφορά τη δειγματοληψία του ιχθυοπλαγκτού (π.χ. ο

Πίνακας 1.1. Εφαρμογές της Μεθόδου Ημερήσιας Παραγωγής Αβγών (*DEPM*) σε διάφορα ανά τον κόσμο αποθέματα σαρδέλας.

Γένος	Είδος	Υποείδος*	Χώρα	Έτος	Αναφορά
<i>Sardina</i>	<i>pilchardus</i>	<i>pilchardus</i>	Πορτογαλία	1988	Cunha et al. 1992
				1997, 1999	Anonymous 2000
			Ισπανία	1988	Garcia et al. 1992
				1990, 1997	Lago de Lanzos et al. 1998
				1999	Anonymous 2000
		<i>sardina</i>	Ελλάδα	2000-2001	Anonymous 2001a, παρούσα μελέτη
<i>Sardinops</i>	<i>neopilchardus</i>		Ιταλία	1994	Casavola et al. 1998
			Αυστραλία	1995-99	Ward et al. 2001a
	<i>sagax</i>	<i>caerulea</i>	Καλιφόρνια	1986-88, 1994	Lo et al. 1996
			Μεξικό	1986	Torres-Villegas 1986

*Parrish et al. 1989

¹ Αν και 'σαρδέλα' (συνήθως με κάποιο γεωγραφικό προσδιορισμό) αποτελεί την κοινή ονομασία διάφορων ανά τον κόσμο ειδών ψαριών [π.χ. Spanish sardine: η φρύσσα *Sardinella aurita* (Fréon et al. 1997)], στην παρούσα μελέτη υπό την ονομασία αυτή θα θεωρούνται πληθυσμοί των μονοτυπικών (Parrish et al. 1989) γενών *Sardina* και *Sardinops*.

δειγματολήπτης CUFES: Checkley et al. 2000, Lo et al. 2001). Σημαντικές επίσης είναι και οι προσπάθειες αύξησης της αξιοπιστίας και της ακρίβειας των εκτιμήσεων, μέσα από τη βελτίωση τόσο της δειγματοληψίας και της εργαστηριακής ανάλυσης (π.χ. ομάδες εργασίας ICES: Anonymous 2000, 2001β) όσο και των στατιστικών μεθόδων επεξεργασίας (π.χ. Borchers et al. 1997, Bernal et al. 2001).

Αν και περιορισμένες σε αριθμό, οι εκτιμήσεις παραγωγής αβγών σε διάφορους ανά τον κόσμο πληθυσμούς σαρδέλας, έχουν ανοίξει νέες προοπτικές στην κατανόηση της αναπαραγωγικής τους βιολογίας. Σε όλους τους πληθυσμούς που έχουν εξεταστεί, έχει δείχθει ένα κοινό πρότυπο: πολλαπλή εναπόθεση αβγών, ακαθόριστο πρότυπο ετήσιας γονιμότητας και παρατεταμένη αναπαραγωγική περίοδος η οποία εκτείνεται κατά τους ψυχρότερους κυρίως μήνες του έτους. Παρόλα αυτά, κρίνεται επιβεβλημένο οι σειρές αυτές να ενισχυθούν με όσο το δυνατόν περισσότερες και ακριβείς εκτιμήσεις παραγωγής αβγών, προκειμένου να γίνει κατανοητός ο βαθμός συμμετοχής του πληθυσμού των ενηλίκων στις διακυμάνσεις της στρατολόγησης (π.χ. Statoudakis et al. 2003). Άλλωστε, οι δημογραφικές διακυμάνσεις και η φαινοτυπική πλαστικότητα των ενηλίκων αποτελούν ίσως τους μοναδικούς εκ των μηχανισμών της στρατολόγησης (Εικόνα 1.4) για τους οποίους θα μπορούσε να γίνει κάποια διαχείριση μέσα από αλιευτικά και περιβαλλοντικά μέτρα (Solemdal 1997).

Εικόνα 1.4. Γενικευμένος κύκλος ζωής των κλουπεοειδών και κυριότερες πηγές που επιδρούν στην ένταση της στρατολόγησης (προσαρμοσμένο από Cole & McGlade 1998).

1.5. Η σαρδέλα στις ελληνικές θάλασσες

Είναι γενικώς αποδεκτό ότι η ευρωπαϊκή σαρδέλα, *Sardina pilchardus*, διακρίνεται σε δύο υποείδη (Parrish et al. 1989): τη *S. p. pilchardus* η οποία εξαπλώνεται ανοιχτά των Ευρωπαϊκών ακτών του Ατλαντικού έως και τη Ν. Νορβηγία και τη *S. p. sardina*² η οποία απαντά ανοιχτά των ατλαντικών ακτών της Β. Αφρικής, στις Αζόρες, τη Μεσόγειο και τη Μαύρη Θάλασσα. Στα μεγάλα ελληνικά πελάγη (Αιγαίο, Ιόνιο και Κρητικό), παρόλο που οι πληθυσμοί της σαρδέλας δε συνιστούν έναν αδιαφοροποίητο και πανμικτικό πληθυσμό, δεν αποτελούν από την άλλη διακριτά και γενετικά απομονωμένα αποθέματα (Spanakis et al. 1989).

² Στο εξής, στην παρούσα μελέτη θα αναφέρεται ως Μεσογειακή σαρδέλα

Η σαρδέλα αποτελεί κυρίαρχο μέλος της επιτελαγικής ιχθυοπανίδας των ελληνικών θαλασσών (Stergiou et al. 1993, Stergiou et al. 1997). Ο αλιεύσιμος πληθυσμός της συνίσταται από ένα μικρό σχετικά αριθμό ηλικιακών κλάσεων (έως 5, Tserpes & Tsimenides 1991, Βουλγαρίδου 1997, Anonymous 2001a) σε σχέση τουλάχιστον με τον πληθυσμό της Β. Δ. Μεσογείου (έως 8, Morales-Nin & Perterra 1990) και τους πληθυσμούς της *S. p. pilchardus* του Ατλαντικού (έως 9, Quintanilla & Pérez 2000). Απαντά σε πυκνά κοπάδια (Γιαννουλάκη και συν. 2001) τα οποία επιτελούν τόσο εποχιακές-οριζόντιες (Stergiou & Laskaratos 1997) όσο και νυχθημερήσιες-κατακόρυφες (Giannoulaki et al. 1999) μεταναστεύσεις. Εξαιτίας της χαμηλής θέσης που κατέχει στο τροφικό πλέγμα (Stergiou & Karpouzi 2002) -έχει την ικανότητα θρέψης με φυτοπλαγκτόν ενώ θηρεύεται έντονα από άλλα είδη ψαριών, πουλιά και θαλάσσια θηλαστικά- διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη μεταφορά ενέργειας από κατώτερα προς ανώτερα τροφικά επίπεδα (Cole & McGlade 1998, van der Lingen 2002).

Η σαρδέλα στις ελληνικές θάλασσες εκφορτώνεται σε μεγάλες ποσότητες, συνιστώντας μαζί με το γαύρο (*Engraulis encrasicolus*) το 30% περίπου της βιομάζας του συνολικού αλιεύματος (Stergiou et al. 1997, Stergiou & Laskaratos 1997). Το μεγάλο αυτό ποσοστό σε συνδυασμό με την υψηλή θρεπτική της αξία, η οποία αποδίδεται κυρίως στη βιοχημική σύσταση του λίπους της (Bandarra et al. 1997), κάνουν τη σαρδέλα είδος με μεγάλη οικονομική και κοινωνική σημασία. Οι σημαντικές λοιπόν εποχιακές ή διητήσιες διακυμάνσεις που αναφέρονται για την αλιεύσιμη βιομάζα της (Stergiou 1986, 1988, 1989, Stergiou & Laskaratos 1997) επιβάλλουν: α) την κατανόηση των μηχανισμών που ελέγχουν τις διακυμάνσεις αυτές και β) τη θέσπιση μέτρων που να αποβλέπουν στον έλεγχο των πληθυσμών της.

Όπως έχει ήδη αναφερθεί, προϋπόθεση για την κατανόηση των μηχανισμών που ελέγχουν τη στρατολόγηση και τις διακυμάνσεις των πληθυσμών, τόσο στη Μεσογειακή σαρδέλα όσο και σε άλλα είδη ψαριών, αποτελεί η γνώση της αναπαραγωγικής τους βιολογίας. Η τελευταία, σε ότι αφορά τη σαρδέλα των ελληνικών θαλασσών, είναι πολύ περιορισμένη. Οι ελάχιστες αναφορές, αφορούν κυρίως τον εποχιακό κύκλο της μάζας της ωοθήκης (Machias & Tsimenidis 1995, 1996, Βουλγαρίδου 1997, Κουτράκης και συν. 2001, Voulgaridou & Stergiou *in press*) ή την κατανομή (Yannopoulos et al. 1973, Οικονόμου 1977) και τη φαινοτυπική πλαστικότητα (Daoulas & Economou 1986) πλαγκτονικών της σταδίων, χωρίς όμως αυτές να συνοδεύονται από εκτιμήσεις παραγωγής αβγών. Δυστυχώς απουσιάζουν τόσο γνώσεις υποβάθρου (π.χ. περιγραφή ιστολογικών σταδίων ωοθήκης, πρότυπο ετήσιας γονιμότητας) όσο και εκτιμήσεις – είτε μεμονωμένες πόσο δε μάλλον σειρές εκτιμήσεων- παραγωγής αβγών κι αναπαραγωγικών μεταβλητών όπως η γονιμότητα, η συχνότητα ωοτοκίας, η εμβρυϊκή θνησιμότητα κ.α..

1.6. Στόχοι – διάρθρωση διατριβής

Απώτερος στόχος της παρούσας διατριβής ήταν η εκτίμηση της παραγωγής ιχθυοπλαγκτού της σαρδέλας, *Sardina pilchardus sardina*, στις θάλασσες της κ. Ελλάδας (παράκτιο κ. Αιγαίο και Ιόνιο) και η ανάλυση των παραμέτρων (βιολογικών & ωκεανογραφικών) που την επηρεάζουν. Προκειμένου να επιτευχθεί ο στόχος αυτός, προηγήθηκε μία προσπάθεια κάλυψης γνώσεων υποβάθρου για την αναπαραγωγική βιολογία της Μεσογειακής σαρδέλας, τόσο σε επίπεδο οργανισμού (Κεφάλαιο 3), εξετάζοντας τη δυναμική της ωοθήκης (ιστολογικά χαρακτηριστικά, πρότυπο στρατολόγησης κι αύξησης ωοθυλακίων), όσο και σε επίπεδο πληθυσμού (Κεφάλαιο 4) εξετάζοντας τα χαρακτηριστικά της αναπαραγωγικής περιόδου (διάρκεια, μέγιστο, εξάρτηση από μέγεθος ατόμου) και παραμέτρους όπως η συχνότητα ωοτοκίας και η γονιμότητα. Οι εκτιμήσεις της παραγωγής ιχθυοπλαγκτού (Κεφάλαιο 5), περιλαμβάνουν εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών, ημερήσιας γονιμότητας κι ετήσιας γονιμότητας. Χρησιμοποιώντας αποτελέσματα παραγωγής αβγών πραγματοποιήθηκαν εκτιμήσεις βιομάζας του αποθέματος της σαρδέλας της κ. Ελλάδας με τη μέθοδο *DEPM*. Επιπλέον, παρουσιάζονται στοιχεία ύπαρξης γονικής επίδρασης στη βιωσιμότητα των εμβρύων της σαρδέλας (Κεφάλαιο 6) καθώς και κάποιες υποθέσεις για το πρότυπο απόδοσης ενέργειας στην παραγωγή των αβγών με έμφαση στο ρόλο του ήπατος (Κεφάλαιο 7). Τέλος, συνοψίζονται τα βιολογικά και υδρογραφικά χαρακτηριστικά των θαλασσών της παράκτιας κ. Ελλάδας κατά το αναπαραγωγικό μέγιστο της σαρδέλας (Κεφάλαιο 8).

2. Γενική μεθοδολογία

2.1. Η περιοχή της μελέτης

Η παρούσα μελέτη έλαβε χώρα στις θάλασσες της παράκτιας κεντρικής Ελλάδας (Εικόνα 2.1). Θεωρήθηκαν δύο κύριες γεωγραφικές περιοχές, με σημείο αναφοράς τον ισθμό της Κορίνθου: εκείνη του Αιγαίου, ανατολικά του ισθμού (ανατολική περιοχή) κι εκείνη του Ιονίου, δυτικά του ισθμού (δυτική περιοχή). Κάθε περιοχή συνίσταται από επιμέρους περιοχές, κυρίως ημίκλειστους κι αβαθείς κόλπους, με διακριτά γεωμορφολογικά κι ωκεανογραφικά χαρακτηριστικά. Έτσι η ανατολική περιοχή χωρίσθηκε στις υποπεριοχές: Παγασητικός, Στενά Ορέων, Βόρειος Ευβοϊκός, Νότιος Ευβοϊκός και Σαρωνικός, ενώ η δυτική στις υποπεριοχές: Κορινθιακός, Πατραϊκός κι ανοιχτό Ιόνιο (Εικόνα 2.1).

Εικόνα 2.1. Χάρτης της περιοχής μελέτης, στον οποίο φαίνονται τα δύο κύρια γεωγραφικά στρώματα (Ανατολικό / Αιγαίο και Δυτικό / Ιόνιο) και οι υποπεριοχές του κάθε στρώματος.

2.2. Ιχθυοπλαγκτονική & ωκεανογραφική μελέτη

Δείγματα ιχθυοπλαγκτού σαρδέλας συγκεντρώθηκαν μέσα από τρία ωκεανογραφικά ταξίδια του ερευνητικού σκάφους 'Φιλία' του Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ. στην παράκτια κ. Ελλάδα (Πίνακας 2.1). Το πρώτο ταξίδι (Sardine I), το οποίο κάλυπτε και τις δύο γεωγραφικές περιοχές (Αιγαίο, Ιόνιο), απέβλεπε στο να δημιουργηθεί μία γενική εικόνα για την κατανομή των πεδίων ωοτοκίας της σαρδέλας σε ολόκληρη την περιοχή της μελέτης. Τα δύο επόμενα ταξίδια (Sardine II & Sardine III), στα οποία έγιναν εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών (*P*), πραγματοποιήθηκαν ξεχωριστά για το Αιγαίο και το Ιόνιο κατά τέτοιον τρόπο ώστε το καθένα να συμπίπτει με το μέγιστο της αναπαραγωγής του αντίστοιχου πληθυσμού (§4.2.2).

Τα δείγματα από το πρώτο ταξίδι προέρχονταν από δίχτυ Bongo (Somarakis et al. 1998, Σωμαράκης 1999), ενώ στα δύο επόμενα ταξίδια η δειγματοληψία έγινε τόσο με Bongo όσο και με δίχτυ WP2 (Πίνακας 2.1 & 2.2). Το σχέδιο δειγματοληψίας με το δίχτυ Bongo βασίστηκε σε ένα δίκτυο σταθμών τοποθετημένων σε απόσταση οκτώ ναυτικών μιλίων μεταξύ τους (Εικόνα 2.2α, β, γ). Η δειγματοληψία με το WP2 έλαβε χώρα στο ίδιο δίκτυο σταθμών, εκτός από τις περιοχές έντονης ωοτοκίας της σαρδέλας³ οπότε και οι σταθμοί πύκνωναν στα δύο μίλια (Εικόνα 2.2β, γ).

Πίνακας 2.1. Σύνοψη των ερευνητικών ταξιδιών δειγματοληψίας του ιχθυοπλαγκτού.

Ταξίδι	Ημερομηνία	Δειγματολήπτης	Αριθμός σταθμών
Sardine I	28 Νοε. έως 20 Δεκ. 1999	Bongo	105
Sardine II	3 - 15 Δεκ. 2000	Bongo WP2	54 153
Sardine III	26 Ιαν. έως 2 Φεβ. 2001	Bongo WP2	46 129

Παράλληλα με τη δειγματοληψία του ιχθυοπλαγκτού πραγματοποιήθηκε λήψη κατακόρυφων διατομών υδρογραφικών παραμέτρων, με τη χρήση θερμοσαλινογράφου (CTD: SBE9/11) εφοδιασμένου με φθοριόμετρο για μετρήσεις συγκέντρωσης χλωροφύλλης-α. Στο πρώτο ταξίδι οι σταθμοί δειγματοληψίας του CTD συμπίπτανε με εκείνους του δικτύου Bongo, ενώ στα δύο επόμενα ταξίδια συμπίπτανε με τους σταθμούς του WP2 (Εικόνα 2.2α, β, γ).

Η μονιμοποίηση και διατήρηση των δειγμάτων του Bongo έγιναν σε 10% βασικό διάλυμα φορμόλης, ενώ η μονιμοποίηση και διατήρηση των δειγμάτων του WP2 έγιναν σε 10% και 5% ουδέτερο διάλυμα φορμόλης αντίστοιχα⁴.

Πίνακας 2.2. Χαρακτηριστικά δειγματοληπτών ιχθυοπλαγκτού.

Δειγματολήπτης	Μάτι δικτυού (μm)	Διάμετρος στεφάνης (cm)	Σύρση	Ταχύτητα σκάφους
Bongo	250	60	Λοξή	2-2.5 κόμβοι
WP2	200	28.5	Κατακόρυφη	ακίνητο

³ Η πληροφορία για την ένταση της ωοτοκίας βασίζονταν είτε στις κατανομές της αφθονίας των αβγών από το πρώτο ταξίδι, είτε σε επί του σκάφους παρατηρήσεις όπως η εμφάνιση κοπαδιών σαρδέλας στο ηχοβολιστικό και οι αυξημένες αφθονίες αβγών σαρδέλας κατά την εξέταση των δειγμάτων στο στερεοσκόπιο.

⁴ 10% βασική φορμόλη: 3g BORAX/lit (pH≈9) (Σωμαράκης 1999), 10% ουδέτερη φορμόλη: 4g NaH₂PO₄H₂O & 6.5g Na₂HPO₄/lit (Σωμαράκης 1999), 5% ουδέτερη φορμόλη: 1.8g NaH₂PO₄H₂O & 1.8g Na₂HPO₄/lit (Markle 1984).

Εικόνα 2.2. Σταθμοί δειγματοληψίας ιχθυοπλαγκτού και υδρογραφικών παραμέτρων. α) Sardine I, β) Sardine II, γ) Sardine III. ●: Bongo & CTD (Sardine I) ή Bongo, WP2 & CTD (Sardine II & III). +: WP2.

Στο εργαστήριο, το ιχθυοπλαγκτόν της σαρδέλας διαχωρίστηκε από το υπόλοιπο πλαγκτόν με τη χρήση στερεοσκοπίου. Τα αυγά σε κάθε σταθμό, αφού ταξινομήθηκαν σε έντεκα αναπτυξιακά στάδια σύμφωνα με το σύστημα των Lo et al. (1996) (Εικόνα 2.3), αριθμήθηκαν, ενώ σε σταθμούς

Εικόνα 2.3. Στάδια ανάπτυξης των αυγών της σαρδέλας (προσαρμοσμένο από Lo et al. 1996).

με ικανό (>15) αριθμό αυγών μετρήθηκαν κι ολικές διαμέτρου με χρήση μικρομετρικού φακού. Οι λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες διαχωρίστηκαν από εκείνες που βρίσκονταν σε κάποιο από τα στάδια της κύρτωσης (Somarakis et al. 1998) κι αριθμήθηκαν.

Σε κάθε σταθμό, ο αριθμός των εμβρύων κάθε αναπτυξιακού σταδίου μετατράπηκε σε αφθονία με αναγωγή του στη μονάδα επιφάνειας. Έτσι, για τα μεν δείγματα WP2 η μετατροπή αυτή έγινε απλά, με αναγωγή της διαμέτρου της στεφάνης του δειγματολήπτη στο m^2 ($n_j / 0.255$), ενώ για τα δείγματα Bongo η μετατροπή έγινε με τη χρησιμοποίηση της εξίσωσης:

$$n_j = \frac{c_j z_j}{v_j} \quad (2.1)$$

όπου, n_j : η αφθονία (αριθμός των ατόμων στο σταθμό j ανά m^2 επιφάνειας), c_j = ο αριθμός των ατόμων στο σταθμό j , z_j = το βάθος της σύρσης (m) στο σταθμό j και v_j = ο όγκος (m^3) του νερού που διηθήθηκε κατά τη σύρση στο σταθμό j .

Ως δείκτης της ζωοπλαγκτονικής παραγωγής χρησιμοποιήθηκε ο όγκος του ζωοπλαγκτού (Zooplankton Displacement Volume) (Smith & Richardson 1977). Για την εκτίμηση της παραμέτρου αυτής χρησιμοποιήθηκαν τα δείγματα του διχτυού Bongo, ενώ οι εκτιμήσεις πραγματοποιήθηκαν ως εξής: το δείγμα του πλαγκτού τοποθετούνταν σε ογκομετρικό κύλινδρο και συμπληρώνονταν με νερό μέχρι ενός συγκεκριμένου όγκου (V_1). Στη συνέχεια το δείγμα διηθούνταν και μετρούνταν ο όγκος του νερού μετά τη διήθηση (V_2). Ο όγκος του ζωοπλαγκτού, που ήταν ίσος με $V_2 - V_1$, εκφράζονταν τελικά ως όγκος (ml) ανά m^2 (ZDV).

2.3. Μελέτη του πληθυσμού των ενηλίκων

Δείγματα ενηλίκων ατόμων σαρδέλας συγκεντρώθηκαν από περιοχές της παράκτιας κ. Ελλάδας κατά τη διάρκεια της περιόδου Σεπτέμβριος 1999-Ιούνιος 2001 (Πίνακας 2.3). Η δειγματοληψία πραγματοποιήθηκε κυρίως επί της επαγγελματικής αλιείας, ενώ ένας αριθμός δειγμάτων συγκεντρώθηκε κατά τη διάρκεια των τριών ωκεανογραφικών ταξιδιών με την πελαγική τράτα του ΦΙΛΙΑ (άνοιγμα: 10m, μάτι διχτυού σάκου: 10mm) (Εικόνα 2.4). Οι καλάδες της πειραματικής αλιείας πραγματοποιούνταν κοντά στην επιφάνεια (5-40m) για 45-60 λεπτά στα 3-4 μίλια.

Εικόνα 2.4. Σταθμοί πειραματικής αλιείας με την πελαγική τράτα του Ε.Σ. «ΦΙΛΙΑ». ○: Sardine I, △: Sardine II, ●: Sardine III.

Συνολικά στη μελέτη χρησιμοποιήθηκε ένα σύνολο 25 δειγμάτων πειραματικής και 347 δειγμάτων επαγγελματικής αλιείας (Πίνακας 2.3). Κάθε δείγμα αποτελούνταν από μία τυχαία συλλογή 1.5-2kg σαρδέλας. Η μονιμοποίηση των δειγμάτων γίνονταν επί του σκάφους, όσο το δυνατό γρηγορότερα, είτε με (πειραματική αλιεία), είτε χωρίς (επαγγελματική αλιεία) άνοιγμα της σωματικής κοιλότητας των ατόμων (Hunter 1985), σε 10% ουδέτερο διάλυμα φορμόλης.

Σε όλα τα δείγματα, τα άτομα μετρήθηκαν για το ολικό τους μήκος (L , 0.1cm) και το ολικό τους βάρος (W , 0.1g) ενώ σε 50 από αυτά (ή σε ολόκληρο το δείγμα αν ο συνολικός αριθμός ήταν <50) γίνονταν καταγραφή του φύλου. Εξαιτίας της επίδρασης των διαλυμάτων της φορμόλης στο μέγεθος των ψαριών, το πραγματικό ολικό μήκος και βάρος υπολογίστηκε με τη χρήση διορθωτικών εξισώσεων (Παράρτημα Ι).

Δεκαπέντε με είκοσι θηλυκά (ή όλα τα θηλυκά όταν ο αριθμός τους ήταν μικρότερος από 15) επιλέγονταν τυχαία από κάθε δείγμα για πιο λεπτομερείς βιομετρικές αναλύσεις, οι οποίες μαζί με το ολικό μήκος και βάρος περιελάμβαναν επίσης μετρήσεις βάρους σώματος χωρίς εντόσθια (W_e , 0.1g), βάρους ωοθηκών (W_o , 0.0001g) και βάρους συκωτιού (W_s , 0.0001g) (Πίνακας 2.3). Σε 2415 από τα θηλυκά αυτά (Πίνακας 2.3), οι ωοθήκες εξετάστηκαν μακροσκοπικά για την παρουσία

λεκίθου και στη συνέχεια υπεβλήθησαν σε ιστολογική ανάλυση (Παράρτημα II.1) (Πίνακας 2.3). Σε περιπτώσεις δειγμάτων με μικρό αριθμό λεκιθικών θηλυκών, το υπο-δείγμα ενισχύονταν με το μεγαλύτερο δυνατό αριθμό θηλυκών με λεκιθικές ωothήκες, προκειμένου να αυξηθούν τα άτομα στις εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας (§2.4.2). Επίσης, σε περίπτωση που κάποιο δείγμα περιείχε θηλυκά με ενυδατωμένες ωοthήκες, αυτά φυλάσσονταν ως επιπλέον ανεξάρτητο υπο-δείγμα για μετρήσεις γονιμότητας ομάδας (Παράρτημα II.2) (Πίνακας 2.3).

Πίνακας 2.3. Αριθμός δειγμάτων ενηλίκων (n) κι αριθμός ατόμων (m) σαρδέλας που χρησιμοποιήθηκαν στις αναλύσεις της μελέτης. L : ολικό μήκος, W : ολικό βάρος, W_o : βάρος ωοthήκης, W_l : βάρος ήπατος, W_g : βάρος σώματος χωρίς εντόσθια.

Έτος	Μήνας	<i>n</i>	<i>m</i>				Ιστολογία	Ενυδατωμένα	
			<i>L</i> , <i>W</i>	<i>W_o</i>	<i>W_l</i>	<i>W_g</i>			
1999	Σεπ	9	398	130	129	129	130		
	Οκτ	13	854	262	164	267	177		
	Νοε	19	1328	311	230	312	228		
	Δεκ	28	1952	480	366	483	379		
2000	Ιαν	8	400	92	91	92	86		
	Φεβ	19	950	437	208	436	156		
	Μαρ	27	1809	746	252	745	181		
	Απρ	17	1194	352	163	296	104		
	Μαϊ	15	778	262	87	247	12		
	Ιουν	16	779	281	103	283	22		
	Ιουλ	17	772	257	78	256	20		
	Αυγ	14	719	198	50	198	20		
	Σεπ	13	631	257	93	257			
	Οκτ	18	872	353	123	355			
	Νοε	18	904	382	159	382	87		
	Δεκ	31	1835	547	391	547	357	22	
	2001	Ιαν	22	1194	378	233	381	163	3
		Φεβ	32	1989	506	382	506	278	7
Μαρ		15	801	372	106	374	15		
Απρ		12	483	149	86	148			
Μαϊ		6	225	39	38	40			
Ιουν		3	194						
Σύνολο		372	21059	6791	3532	6734	2415	32	

Η μικροσκοπική ανάλυση και ταξινόμηση των ιστολογικών τομών των ωοthικών περιελάμβανε: α) το αναπτυξιακό στάδιο της πιο προηγμένης ομάδας υγιών ωοκυττάρων (West 1990), β) την ύπαρξη, το στάδιο και την ποσότητα των ατρητικών ωοθυλακίων και γ) την ύπαρξη και το βαθμό απορρόφησης κενών ωοθυλακίων (postovulatory follicles ή *POF*). Εξαιτίας της έλλειψης αναφορών για τα ωοθυλακία της Μεσογειακής σαρδέλας (υγιή, ατρητικά & κενά), προηγήθηκε δημιουργία κλείδας περιγραφής των διαφόρων κατηγοριών ωοθυλακίων με βάση περιγραφές για άλλους πληθυσμούς σαρδέλας ή για άλλα είδη τελεόστων.

Το πρότυπο της αύξησης των ωοκυττάρων και της στρατολόγησής τους από τη «δεξαμενή» των πρωτογενών ωοθυλακίων προς την ωορρηξία, εξετάστηκε αναλύοντας κατανομές-συχνοτήτων μεγέθους ωοκυττάρων (Παράρτημα II.3). Στην ανάλυση χρησιμοποιήθηκαν, ωοthήκες διαδοχικών σταδίων ανάπτυξης, χωρίς ατρητικά ή/και κενά ωοθυλακία, προκειμένου να εξεταστεί η αύξηση των υγιών ωοθυλακίων μέχρι την ωοτοκία. Επίσης χρησιμοποιήθηκαν ωοthήκες θηλυκών με πρώιμα *POF*, προκειμένου να δειχτεί η κατάσταση της ωοthήκης αμέσως μετά την ωοτοκία.

2.4. Εκτίμηση παραμέτρων

2.4.1. Σωματικοί δείκτες

Για την περιγραφή της σωματικής ευρωστίας, επιλέχθηκε ο σχετικός δείκτης ευρωστίας (*relative condition factor* ή K_n), ενώ η εξίσωση που εφαρμόστηκε ήταν η (Παράρτημα ΙΙΙ):

$$K_n = \frac{W_g}{L^{3.233}} \cdot 100 \quad (2.2)$$

Για την περιγραφή της ευρωστίας του συκωτιού χρησιμοποιήθηκε ο κοινός ηπατοσωματικός δείκτης (*hepatosomatic index* ή HSI) (Milton et al. 1994, Lambert & Dutil 1997):

$$HSI = \frac{W_l}{W_g} \cdot 100 \quad (2.3)$$

Ένας απλός τρόπος περιγραφής της αναπαραγωγικής κατάστασης των θηλυκών, εναλλακτικά προς την ιστολογική ανάλυση, είναι ο κοινός γοναδοσωματικός δείκτης (*gonosomatic index* ή GSI):

$$GSI = \frac{W_o}{W_g} \cdot 100 \quad (2.4)$$

Πριν όμως από την απρόσκοπτη χρήση του, ο δείκτης πρέπει να εξετάζεται ως προς την αξιοπιστία του, δηλαδή ως προς τη δυνατότητα χρησιμοποίησής του σε συγκρίσεις ατόμων διαφορετικού μεγέθους (DeVlamming et al. 1982, Erickson et al. 1985, West 1990, Γκάνιας και συν. 2001β). Η εξέταση αυτή πραγματοποιήθηκε μελετώντας το αλλομετρικό πρότυπο αύξησης της ωοθήκης της σαρδέλας στα διάφορα ιστολογικά στάδια (Erickson et al. 1985).

2.4.2. Συχνότητα ωοτοκίας

Η συχνότητα ωοτοκίας ή κλάσμα γεννητόρων ή ποσοστό θηλυκών που γεννούν ανά ημέρα, υπολογίστηκε με τη μέθοδο των κενών ωοθυλακίων (*postovulatory follicles' method*, Hunter & Goldberg 1980, Hunter & Macewicz 1985a). Σύμφωνα με τη μέθοδο, ιστολογικές κλάσεις κενών ωοθυλακίων ($POF-0$, $POF-1$, $POF-2$, ... κ.τ.λ.) αντιστοιχίζονται σε ημερήσιες κλάσεις γεννητόρων ($Day-0$, $Day-1$, $Day-2$, ... κ.τ.λ.) και η συχνότητα ωοτοκίας υπολογίζεται ως το ποσοστό των δεύτερων επί του συνόλου των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών. Κατά συνέπεια, ως $Day-0$ γεννήτορες ορίζονται άτομα που επρόκειτο να έχουν, είχαν πριν ή κατά τη διάρκεια της δειγματοληψίας ένα αναπαραγωγικό γεγονός (θηλυκά με ενυδατωμένα ωοκύτταρα ή / και $POF-0$ αντίστοιχα). Ως $Day-1$, $Day-2$, ... κ.τ.λ. γεννήτορες ορίζονται θηλυκά τα οποία είχαν ωοτοκήσει 1, 2, ... κ.τ.λ. ημέρες αντίστοιχα πριν από τη στιγμή της δειγματοληψίας (θηλυκά με $POF-1$, $POF-2$, ... κ.τ.λ. στις ωοθήκες τους αντίστοιχα).

Προκειμένου να αυξηθεί η ακρίβεια στις εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας, σε κάθε εκτίμηση χρησιμοποιήθηκε ένας ικανός αριθμός δειγμάτων (15-30, Picquelle 1985). Επίσης, εκτιμήσεις συχνότητας ωοτοκίας προερχόμενες από διαφορετικές ημερήσιες κλάσεις γεννητόρων (S_i) συνδυάστηκαν για την παραγωγή συνθετικών εκτιμήσεων μεγαλύτερης ακριβείας (*composite estimates* ή S , Ganas et al. 2003β).

Η αξιοπιστία των εκτιμήσεων της S συχνά επηρεάζεται από υπερεκτιμήσεις του ποσοστού των $Day-0$ θηλυκών, οι οποίες αποδίδονται στη συναθροιστική αναπαραγωγική συμπεριφορά των μικρών πελαγικών (Alheit 1985, Picquelle & Stauffer 1985, Smith & Hewitt 1985, Ganas et al. 2003). Για το λόγο αυτό πραγματοποιήθηκαν διορθώσεις, θεωρώντας τον αριθμό των $Day-0$ θηλυκών κάθε δείγματος ίσο με το μέσο όρο των $Day-1$, $Day-2$, ... $Day-i$ θηλυκών (π.χ. Picquelle & Stauffer 1985, Quintanilla & Perez, 2000). Η γενικευμένη εξίσωση που χρησιμοποιήθηκε προκειμένου να γίνει η διόρθωση αυτή έχει τη μορφή (Ganas et al. 2003β):

$$N_0^* = \frac{\sum_{i=1}^n N_i}{n} \quad (2.5)$$

όπου N_0^* = ο διορθωμένος αριθμός των Day-0 θηλυκών και N_i = ο αριθμός των Day- i θηλυκών.

Τέλος, εξαιτίας της παραλλακτικότητας μικρής κλίμακας (small scale variability) στις τιμές του κλάσματος γεννητόρων (Ganias et al. 2003β), δείγματα από την ίδια ημέρα και περιοχή αντιμετωπίστηκαν ως ανεξάρτητα. Το γεγονός αυτό επίσης ίσχυσε και για τις εκτιμήσεις της αναλογίας φύλου και του βάρους των θηλυκών (Ganias et al. 2003β).

2.4.3. Γονιμότητα ομάδας

Η αύξηση της γονιμότητας ομάδας (F) με το βάρος σώματος (W) στα ψάρια, περιγράφεται συνήθως είτε από μία εξίσωση γραμμικής παλινδρόμησης:

$$F = a + b \cdot W \quad (2.6^a)$$

είτε από μία μη-γραμμική εξίσωση του τύπου:

$$F = a' \cdot W^{b'} \quad (2.6^b)$$

Στην περίπτωση που ο συντελεστής a της εξίσωσης 2.6^a δε διαφέρει στατιστικά από το μηδέν ή ο συντελεστής b' της εξίσωσης 2.6^b δε διαφέρει στατιστικά από τη μονάδα (ισομετρική αύξηση), χρησιμοποιείται η σχετική γονιμότητα (F_r). Η τελευταία μπορεί να υπολογιστεί είτε σε επίπεδο πληθυσμού, θέτοντας στην εξίσωση 2.6^a: $a=0$ (Priede & Watson 1993), είτε σε επίπεδο ατόμου, από τον τύπο: $F_r = F/W$. Στην περίπτωση αλλομετρικής αύξησης, οι συγκρίσεις της γονιμότητας δειγμάτων περισσότερων θηλυκών πραγματοποιούνται συγκρίνοντας τους συντελεστές των εξισώσεων 2.6^a και 2.6^b με ανάλυση συνδυακόμενης (ANCOVA, Zar 1999) (π.χ. Coward & Bromage 1999). Εναλλακτικά, στην περίπτωση αλλομετρικής αύξησης, οι συγκρίσεις γονιμότητας ομάδας πραγματοποιούνται χρησιμοποιώντας θηλυκά του ίδιου μεγέθους (*adjusted batch fecundity*, Hunter et al. 1985).

Σε κάθε εξίσωση γονιμότητας ομάδας χρησιμοποιήθηκε ένας ικανός (>20) αριθμός θηλυκών, ώστε να μπορεί να πραγματοποιηθεί η ανάλυση παλινδρόμησης (Hunter et al. 1985). Επίσης στις αναλύσεις χρησιμοποιήθηκε το βάρος σώματος μείον το βάρος της ωοθήκης ($W_{of} = W - W_o$), ενώ η δειγματοληψία των θηλυκών για κάθε εξίσωση γίνονταν κατά ένα τέτοιο τρόπο ώστε να καλύπτεται όσο το δυνατό μεγαλύτερο φάσμα τιμών W_{of} .

2.4.4. Ημερήσια παραγωγή αβγών

Οι εκτιμήσεις της ημερήσιας παραγωγής αβγών (P), του αριθμού δηλαδή των αβγών που ελευθερώνονται από τον πληθυσμό ανά ημέρα κι ανά μονάδα επιφάνειας, πρέπει να πραγματοποιούνται κατά το μέγιστο της αναπαραγωγής του πληθυσμού (Hewitt 1985, Alheit 1993, Εικόνα 1.3). Αυτός ήταν κι ο λόγος που τα ταξίδια Sardine II και Sardine III (στα οποία έγιναν εκτιμήσεις P) πραγματοποιήθηκαν κατά το αναπαραγωγικό μέγιστο των πληθυσμών σαρδέλας του κ. Αιγαίου (Δεκέμβριος 2000) και του Ιονίου (Ιανουάριος-Φεβρουάριος 2001) αντίστοιχα (βλ. §4.2.2). Στις εκτιμήσεις της P χρησιμοποιήθηκαν τα δείγματα του δειγματολήπτη WP2, ενώ προκειμένου να αυξηθεί ο αριθμός των θετικών σταθμών του κάθε ταξιδιού και οι εκτιμήσεις να έχουν μεγαλύτερη ακρίβεια, η δειγματοληψία του WP2 τύκωνε, όπως έχει ήδη αναφερθεί, στις περιοχές έντονης ωοτοκίας.

Οι εκτιμήσεις της P πραγματοποιήθηκαν προσαρμόζοντας δεδομένα αφθονίας - ηλικίας πρώιμων εμβρυϊκών σταδίων σε ένα εκθετικό μοντέλο θνησιμότητας (Picquell & Stauffer 1985):

$$P_i = P \cdot e^{-Z \cdot t} \quad (2.7)$$

όπου: P_i : η αφθονία των εμβρύων ηλικίας i ημερών, P : η ημερήσια παραγωγή αβγών ανά m^2 και z : ο στιγμιαίος ρυθμός θνησιμότητας. Η ηλικία των εμβρύων σε κάθε σταθμό υπολογίστηκε βάσει της εξίσωσης του ρυθμού αύξησης των αβγών και των λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών με τη θερμοκρασία στη *S. pilchardus* (Miranda et al. 1990), της επιφανειακής θερμοκρασίας του σταθμού (5m), της ώρας μέγιστης ωτοκίας (21:00, Ganias et al. 2003) και της ώρας δειγματοληψίας (Lo 1985). Αβγά νεότερα από 4h και μεγαλύτερα από το 90% του αναμενόμενου χρόνου εκκόλαψης, αποκλείστηκαν από την ανάλυση προκειμένου να αποφευχθούν σφάλματα σχετικά με τη μη ολοκληρωμένη στρατολόγηση των πρώτων στο πλαγκτόν και την πρόωρη εκκόλαψη των δεύτερων αντίστοιχα (Smith & Hewitt 1985, Somarakis et al. 2002).

Η P υπολογίστηκε με τη μέθοδο της ζυγισμένης μη-γραμμικής παλινδρόμησης, κατά ένα τέτοιον τρόπο ώστε οι συντελεστές ζύγισης να είναι ανάλογοι της επιφάνειας του κάθε σταθμού (Picquell & Stauffer 1985). Η τελευταία υπολογίστηκε από τα πολύγωνα που ορίζονταν από τις μεσοκάθετους των γραμμών που ένωναν γειτονικούς σταθμούς (Sette & Ahlstrom 1948, Somarakis et al. 2001).

Στην περίπτωση που η περιοχή ωτοκίας ήταν μικρότερη από την περιοχή δειγματοληψίας, οι σταθμοί μετα-στρωματοποιούνταν σε θετικά κι αρνητικά στρώματα, προκειμένου να ελαττωθεί η επίδραση των αρνητικών παρατηρήσεων στην ακρίβεια της P (Picquell & Stauffer 1985). Το θετικό στρώμα περιελάμβανε την γεωγραφική περιοχή που ορίζονταν από την παρουσία εμβρύων σαρδέλας (αβγά και λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες) συμπεριλαμβανόμενων και των εντός της περιοχής αυτής αρνητικών σταθμών. Έτσι, αρχικά υπολογίζονταν η παραγωγή αβγών για το θετικό στρώμα (P_1) κι εκ των υστέρων γίνονταν αναγωγή της εκτίμησης αυτής σε ολόκληρη την περιοχή δειγματοληψίας με τη χρησιμοποίηση της εξίσωσης (Picquell & Stauffer 1985):

$$P = \frac{A_1}{A} P_1 \text{ και } Var(P) = \left(1 + \frac{1}{n}\right) \left(\frac{A_1}{A} Var(P_1)\right) \quad (2.8)$$

όπου A_1 και A_0 : το εμβαδόν του θετικού και του αρνητικού στρώματος αντίστοιχα

n : ο συνολικός αριθμός των σταθμών

P_1 και $Var(P_1)$: η ημερήσια παραγωγή αβγών ανά m^2 και η διακύμανσή της για το θετικό στρώμα

2.4.5. Ειδική ημερήσια γονιμότητα

Οι εκτιμήσεις της ειδικής ημερήσιας γονιμότητας (F_s), του αριθμού δηλαδή των αβγών που παράγονται από τον πληθυσμό ανά ημέρα κι ανά μονάδα βιομάζας, πραγματοποιήθηκαν μέσω της εξίσωσης (Picquell & Stauffer 1985, Hewitt 1985):

$$F_s = \frac{F \cdot S}{W} \quad (2.9)$$

όπου F η μέση γονιμότητα ομάδας των θηλυκών, S η συχνότητα ωτοκίας, και W το μέσο ολικό βάρος των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών (g).

2.4.6. Ετήσια γονιμότητα

Η μεθοδολογία εκτίμησης της ετήσιας γονιμότητας που προτείνεται μέσω της παρούσας μελέτης τόσο για τη Μεσογειακή σαρδέλα όσο και για όλους τους πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστο πρότυπο ετήσιας γονιμότητας, αναπτύσσεται στην §5.3.

2.4.7. Αναπαραγόμενη βιομάζα

Όπως έχει ήδη αναφερθεί στην εισαγωγή (§1.3), σε περιπτώσεις που υπάρχουν παράλληλες εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών και ειδικής ημερήσιας γονιμότητας, είναι δυνατή η εκτίμηση της αναπαραγόμενης βιομάζας (B_s) μέσω της μεθόδου *DEPM*. Για τις εκτιμήσεις αυτές χρησιμοποιείται μία επέκταση της κάπως πιο γενικής εξίσωσης 1.2 (Parker 1985):

$$B_s = \frac{K \cdot A(P \cdot W)}{R \cdot F \cdot S} \quad (2.10)$$

όπου K : ένας συντελεστής μετατροπής από γραμμάρια σε τόνους, A : η συνολική περιοχή δειγματοληψίας, W : το μέσο ολικό βάρος των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών και F : η μέση γονιμότητα ομάδας.

Η διακύμανση της εξίσωσης 2.10 δίνεται προσεγγιστικά από τον τύπο (Stauffer & Picquelle 1980):

$$VarB_s \cong B_s^2 [CV(P)^2 + CV(W)^2 + CV(F)^2 + CV(S)^2 + 2COVs] \quad (2.11)$$

όπου CV : οι συντελεστές παραλλακτικότητας και $COVs$ το άθροισμα όρων που περιέχουν συνδυασμούς:

$$COVs = \frac{COV(PW)}{PW} - \frac{COV(PR)}{PR} - \frac{COV(PF)}{PF} - \frac{COV(PS)}{PS} - \frac{COV(WR)}{WR} - \frac{COV(WF)}{WF} - \frac{COV(WS)}{WS} + \frac{COV(RF)}{RF} + \frac{COV(RS)}{RS} + \frac{COV(SF)}{SF} \quad (2.12)$$

2.4.8. Εκτιμητές μέσων

Ο αριθμός των ατόμων που χρησιμοποιούνταν από το κάθε δείγμα (είτε ιχθυοπλαγκτού είτε ενηλίκων) για τις εκτιμήσεις των διαφόρων παραμέτρων δεν ήταν σταθερός. Για το λόγο αυτό, οι εκτιμήσεις μέσης τιμής κάθε παραμέτρου πραγματοποιήθηκαν προσδίδοντας στο κάθε δείγμα ένα αντίστοιχο «βάρος», το οποίο ήταν ανάλογο του αριθμού των ατόμων του δείγματος που συμμετείχαν στις εκτιμήσεις. Η εκτίμηση της μέσης τιμής κάθε παραμέτρου y και της αντίστοιχης διακύμανσης, έγινε μέσω των εξισώσεων (Picquelle & Stauffer 1985):

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n m_i \bar{y}_i}{\sum_{i=1}^n m_i} \quad \text{και} \quad \hat{Var}(\bar{y}) = \frac{\sum_{i=1}^n m_i^2 (\bar{y}_i - \bar{y})^2}{\left[\sum_{i=1}^n \frac{m_i}{n} \right]^2 n(n-1)} \quad (2.13)$$

όπου, $\bar{y}$: η εκτίμηση του μέσου, n : ο αριθμός των δειγμάτων, $\bar{y}_i = \sum_{j=1}^{m_i} \frac{y_{ij}}{m_i}$ ο μέσος του

δείγματος i , και m_i : ο αριθμός ατόμων του δείγματος i .

Στην περίπτωση που στην εκτίμηση της παραμέτρου συμμετείχαν n κλάσεις εκτιμητών, όπως π.χ. στις συνθετικές εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας με τις n ημερήσιες κλάσεις γεννητόρων, τότε η εκτίμηση δίνεται από την εξίσωση:

$$\bar{y} = \frac{\sum_{i=1}^n \bar{y}_i}{n} \quad \text{και} \quad \hat{Var} \bar{y} = \left(\frac{1}{n} \right)^2 \left[\sum_{i=1}^n \hat{Var}(\bar{y}_i) + 2 \sum_{i < j} COV(\bar{y}_i, \bar{y}_j) \right] \quad (2.14)$$

Η εξίσωση 2.13 ισχύει στην περίπτωση που η κάθε τιμή (άτομο) που συμμετέχει στην εκτίμηση αποτελεί άμεση παρατήρηση. Στην περίπτωση όμως που οι τιμές δεν αποτελούν άμεσες παρατηρήσεις αλλά προβλέψεις μίας εξίσωσης γραμμικής παλινδρόμησης, $y=a+bx$, (π.χ. προβλέψεις της γονιμότητας ομάδας από το βάρος του ατόμου μέσω της εξίσωσης 2.6^α), τότε υπεισέρχεται μία επιπλέον πηγή διακύμανσης η οποία σχετίζεται με την εξίσωση. Στην περίπτωση αυτή η διακύμανση της εκτίμησης δίνεται από τον τύπο (Draper & Smith 1981, Picquelle & Stauffer 1985):

$$Var(\hat{\bar{y}}) = \frac{\sum_{i=1}^n m_i^2 \left[\frac{(\bar{y}_i - \bar{\bar{y}})^2}{n-1} + \frac{s_h^2}{n_h} + (\bar{x}_i - \bar{x}_h) Var(\hat{b}) \right]}{\left[\sum_{i=1}^n \frac{m_i}{n} \right]^2 n} \quad (2.15)$$

όπου, s_h^2 : η υπολειπόμενη διακύμανση της εξίσωσης παλινδρόμησης, n_h : ο αριθμός των ατόμων που χρησιμοποιήθηκαν στην ανάλυση παλινδρόμησης, $\bar{x}_i$: η μέση τιμή της μεταβλητής x για τα άτομα αυτά, $\bar{x}_i$: η μέση τιμή της ανεξάρτητης μεταβλητής x στο δείγμα i , και $Var(\hat{b})$: η διακύμανση της κλίσης της παλινδρόμησης.

3. Αναπαραγωγή σε επίπεδο οργανισμού

Η μελέτη της αναπαραγωγής των πληθυσμών των τελεόστεων βασίζεται στη γνώση βιολογικών διεργασιών που επιτελούνται σε επίπεδο οργανισμού (West 1990, Hunter et al. 1992). Για παράδειγμα, πληθυσμιακές παράμετροι όπως το μήκος πρώτης αναπαραγωγής ή η διάρκεια και το μέγιστο της αναπαραγωγικής περιόδου προϋποθέτουν γνώση των σταδίων ανάπτυξης των ωοκυττάρων στις ωοθήκες των θηλυκών. Η επιλογή κι εφαρμογή ιχθυοπλαγκτονικών μεθόδων εκτίμησης της βιομάζας σε οικονομικά σημαντικά αποθέματα ψαριών, καθορίζονται από το πρότυπο στρατολόγησης των ωοκυττάρων (Hunter & Lo 1993, Armstrong et al. 2001, Jennings et al. 2001), το οποίο επίσης εξετάζεται σε επίπεδο οργανισμού. Επίσης, η αξιοπιστία του γοναδοσωματικού δείκτη ('gonosomatic index' ή *GSI*), ενός εκ των ευρύτερα χρησιμοποιούμενων μέσων παρακολούθησης της αναπαραγωγικής κατάστασης ατόμων ή πληθυσμών ψαριών, κρίνεται από το αν το πρότυπο αύξησης της ωοθήκης του ατόμου είναι αλλομετρικό ή ισομετρικό (DeVlammings 1982, Erickson et al. 1985, West 1990).

Στο κεφάλαιο αυτό, η μελέτη της αναπαραγωγής της Μεσογειακής σαρδέλας ξεκινά από τα κατώτερα επίπεδα οργάνωσης της ωοθήκης, με την περιγραφή των διαφόρων τύπων ωοθυλακίων που τη συνιστούν και φτάνει μέχρι το πρότυπο με το οποίο πληθυσμοί ωοκυττάρων στρατολογούνται προς την ωορρηξία και τον τρόπο που οι πληθυσμοί αυτοί επιδρούν στα χαρακτηριστικά αύξησης της ωοθήκης.

Εικόνα 3.1. Διαγραμματική αναπαράσταση της διάκρισης ανάμεσα σε ένα ωοκύτταρο κι ένα υγιές ωοθυλάκιο τελεόστεου (προσαρμοσμένο από Tyler & Sumpter 1996).

3.1. Μικροσκοπική ανάλυση ωοθηκών

Η βασική λειτουργική μονάδα της ωοθήκης των σπονδυλωτών είναι το ωοθυλάκιο, το οποίο συνίσταται από το ωοκύτταρο και τις περιβάλλουσες αυτό ωοθυλακιακές στιβάδες (κύτταρα θήκης & κοκκιώδη κύτταρα) (Εικόνα 3.1). Η επιτυχής ωορρηξία είναι συνάρτηση μιας ακολουθίας συνεργατικών παραγόντων όπως η στρατολόγηση, η αύξηση, η

διαφοροποίηση και η τελική ωρίμανση του συμπλέγματος ωοκύτταρο-θυλάκιο. Καθώς αναπτύσσεται το ωοθυλάκιο ενδέχεται σε κάποια φάση να μεταπέσει σε ατρητικό (και να απορροφηθεί) ή να ολοκληρώσει τον κύκλο του κι απελευθερώνοντας το ώριμο ωοκύτταρο (αβγό πλέον) να μετατραπεί σε κενό ωοθυλάκιο.

Στις επόμενες παραγράφους πραγματοποιείται ιστολογική περιγραφή της διαφοροποίησης των υγιών ωοκυττάρων της Μεσογειακής σαρδέλας και της απορρόφησης των ατρητικών και των κενών της ωοθυλακίων.

3.1.1. Στάδια ανάπτυξης ωοκυττάρων

Η ανάπτυξη των ωοκυττάρων της Μεσογειακής σαρδέλας χωρίστηκε σε επτά διακριτά στάδια (Ganias et al. *in press*):

1. Πρωτογενή ωοκύτταρα (Εικόνα 3.2α). Στην αρχή του σταδίου (χρωματινικό πυρηνισκικό στάδιο), το κυτταρόπλασμα είναι περιορισμένο και βάφεται έντονα από την αιματοξυλίνη. Ο πυρήνας είναι αρκετά μεγάλος σε σχέση με το ωόπλασμα (κυτταρόπλασμα ωοκυττάρων) και καταλαμβάνει το μεγαλύτερο τμήμα του ωοκυττάρου. Καθώς το ωοκύτταρο μεγαλώνει, ο λόγος πυρήνα-ωοπλάσματος ελαττώνεται, και οι πυρηνίσκοι αυξάνονται σε αριθμό και διευθετούνται στην εσωτερική περιφέρεια του πυρηνικού φακέλου (περιπυρηνισκικό στάδιο).

Εικόνα 3.2. Μικροφωτογραφίες διαδοχικών σταδίων ανάπτυξης των ωοκυττάρων της Μεσογειακής σαρδέλας: (α) πρωτογενή ωοκύτταρα, (β) στάδιο κυστιδίων λεκίθου, (γ) πρωτογενές στάδιο λεκιθογένεσης, (δ) δευτερογενές στάδιο λεκιθογένεσης, (ε) τεταρτογενές στάδιο λεκιθογένεσης, (στ) αρχή μετανάστευσης πυρήνα: πόλωση σταγόνων ελαίου, (ζ) μετανάστευση πυρήνα: σύντηξη σταγόνων ελαίου, (η) έναρξη ενυδάτωσης, (θ) πλήρως ενυδατωμένο ωοκύτταρο.

ΚΛ: κυστίδια λεκίθου, Χ: γόριο, ΣΕ: σταγόνες ελαίου, ΠΛ: πλακίδια λεκίθου. Κλίμακα: 0.1mm.

2. Στάδιο κυστιδίων λεκίθου (Εικόνα 3.2β). Άχροα «κενά» κυστιδία (yolk vesicles) εμφανίζονται στο ωόπλασμα κι εν συνεχεία μεταναστεύουν στην περιφέρεια του ωοκυττάρου, σχηματίζοντας αρχικά μια μονή κι εν συνεχεία πολλές περιφερειακές σειρές κυστιδίων (cortical alveoli). Το τέλος του σταδίου σηματοδοτείται από την εμφάνιση του χορίου (zona radiata).

3. Πρωτογενές στάδιο λεκιθογένεσης (Εικόνα 3.2γ). Η λεκίθος ενσωματώνεται στο ωοκύτταρο στη μορφή μικρών σφαιριδίων (yolk globules). Τα σφαιρίδια της λεκίθου εκτείνονται έως τα $\frac{3}{4}$ της απόστασης από την περιφέρεια ως την περιπυρηνική περιοχή. Σταγόνες ελαίου εμφανίζονται στο εσωτερικού του ωοπλάσματος.

4. Δευτερογενές στάδιο λεκιθογένεσης (Εικόνα 3.2δ). Τα σφαιρίδια της λεκίθου αυξάνονται σε αριθμό και σε μέγεθος και μέχρι το πέρας του σταδίου έχουν καταλάβει ολόκληρο το ωόπλασμα. Οι σταγόνες ελαίου αυξάνουν επίσης σε αριθμό.

5. Τεταρτογενές στάδιο λεκιθογένεσης (Εικόνα 3.2ε). Όπως θα δούμε σε επόμενη παράγραφο (§3.3.2) στο στάδιο αυτό λαμβάνει χώρα το πέρας της λεκιθογένεσης. Οι σταγόνες ελαίου είναι συγκεντρωμένες και παρατηρούνται μόνο στην περιφέρεια του πυρήνα.

6. Μετανάστευση πυρήνα (Εικόνα 3.2στ, ζ). Ο πυρήνας ξεκινά τη μετανάστευσή του προς το ζωικό πόλο του ωοκυττάρου και οι σταγόνες ελαίου αρχικά συγκεντρώνονται στη μία πλευρά του πυρήνα (Εικόνα 3.2στ) κι εν συνεχεία συντήκονται προς μια μεγαλύτερη σταγόνα ελαίου (Εικόνα 3.2ζ).

7. Ενυδάτωση (Εικόνα 3.2η, θ). Το μέγεθος του ωοκυττάρου αυξάνεται δραματικά, η πυρηνική μεμβράνη αποδιοργανώνεται και τα σφαιρίδια της λεκίθου συγχωνεύονται προς σχηματισμό πλακιδίων λεκίθου (yolk plates). Την ενυδάτωση ακολουθεί η ωορρηξία κατά την οποία τα ωοκύτταρα αποκολλούνται από το χόριο κι ως αβγά πλέον αποβάλλονται με την ωοτοκία.

3.1.2. Ατρησία λεκιθικών ωοθυλακίων

Η α-ατρησία στη Μεσογειακή σαρδέλα χωρίστηκε σε ένα αριθμό διαδοχικών φάσεων βάσει του σχήματος και της θέσης του χορίου, του βαθμού διόγκωσης των κοκκιωδών κυττάρων και της λύσης των σφαιριδίων της λεκίθου (Εικόνα 3.3, Ganiyas et al. 2003α).

Εικόνα 3.3. Μικροφωτογραφίες διαδοχικών σταδίων απορρόφησης του ατρητικού ωοθυλακίου της Μεσογειακής σαρδέλας: (α) υγιές ωοκύτταρο, (β) αρχική φάση α-ατρησίας, (γ) ενδιάμεση φάση α-ατρησίας, (δ) & (ε) προχωρημένη φάση α-ατρησίας, (στ) β-ατρησία. ZR: χόριο, F: ρήγμα χορίου, N: πυρήνας σε αποδιοργάνωση, GCL: κύτταρα κοκκιώδους στιβάδας, V: κενोटόπια, T, κύτταρα θήκης, P: κτιρινόχρους χρωστικές, c: κοιλοότητες. Κλίμακα: 0.1mm.

1. Αρχική φάση (Εικόνα 3.3β). Μία από τις πρώτες ενδείξεις της ατρησίας σε ένα λεκιθικό ωοκύτταρο είναι η αποδιοργάνωση του πυρήνα η οποία γίνεται αισθητή από το ακανόνιστο σχήμα του και το σκοτεινό-βασεόφιλο χρωματισμό του. Εν συνεχεία, δύο γεγονότα που συμβαίνουν παράλληλα είναι η δημιουργία «ρωγμών» στο χόριο και η διόγκωση των κοκκιωδών κυττάρων.

2. Ενδιάμεση φάση (Εικόνα 3.3γ). Το χόριο είναι κατακερματισμένο σε κομμάτια ακανόνιστου πάχους, τα οποία μοιάζουν με παγόβουνα που επιπλέουν σε θάλασσα κυστιδίων. Τα κοκκιώδη κύτταρα που έχουν διογκωθεί αρκετά, εισέρχονται μέσω των ρωγμών του χορίου στο ωόπλασμα όπου ξεκινούν τη φαγολυτική τους διαδικασία, κυρίως έναντι των κυστιδίων της λεκίθου. Τα τελευταία, εξαιτίας της λύσης τους φαίνονται μεγαλύτερα σε μέγεθος, κι έχουν ακανόνιστο σχήμα δίνοντας μία εικόνα ρευστοποίησης.

3. Προχωρημένη φάση (Εικόνα 3.3δ, ε). Η φαγοκυττάρωση των κυστιδίων της λεκίθου συνεχίζεται, με συνέπεια: α) το ωοθυλάκιο να συρρικνώνεται, β) η αναλογία μάζας χορίου – ωοπλάσματος να αυξάνεται [στο τέλος παραμένει μόνο το χόριο (Εικόνα 3.3ε)] και γ) να εμφανίζονται άχροες κοιλότητες μέσα στο ωόπλασμα. Στο τέλος της α-ατρησίας τα υπολείμματα του χορίου διαχέονται προς βαθύτερες στοιβάδες του ωοπλάσματος και τα ελάχιστα σφαιρίδια της λεκίθου διακρίνονται στο κέντρο του ωοκυττάρου.

Μετά την ολοκλήρωση της πένσης της λεκίθου και της διάλυση του χορίου η ατρησία συνεχίζεται με την απορρόφηση και των υπολοίπων κοκκιωδών κυττάρων και κυττάρων θήκης. Το ατρητικό θυλάκιο είναι μία αμοιβαδοειδής, βασεόφιλη δομή συναποτελούμενη από μία συμπαγή μάζα αποδιοργανωμένων κοκκιωδών κυττάρων, περιβεβλημένων από μία λεπτή στοιβάδα κυττάρων θήκης κι αιμοφόρων αγγείων. (Εικόνα 3.3στ). Η αποδιοργάνωση του θυλακίου προχωράει με τη συσσώρευση ενός μεγάλου αριθμού κοκκίων κιτρινο-καφέ χρωστικών ('brown bodies') (Εικόνα 3.3στ), τα οποία σύμφωνα με τους Besseau & Faliex (1994) προέρχονται από την αποδιοργάνωση των συστατικών του ατρητικού κυττάρου. Παρόλο που οι χρωστικές αυτές αποτελούν τυπικό χαρακτηριστικό της δ-ατρησίας της ατρησίας (Hunter & Macewicz 1985α, β), στις παρατηρήσεις μας εντοπίστηκαν σε θυλάκια με υπόλοιπα ιστολογικά χαρακτηριστικά β-ατρησίας. Συνεπώς η απορρόφηση του θυλακίου στη Μεσογειακή σαρδέλα ολοκληρώνεται στη β-ατρησία χωρίς να διέρχεται από τα στάδια της γ- και δ- ατρησίας (Ganias et al. 2003α)

3.1.3. Κενά ωοθυλάκια

Επειδή η αποδιοργάνωση των κενών ωοθυλακίων είναι μία συνεχής διαδικασία, ο διαχωρισμός τους σε διακριτές ημερήσιες κλάσεις (0 ημέρες μετά την ωοτοκία, 1 ημέρα, 2 ημέρες κ.ο.κ.) πραγματοποιείται με δυσκολία σε θηλυκά που προέρχονται από ολόκληρο τον ημερήσιο κύκλο. Ο διαχωρισμός αυτός γίνεται ακόμη πιο δύσκολος σε είδη που ωοτοκούν καθ' όλη τη διάρκεια της ημέρας (π.χ. *Scomber scombrus*: Priede & Watson 1993), κάτι βέβαια που δεν ισχύει για τη σαρδέλα, η οποία, όπως και τα περισσότερα κλουπεοειδή (Alheit 1989), γεννά σε ένα περιορισμένο χρονικό εύρος, κατά τις βραδινές ώρες της ημέρας (19:00-23:00, Ganias et al. *in press*). Για τους λόγους αυτούς, τα άτομα που επιλέχθηκαν για τη δημιουργία της μορφολογικής ηλικιακής κλείδας των κενών ωοθυλακίων της Μεσογειακής σαρδέλας, προέρχονταν από ένα υποσύνολο δειγμάτων που είχαν συλλεχθεί κατά τις νυχτερινές κυρίως ώρες (18:00-5:00) (Ganias et al. 2003β).

Η λεπτομερής εξέταση των ωοθηκών οδήγησε στην αναγνώριση τριών ημερήσιων κλάσεων *POF* με διακριτά μορφολογικά χαρακτηριστικά (Ganias et al. 2003β).

1. *POF-0* (0-10 hrs). Όπως έχει ήδη αναφερθεί, την ενυδάτωση ακολουθεί η ωορρηξία κατά την οποία το πλήρως ενυδατωμένο ωοκύτταρο απελευθερώνεται από το θυλάκιο του (Εικόνα 3.4α). Στη Μεσογειακή σαρδέλα τα νεοσχηματιζόμενα κενά ωοθυλάκια (νεαρά *POF-0*, Εικόνα 3.4β) είναι μεγάλα σε μέγεθος, έχουν έντονα ελικοειδές σχήμα κι άφθονες πτυχώσεις. Τα κοκκιώδη κύτταρα είναι μεγάλα, ευδιάκριτα, έχουν κιονοειδές ή κυβοειδές σχήμα και είναι παραταγμένα με τάξη κατά μήκος των κυττάρων της θήκης. Οι πυρήνες τους είναι μεγάλοι, υγιείς και διευθετημένοι κατά ένα χαρακτηριστικό γραμμικό τρόπο.

Η αποδιοργάνωση των *POF-0* λαμβάνει χώρα σχετικά γρήγορα ανάλογα με τη θερμοκρασία του περιβάλλοντος (Fitzhugh & Hettler 1995, Ganias et al. 2003β) και περιλαμβάνει τη σταδιακή ελάττωση του θυλακίου και των πτυχώσεών του και την αύξηση του μεγέθους της θυλακιακής κοιλότητας (lumen). Τα κοκκιώδη κύτταρα και οι πυρήνες τους αρχίζουν να χάνουν τη γραμμική τους διάταξη, τα κυτταρικά τους τοιχώματα τοιχώματα αποδιοργανώνονται και οι πυρήνες γίνονται πυκνωτικοί. Παρόλη την ταχεία αποδιοργάνωσή τους, τα *POF-0* είναι πάντοτε μεγαλύτερα και περισσότερο πτυχωμένα από την επόμενη κλάση κενών ωοθυλακίων (*POF-1*).

Εικόνα 3.4. Μικροφωτογραφίες διαδοχικών σταδίων απορρόφησης των κενών ωοθυλακίων της Μεσογειακής σαρδέλας: (α) ωορρηξία – απελευθέρωση ενυδατωμένου ωοκυττάρου (πλέον αβγό) από το θυλάκιο του, (β) κενό ωοθυλάκιο 0 ημερών (*POF-0*) χωρίς σημεία αποδιοργάνωσης, (γ) κενά ωοθυλάκια 1 ημέρας (*POF-1*), (δ) κενό ωοθυλάκιο 2 ημερών (*POF-2*). ΕΩ: ενυδατωμένο ωοκύτταρο ΥΠ: υγιείς πυρήνες, ΩΚ: θυλακιακή κοιλότητα, Α: άνοιγμα θυλακίου. Κλίμακα: 0.1mm.

2. *POF-1* (23-34 hrs). Σε αυτή τη φάση της αποδιοργάνωσής του (Εικόνα 3.4γ), το κενό ωοθυλάκιο έχει συρρικνωθεί σημαντικά, περίπου στο μισό μέγεθος σε σχέση με τα *POF-0*. Τα *POF-1* έχουν ελάχιστες ή καθόλου πτυχώσεις ενώ τα κοκκιώδη κύτταρα είναι πλέον δυσδιάκριτα.

3. *POF-2* (47-58 hrs). Το μέγεθος των κενών ωοθυλακίων έχει πλέον μειωθεί σημαντικά (συχνά εντοπίζονται με δυσκολία στις μικρές μεγεθύνσεις) και ως συνέπεια η ανεύρεσή τους στις τομές γίνεται σπανιότερη. Η δομή του *POF-2* είναι πολύ συμπαγής, χωρίς καθόλου εσωτερικές πτυχώσεις ενώ εν γένει έχει τριγωνικό σχήμα (Εικόνα 3.4δ). Η θυλακιακή κοιλότητα έχει συρρικνωθεί προς ένα μικρό άνοιγμα ('aperture', Ganias et al. 2003β) προσανατολισμένο προς τον ωαγωγό (ovarian lumen). Σε αυτή την τελική φάση απορρόφησης, το θυλάκιο περιέχει συνήθως και μερικούς εναπομείναντες πυκνωτικούς πυρήνες.

Η συνύπαρξη σε ιστολογικές τομές κενών ωοθυλακίων με υγιή ωοθυλάκια -προοριζόμενων για τελική ωρίμανση

κι ωορρηξία- δηλώνει ότι η Μεσογειακή σαρδέλα (όπως κι όλα τα υπόλοιπα ανά τον κόσμο αποθέματα σαρδέλας που έχουν εξεταστεί) είναι πολλαπλός αποθέτης.

3.1.4. Ιστολογικά στάδια ωοθηκών

Σε σχέση με το αναπτυξιακό στάδιο του πιο προηγμένου στην τομή υγιούς ωοκυττάρου, οι ωοθήκες της σαρδέλας διακρίθηκαν σε οκτώ στάδια: πρωτογενές στάδιο, στάδιο κυστιδίων λεκιθίου, πρωτογενής, δευτερογενής και τεταρτογενής λεκιθογένεση, μετανάστευση πυρήνα, ενυδάτωση και ωορρηξία. Σε σχέση με τα κενά ωοθυλάκια, οι ωοθήκες διαχωρίστηκαν σε θετικές (παρουσία *POF*) κι αρνητικές (απουσία *POF*).

Ο διαχωρισμός των ωοθηκών σε σχέση με την ατρησία έγινε σύμφωνα με τα κριτήρια των Hunter & Macewicz (1985α, β), προσαρμοσμένα όμως με κάποιες παραλλαγές για τη Μεσογειακή σαρδέλα (Γκάνιας και συν. 2003). Αυτό έγινε διότι σύμφωνα με τους Ganas et al. (2003α) οι ωοθήκες με >50% ατρητικά λεκιθικά ωοκύτταρα που έχουν όμως κι ένα πληθυσμό υγιών λεκιθικών ωοκυττάρων εξακολουθούν να είναι ενεργές ενώ ανενεργές είναι μόνο ωοθήκες με 100% α-ατρησία. Έτσι, ανάλογα με το ποσοστό και το στάδιο των ατρητικών ωοθυλακίων οι ωοθήκες της σαρδέλας ταξινομήθηκαν στις εξής τέσσερις καταστάσεις (states):

- ❑ **Ατρησία-0.** Η ωθήκη αποτελείται είτε από μη-λεκιθικά υγρή ωκύτταρα και καθόλου ατρητικά ωκύτταρα (α - ή β -), είτε από λεκιθικά υγρή ωκύτταρα και καθόλου α -ατρητικά ωκύτταρα.
- ❑ **Ατρησία-1** (Εικόνα 3.5α). Υγρή λεκιθικά ωοθυλάκια συνυπάρχουν με α -ατρητικά ωοθυλάκια.
- ❑ **Ατρησία-2** (Εικόνα 3.5β). Το σύνολο των λεκιθικών ωοθυλακίων τις τομές βρίσκονται σε ατρησία- α .
- ❑ **Ατρησία-3** (Εικόνα 3.5γ). Δεν υπάρχουν ούτε υγρή λεκιθικά ούτε α -ατρητικά ωοθυλάκια παρά μόνο μη λεκιθικά ωοκύτταρα και β -ατρητικά θυλάκια.

Εικόνα 3.5. Καταστάσεις ατρησίας-ωοτοκίας στις ωοθήκες της Μεσογειακής σαρδέλας. (α) ενεργή ωοθήκη με ατρησία-1 και κενά ωοθυλάκια. (β) ατρησία-2, (γ) ατρησία-3, (δ) ανώριμη ωοθήκη. α : α -ατρητικό ωοκύτταρο. POF: κενά ωοθυλάκια. β : β -ατρητικό θυλάκιο.

Επειδή στις ωοθήκες με ατρησία τύπου 2 ή 3 όλα τα λεκιθικά ωοκύτταρα βρίσκονται σε κατάσταση ατρησίας, οι ωοθήκες αυτές δεν κατηγοριοποιήθηκαν σε σχέση με το στάδιο ανάπτυξης των ωοκυττάρων τους.

Συνοψίζοντας τα παραπάνω κριτήρια, οι ωοθήκες της σαρδέλας στην παρούσα μελέτη ταξινομήθηκαν σε 18 επιμέρους ιστολογικά στάδια (Πίνακας 3.1).

3.2. Πρότυπο αύξησης & στρατολόγησης ωοκυττάρων

Η δειγματοληψία η μεθοδολογία και τα αναλυτικά αποτελέσματα της ανάλυσης περιγράφονται από τους Ganas et al. (in press β).

Στους πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστο πρότυπο ετήσιας γονιμότητας ο κατά μέγεθος διαχωρισμός της ομάδας των ωοκυττάρων ωοτοκίας (spawning batch) από τον ετερογενή πληθυσμό των υπόλοιπων ωοκυττάρων συνήθως συμβαίνει κατά την ωοτοκία (Hunter et al. 1985). Παρόλα αυτά υπάρχουν αναφορές ειδών πολλαπλών αποθετών στα οποία η ομάδα ωοτοκίας διαχωρίζεται κατά μέγεθος και είναι δυνατό να ταυτοποιηθεί σε προγενέστερα αναπτυξιακά στάδια. Για παράδειγμα στο είδος *Lophius litulon* η ομάδα ωοτοκίας ξεχωρίζει και μπορεί να διακριθεί ήδη από το δευτερογενές στάδιο της λεκιθογένεσης (Yoneda et al. 2001), ενώ στο *Siganus canaliculatus* από το τεταρτογενές στάδιο (Hoque et al. 1999). Στην περίπτωση της Μεσογειακής σαρδέλας, η ομάδα

ωοτοκίας ξεκινά τον κατά μέγεθος διαχωρισμό της από τον πληθυσμό των μικρότερων ωοκυττάρων ήδη από το δευτερογενές στάδιο κι ο διαχωρισμός ολοκληρώνεται στο τεταρτογενές στάδιο (Fig. 3, Ganiyas et al. *in press β*). Στον πληθυσμό της Μεσογειακής σαρδέλας, το πρότυπο αυτό δε φαίνεται να ποικίλει στο χώρο ή στο χρόνο (Ganiyas et al. *in press β*). Από την άλλη πλευρά παρατηρήθηκαν διαφορές σε σχέση με περιγραφές για άλλα είδη σαρδέλας [π.χ. *Sardina pilchardus pilchardus* (Andreu & Pinto 1957, Quintanilla & Perez, 2000), *Sardinops sagax* (Claramunt & Herrera 1994, Macewicz et al. 1996), *Sardinops melanostictus* (Matsuura et al. 1991, Murayama et al. 1994), *Sardinops ocellata* (Le Clus 1979)] ή γαύρου [*Engraulis encrasicolus* (Kleronomos 1993), *Engraulis mordax* (Hunter et al. 1985), *Engraulis capensis* (Melo 1994), *Engraulis japonicus* (Imai & Tanaka 1994), *Encrasicholina heteroloba* (Wright 1992)], στα οποία ο πλήρης κατά μέγεθος διαχωρισμός της ομάδας ωοτοκίας επιτυγχάνεται μόνο κατά την ενυδάτωση των ωοκυττάρων της.

Πίνακας 3.1. Ιστολογικά στάδια των ωοθηκών της Μεσογειακής σαρδέλας βάσει του αναπτυξιακού σταδίου της προηγμένης ομάδας υγιών ωοθυλακίων, της παρουσίας κενών ωοθυλακίων (+) και της κατάστασης της ατρησίας.

Ιστολογικό στάδιο	Στάδιο υγιών ωοθυλακίων	Κενά ωοθηλάκια	Κατάσταση ατρησίας
1	Πρωτογενών ωοκυττάρων		-
3	Κυστιδίων λεκίθου		-
5	Πρωτογενές λεκιθογένεσης		0
8	Πρωτογενές λεκιθογένεσης	+	0
12	Δευτερογενές λεκιθογένεσης		0
10	Δευτερογενές λεκιθογένεσης	+	0
14	Τεταρτογενές		0
16	Μετανάστευσης πυρήνα		0
6	Πρωτογενές λεκιθογένεσης		1
7	Πρωτογενές λεκιθογένεσης	+	1
9	Δευτερογενές λεκιθογένεσης		1
11	Δευτερογενές λεκιθογένεσης	+	1
15	Τεταρτογενές		1
13	Μετανάστευσης πυρήνα		1
4	-		2
2	-		3
17	Ενυδάτωσης		0
18	Ωορρηξίας	+	0

Ενδο- ή διαειδικές διαφορές στις κατανομές συχνοτήτων των μεγεθών των ωοκυττάρων θα μπορούσαν να ερμηνευτούν με όρους διαφορικών ρυθμών στρατολόγησης της ομάδας ωοτοκίας (Ganiyas et al. *in press β*). Οι Wallace & Selman (1981) αναφέρουν πως αύξηση του ρυθμού στρατολόγησης των ωοκυττάρων σε θηλυκά του είδους *Apeltes quadracus* τα οποία είχαν υποβληθεί σε ένεση ανθρώπινης χοριονικής γοναδοτροπίνης προκαλεί αλλαγές στην κατανομή συχνοτήτων των μεγεθών των ωοκυττάρων, η οποία από διακοπτόμενη γίνεται συνεχής. Κατ' αναλογία το ιδιαίτερο, μεταξύ των υπόλοιπων πολλαπλά ωοτοκούντων κλουπεοειδών, πρότυπο ανάπτυξης ωοκυττάρων της Μεσογειακής σαρδέλας θα μπορούσε να αποδοθεί σε χαμηλούς στρατολόγησης και συνεπώς σε μεγάλα μεσοδιαστήματα ωοτοκίας. Πράγματι σύμφωνα με τους Ganiyas et al. (2003β) αλλά κι όπως θα δούμε σε παράγραφο επόμενο κεφαλαίου (§4.4) η σαρδέλα στην παράκτια κεντρική Ελλάδα ωοτοκεί κάθε 9-15 ημέρες. Ο ρυθμός αυτός είναι σχετικά χαμηλός συγκρινόμενος με άλλους πληθυσμούς των γενών *Sardina* και *Sardinops* ή με πληθυσμούς γαύρου (Alheit, 1993, Ganiyas et al. 2003β). Κατά μέγεθος διαχωρισμός της ομάδας ωοτοκίας πριν την ενυδάτωση σε συνδυασμό με μεγάλα μεσοδιαστήματα ωοτοκίας αναφέρονται και για άλλους πολλαπλούς αποθέτες όπως το *Lophius litulon* [το οποίο ωοτοκεί μία φορά ανά 1-2 μήνες (Yoneda et al. 2001)] και το *Siganus canaliculatus* [το οποίο ωοτοκεί κάθε 26-30 ημέρες (Hoque et al.

1999)]. Από την άλλη πλευρά σε είδη όπως ο γάυρος *nehu* (*Encrasicholina purpurea*), τα οποία ωοτοκούν πολύ συχνά (ακόμη και κάθε δεύτερη ημέρα) (Clarke 1987), η ομάδα ωοτοκίας ακολουθείται στενά από τις επόμενες ομάδες ωοκυττάρων και συνεπώς δεν είναι δυνατόν να ξεχωρίσει κατά μέγεθος παρά μόνο κατά την ενυδάτωση (Maack and George, 1999).

Σύμφωνα με τα κριτήρια που θέτουν οι Wallace & Selman (1981) (βλ. §1.1) για τα πρότυπα στρατολόγησης των ωοκυττάρων στις ωοθήκες των τελεόστεων, η Μεσογειακή σαρδέλα αντιστοιχεί στο ομαδοσύγχρονο πρότυπο (Ganias et al. *in press* β), καθώς στο τέλος της λεκιθογένεσης (τεταρτογενές στάδιο) αναγνωρίζονται δύο διακριτοί πληθυσμοί ωοκυττάρων: ένας συγχρονισμένος πληθυσμός μεγαλύτερων ωοκυττάρων ('ομάδα ωορηξίας' ή 'clutch'), ο οποίος διαχωρίζεται σαφώς από έναν πιο ετερογενή πληθυσμό μικρότερων ωοκυττάρων, από τον οποίο στρατολογείται ο πρώτος (Εικόνα 3.6).

Εικόνα 3.6. Μικροφωτογραφία ωοθήκης της Μεσογειακής σαρδέλας στο δευτερογενές στάδιο της λεκιθογένεσης στην οποία διαφαίνεται το ομαδοσύγχρονο πρότυπο ανάπτυξης των ωοκυττάρων της: 'συγχρονισμένος πληθυσμός μεγαλύτερων λεκιθικών ωοκυττάρων (ομάδα ωοτοκίας ή 'clutch'), ο οποίος διαχωρίζεται σαφώς από έναν πιο ετερογενή πληθυσμό μικρότερων ωοκυττάρων, από τον οποίο στρατολογείται ο πρώτος'

3.3. Αύξηση της ωοθήκης

Η οντογένεση της ωοθήκης στους τελεόστεους είναι αποτέλεσμα της συνεργατικής επίδρασης της διαφοροποίησης και της αύξησης των ωοθυλακίων της. Στους πολλαπλούς αποθέτες όπως η σαρδέλα, η οντογένεση βρίσκεται σε μία συνεχή δυναμική καθώς ωοκύτταρα στρατολογούνται και απελευθερώνονται αρκετές φορές μέσα στην αναπαραγωγική περίοδο. Κατά συνέπεια, ανά πάσα χρονική στιγμή σε μία ωοθήκη ενδέχεται να συνυπάρχουν υγιή ωοθυλακία διαφόρων αναπτυξιακών σταδίων με ατρητικά ή/και κενά (ωο)θυλακία. Γίνεται λοιπόν σαφές ότι διαφορετικοί τύποι και ποσότητες (ωο)θυλακίων ενδέχεται να επιδρούν κατά διαφορετικό τρόπο στο αυξητικό πρότυπο της ωοθήκης. Η γνώση του τελευταίου είναι απαραίτητη σε κάθε περίπτωση περιγραφής της αναπαραγωγικής κατάστασης ενός πληθυσμού μέσω γοναδοσωματικών δεικτών (*GSI*), εξαιτίας της συχνής εξάρτησης αυτών από το μέγεθος σώματος (DeVlamming et al. 1982, Roff 1983, Erickson et al. 1985, West 1990).

Στις επόμενες παραγράφους εξετάζεται αν το πρότυπο αύξησης της ωοθήκης στη σαρδέλα είναι αλλομετρικό ή ισομετρικό. Η ανάλυση πραγματοποιείται για κάθε ιστολογικό στάδιο χωριστά, έτσι ώστε να υπάρχει πλήρης εικόνα της επίδρασης της συνύπαρξης ή μη διαφόρων τύπων ωοθυλακίων στην αλλομετρία της ωοθήκης και κατά προέκταση στην αξιοπιστία του *GSI* σε επίπεδο ατόμου. Επίσης, οι συντελεστές αύξησης των διάφορων ιστολογικών σταδίων συγκρίνονται μεταξύ τους για να δειχθεί ποιοι τύποι ωοθυλακίων και σε ποιες ποσότητες επιδρούν στο βάρος της ωοθήκης.

3.3.1. Αλλομετρία

Σύμφωνα με την αλλομετρική θεωρία (Gould 1966), σε ένα τυχαίο δείγμα j ψαριών το βάρος της ωοθήκης, W_{o_j} , και το βάρος σώματος χωρίς εντόσθια, W_{g_j} , σχετίζονται με την εξίσωση:

$$W_{o_j} = aW_{s_j}^{b_j} \quad (3.1)$$

Σύμφωνα με τους Erickson et al. (1985), η εξίσωση αύξησης της ωοθήκης πρέπει να εξετάζεται για κάθε στάδιο ανάπτυξης *i* χωριστά. Για το λόγο αυτό η εξίσωση 3.1 παίρνει τη μορφή:

$$W_{o_{ij}} = a_iW_{s_{ij}}^{b_i} \quad (3.2)$$

Στην περίπτωση που ο συντελεστής *b_i* είναι ίσος με τη μονάδα τότε η ωοθήκη αυξάνεται ισομετρικά με το βάρος σώματος. Στην περίπτωση που ο συντελεστής *b_i* είναι μεγαλύτερος ή μικρότερος από τη μονάδα τότε παρουσιάζει θετική ή αρνητική αλλομετρία αντίστοιχα.

Οι συντελεστές *a_i* και *b_i* υπολογίστηκαν για το κάθε ιστολογικό στάδιο, *i*, ξεχωριστά μετά από τη λογαριθμική τροποποίηση της εξίσωσης 3.2:

$$\log(W_{o_{ij}}) = \log(a_i) + b_i \cdot \log(W_{s_{ij}}) \quad (3.3)$$

Ο έλεγχος της ισομετρίας πραγματοποιήθηκε ελέγχοντας για κάθε ιστολογικό στάδιο την υπόθεση *b_i*=1 (*t*-test, Erickson et al. 1985).

Το βάρος της ωοθήκης σχετίζεται στατιστικά σημαντικά με το βάρος σώματος σε όλα τα ιστολογικά στάδια εκτός του σταδίου 6 (δηλαδή τις ωοθήκες στο πρωτογενές στάδιο της λεκιθογένεσης με ατρησία τύπου-1) (Πίνακας 3.2). Οι συντελεστές *b_i* είναι ίσοι με τη μονάδα σε όλα τα ιστολογικά στάδια εκτός από την ενυδάτωση (στάδιο 17) στην οποία διαπιστώνεται μία ισχυρή θετική αλλομετρία (Πίνακας 3.2). Ενώ λοιπόν μέχρι και τη μετανάστευση του πυρήνα η ωοθήκη της σαρδέλας αυξάνεται ισομετρικά με την υπόλοιπη σωματική μάζα, κατά την ενυδάτωση το πρότυπο αύξησης αλλάζει και γίνεται αλλομετρικό (Εικόνα 3.7).

Πίνακας 3.2. Παράμετροι των αλλομετρικών εξισώσεων, 3.3, του βάρους της ωοθήκης με το βάρος σώματος χωρίς εντόσθια στα διάφορα ιστολογικά στάδια των ωοθηκών της σαρδέλας κι αποτελέσματα της δοκιμασίας Newman-Keuls στις αντίστοιχες λογαριθμικά τροποποιημένες τιμές του GSI (*a*=0.05), *t*: το στατιστικό της δοκιμασίας Student για την υπόθεση της ισομετρίας (*b_i*=1). Οι ενυδατωμένες ωοθήκες (στάδιο 17) δε συγκρίθηκαν εξαιτίας της αλλομετρικής τους αύξησης, ενώ στις ωοθήκες του σταδίου 18 (ωορρηξία) δεν πραγματοποιήθηκε ανάλυση εξαιτίας του πολύ μικρού τους αριθμού (*n*=3).

Ιστολογικό στάδιο	log (<i>a_i</i>)	<i>b_i</i>	<i>r</i> ²	<i>n</i>	<i>t</i>	Μέσος GSI	Ομογενή στάδια	
1	-5.26	0.95	0.61	167	-0.85	0.45	x	
2	-4.08	0.67	0.28	26	-1.46	0.66		x
3	-4.72	0.92	0.58	70	-0.88	0.70		x
4	-3.83	0.77	0.30	81	-1.48	1.23		x
5	-3.75	0.89	0.56	44	-0.86	1.77		x
6		ns		29	-	1.80		x
7	-3.21	0.80	0.46	41	-1.42	2.34		x
8	-3.42	0.91	0.43	100	-0.80	2.55		x
9	-3.10	0.87	0.23	89	-0.77	3.13		x
10	-3.86	1.16	0.63	107	1.87	3.31		x
11	-4.34	1.34	0.45	22	1.03	3.40		x
12	-3.53	1.06	0.47	165	0.66	3.44		x
13	-2.36	0.74	0.25	24	-0.92	4.67		x
14	-3.06	1.06	0.59	65	0.51	5.46		x
15	-2.72	0.94	0.38	28	-0.25	5.61		x
16	-2.64	0.94	0.51	142	-0.77	6.05		x
17	-3.53	1.58	0.69	41	3.43**	15.10		

ns: μη σημαντική εξίσωση (ANOVA, *P*>0.05). ***P*<0.01

Η παρούσα μελέτη αποτελεί ίσως την πρώτη λεπτομερή περιγραφή της επίδρασης του ιστολογικού σταδίου της ωοθήκης τελεόστεου στην αλλομετρική της αύξηση, κυρίως σε ότι αφορά τη συνεκτίμηση παραμέτρων όπως τα ατρητικά και τα κενά ωοθυλάκια. Οι υπάρχουσες μελέτες, πέραν του περιορισμένου τους αριθμού, ποικίλουν τόσο σε σχέση με τον τύπο και τον αριθμό των σταδίων που εξετάζουν όσο και με τον αριθμό των ατόμων που χρησιμοποιούν. Στις μελέτες αυτές, οι ωοθήκες των εξεταζόμενων ειδών παρουσιάζουν είτε ισομετρικό (Taylor et al. 1998), είτε αλλομετρικό (DeVlamming et al. 1982, Erickson et al. 1985, Davis & West 1993, DeMartini & Lau 1999) πρότυπο αύξησης σε όλα τα αναπτυξιακά τους στάδια, με ομογενείς συντελεστές αλλομετρίας. Τα αποτελέσματα της παρούσας μελέτης αποτελούν την πρώτη αναφορά αλλαγής του προτύπου αύξησης της ωοθήκης (από ισομετρικό σε θετικό αλλομετρικό) σε κάποιο από τα στάδια της ανάπτυξής της. Η αλλαγή αυτή θα μπορούσε να αποδοθεί στην είσοδο υγρού χαμηλού ειδικού βάρους, που λαμβάνει χώρα κατά την τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων (Wallace and Selman 1981, Thorsen and Fyhn 1996) και στη συνεπακόλουθη αύξηση του λόγου υγρό/ξηρό βάρος της ωοθήκης.

Εικόνα 3.7. Ευθείες εξισώσεων γραμμικής παλινδρόμησης μεταξύ του βάρους της ωοθήκης ($\log W_g$) και του βάρους σώματος χωρίς εντόσθια ($\log W$) για διάφορα στάδια ανάπτυξης ωοθηκών χωρίς ατρητικά ή/και κενά ωοθυλάκια. (i) πρωτογενή ωοκύτταρα, (ii) στάδιο κυστιδίων λεκίθου, (iii) πρωτογενές στάδιο λεκιθογένεσης, (iv) δευτερογενές στάδιο λεκιθογένεσης, (v) τεταρτογενές στάδιο λεκιθογένεσης, (vi) μετανάστευση πυρήνα, (vii) ενυδάτωση.

Η ισομετρική αύξηση της ωοθήκης στη σαρδέλα, τουλάχιστον μέχρι την τελική της ωρίμανση, φαίνεται να συνδέεται: α) με το επίσης ισομετρικό πρότυπο αύξησης της γονιμότητας (§4.5) και β) με το ότι σε αντίθεση με άλλα είδη (π.χ. *G. morhua*: Kjesbu 1989, Trippel et al. 1997) το μέγεθος των ωοκυττάρων, δε συσχετίζεται με το μέγεθος σώματος (Εικόνα 3.8). Οι δύο αυτές μεταβλητές (γονιμότητα & μέγεθος ωοκυττάρων) αναφέρονται ως οι σημαντικότεροι παράγοντες που επηρεάζουν το βάρος της ωοθήκης στους τελεόστεους (Jons & Miranda 1997). Συνεπώς, σε περιπτώσεις, όπως η σαρδέλα, στις οποίες οι μεταβλητές αυτές μεταβάλλονται ισομετρικά με το μέγεθος σώματος, το πρότυπο αύξησης της ωοθήκης αναμένεται να είναι επίσης ισομετρικό.

3.3.2. Επίδραση ιστολογικών σταδίων στο βάρος της ωοθήκης

Ο διαχωρισμός των ωοθηκών σε επιμέρους στάδια ανάλογα με τον τύπο και την ποσότητα των (ωο)θυλακίων (υγιή, ατρητικά και κενά) που περιέχουν και η εκτίμηση των μοντέλων που περιγράφουν την αύξησή τους σε καθένα από τα στάδια αυτά, επέτρεψε τη μελέτη της επίδρασης που έχουν στο βάρος τους: α) η ωρίμανση των ωοκυττάρων, β) οι καταστάσεις ατρησίας και γ) η παρουσία των *POF*.

Εικόνα 3.8. Σχέση διαμέτρου ωοκυττάρων από ωοθήκες σαρδέλας στο τεταρτογενές στάδιο και το στάδιο της μετανάστευσης του πυρήνα της ανάπτυξης με το ολικό μήκος των ατόμων ($F=0.01$, $P>0.1$).

Εκτός από την ενυδάτωση, στην οποία η ωοθήκη αυξάνεται αλλομετρικά, σ' όλα τα υπόλοιπα στάδια, εξαιτίας της ισομετρίας ($b_i=1$), η εξίσωση 3.1 γίνεται:

$$W_{oij} = a_i W_{gij} \quad (3.4)$$

ή διαφορετικά:

$$a_i = \frac{W_{oij}}{W_{gij}} \quad (3.5)$$

Βλέπουμε λοιπόν, ότι στην περίπτωση της ισομετρικής αύξησης ο συντελεστής a_i είναι ίσος με τον κοινό γοναδοσωματικό δείκτη (GSI =βάρος ωοθήκης/βάρος σώματος) (Erickson et al. 1985). Για το λόγο αυτό, οι συγκρίσεις της μάζας της ωοθήκης στα διάφορα ιστολογικά στάδια πραγματοποιήθηκαν μέσω του GSI των αντίστοιχων θηλυκών. Μάλιστα, επειδή σε όλα τα ιστολογικά στάδια οι τιμές του GSI είχαν λογαριθμική κατανομή (δοκιμασία Kolmogorov-Smirnov, σε όλες τις περιπτώσεις $P>0.05$), στις συγκρίσεις χρησιμοποιήθηκαν οι λογαριθμικά τροποποιημένες τιμές του GSI ($\log GSI$).

Ανάλυση διασποράς μεταξύ των τιμών $\log GSI$ των διαφορετικών ιστολογικών σταδίων ($F=499.63$, $P<<0.01$) και μετέπειτα σύγκριση αυτών με δοκιμασία πολλαπλού εύρους (Newman-Keuls), έδειξαν τα εξής (Πίνακας 3.2):

- ❑ Στα μη ενυδατωμένα θηλυκά χωρίς *POF* ή/και ατρησία (σύγκριση σταδίων 1, 3, 5, 12, 14, 16), το αναπτυξιακό στάδιο της προηγμένης ομάδας των ωοκυττάρων επιδρά σημαντικά στο βάρος της ωοθήκης μέχρι και το τεταρτογενές στάδιο. Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι ενώ η διαφοροποίηση είναι μία συνεχής διαδικασία καθ' όλον τον κύκλο-ζωής ενός ωοθυλακίου, η προσθήκη λεκίθου σταματά με την έναρξη της μετανάστευσης του πυρήνα. Το βάρος του ωοκυττάρου θα αυξηθεί δραματικά μερικές ώρες πριν την ωορρηξία, με την είσοδο νερού στο εσωτερικό του κατά την ενυδάτωση.
- ❑ Η ατρησία-1 δεν επηρεάζει το βάρος της ωοθήκης σε κανένα από τα στάδια που πραγματοποιείται συσσώρευση λεκίθου στα ωοκύτταρα. Παρόλα αυτά, στο στάδιο της

μετανάστευσης του πυρήνα η ατρησία-1 συνοδεύονταν κι από μειωμένες τιμές *GSI* (δηλαδή το στάδιο 13 είχε χαμηλότερο *GSI* συγκρινόμενο με το στάδιο 16).

- Θηλυκά με ατρησία-2 παρουσίαζαν χαμηλότερο *GSI* σε σχέση με θηλυκά σε οποιοδήποτε στάδιο της λεκιθογένεσης (στάδια 5 έως 16).
- Θηλυκά με ατρησία-3 παρουσίαζαν παρόμοιο *GSI* με θηλυκά στο στάδιο των κυστιδίων της λεκίθου (σύγκριση σταδίων 2 & 3).
- Η παρουσία των κενών ωοθυλακίων αυξάνει σημαντικά το βάρος της ωοθήκης μόνο στο πρωτογενές στάδιο της λεκιθογένεσης (ζευγαρωτές συγκρίσεις σταδίων 5 & 8 και 6 & 7), ενώ στο δευτερογενές στάδιο ωοθήκης με ή χωρίς *POF* έχουν το ίδιο βάρος (ζευγαρωτές συγκρίσεις σταδίων 10 & 12 και 9 & 11).

Συνοψίζοντας τα αποτελέσματα της παραπάνω ανάλυσης διαπιστώνουμε κατ' αρχάς ότι μετά τη στρατολόγηση από τη «δεξαμενή» των πρωτογενών ωοκυττάρων, όλα τα αναπτυξιακά στάδια των ωοκυττάρων συμβάλλουν στην αύξηση του βάρους της ωοθήκης, εκτός από το στάδιο της μετανάστευσης του πυρήνα. Κατά συνέπεια μπορούμε να υποθέσουμε ότι το πέρας της λεκιθογένεσης λαμβάνει χώρα κατά το τεταρτογενές στάδιο αυτής. Αυτός είναι ίσως κι ο λόγος που μέχρι το στάδιο αυτό η παρουσία <100% ατρητικών ωοθυλακίων (ατρησία-1) δεν επηρεάζει το βάρος της ωοθήκης, επειδή η συνέχιση της συσσώρευσης λεκίθου αναπληρώνει την απώλεια βάρους των συρρικνούμενων λόγω ατρησίας ωοθυλακίων. Αντίθετα, τόσο κατά τη μετανάστευση του πυρήνα όσο και στην ατρησία-2 η λεκιθογένεση έχει σταματήσει, με συνέπεια η μείωση του βάρους των ωοθυλακίων λόγω ατρησίας να προκαλεί μη αναπληρώσιμη απώλεια βάρους στην ωοθήκη. Το γεγονός ότι τα ατρητικά (ωο)θυλάκια, ειδικά στα τελευταία στάδια απορρόφησής τους, δεν προσθέτουν βάρος στην ωοθήκη επιβεβαιώνεται κι από το ισοδύναμο βάρος ωοθηκών με ατρησία τύπου-3 με ωοθήκες στο στάδιο των κυστιδίων της λεκίθου (στάδιο 3). Τέλος, το γεγονός ότι η παρουσία *POF* συνδέεται με αύξηση του *GSI* μόνο στο πρωτογενές στάδιο της λεκιθογένεσης μπορεί να αποδοθεί είτε α) στο ότι όπως είδαμε στην §3.2 στο στάδιο αυτό τα κενά ωοθυλάκια είναι κυρίως *POF-0*, τα οποία έχουν αρκετά μεγάλο μέγεθος ώστε να επηρεάζουν το βάρος της ωοθήκης, είτε β) στο ότι θηλυκά αυτού του σταδίου χωρίς *POF* βρίσκονται συνήθως στην αρχή της αναπαραγωγικής τους περιόδου, με συνέπεια να μην έχει ακόμη συσσωρευτεί αρκετή λεκίθος στα ωοκύτταρά τους.

3.4. Συμπεράσματα

Η Μεσογειακή σαρδέλα είναι πολλαπλός αποθέτης, εφόσον θηλυκά με πρόσφατη ωοτοκία (παρουσία *POF*) περιέχουν στις ωοθήκες τους λεκιθικά ωοκύτταρα που προορίζονται για μια νέα ωοτοκία. Επίσης παρουσιάζει ομαδοσύγχρονο πρότυπο στρατολόγησης των ωοκυττάρων ωορρηξίας κι έχει ακαθόριστη ετήσια γονιμότητα. Το τελευταίο διαφαίνεται από το γεγονός ότι τα ωοκύτταρα ωορρηξίας στρατολογούνται απευθείας από τα πρωτογενή ωοκύτταρα κι όχι από ένα απόθεμα λεκιθικών ωοκυττάρων το οποίο έχει ξεχωρίσει και είναι δυνατό να καθοριστεί ήδη από την έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου.

Το πρότυπο αύξησης της ωοθήκης είναι ισομετρικό καθ' όλη την ανάπτυξη της μέχρι και την ενυδάτωση οπότε και μεταβάλλεται σε θετικά αλλομετρικό. Εξαιτίας της ισομετρικής αύξησης της ωοθήκης, ο γοναδοσωματικός της δείκτης μέχρι την έναρξη της ενυδάτωσης είναι ανεξάρτητος του μεγέθους σώματος και συνεπώς μπορεί να χρησιμοποιείται απρόσκοπτα σε συγκρίσεις θηλυκών διαφορετικού μεγέθους. Από την άλλη πλευρά, η εύκολη μακροσκοπική αναγνώριση των ενυδατωμένων ωοθηκών επιτρέπει την αφαίρεσή τους από αναλύσεις *GSI*.

4. Αναπαραγωγή σε επίπεδο πληθυσμού

Από την ανάλυση της αναπαραγωγής σε επίπεδο οργανισμού προκύπτει ότι η Μεσογειακή σαρδέλα αποβάλλει το ετήσιο αναπαραγωγικό της προϊόν τμηματικά, μέσα από περισσότερες της μιας ωοτοκίες. Κατά συνέπεια, οι εκτιμήσεις του αναπαραγωγικού προϊόντος των θηλυκών του πληθυσμού προϋποθέτουν γνώση όχι μόνο του πλήθους των αβγών της κάθε ωοτοκίας (π.χ. απλοί αποθέτες) αλλά και του κατά πόσο συχνά και πόσες συνολικά φορές ωοτοκούν. Επειδή συνήθως, τόσο η συχνότητα ωοτοκίας όσο και η γονιμότητα εξαρτώνται από το μέγεθος και τη σωματική κατάσταση των γεννητόρων (Parrish et al. 1986, Solemdal 1997) κι από τα φυσικά χαρακτηριστικά του ενδιαιτήματός τους (Alheit 1989) και οι δύο αυτές μεταβλητές αποτελούν μάλλον πληθυσμιακές παρά ατομικές παραμέτρους. Επιπλέον, προκειμένου οι εκτιμήσεις τους να λαμβάνουν χώρα κατά την επιθυμητή χρονική περίοδο (π.χ. κατά το μέγιστο της αναπαραγωγής, δηλαδή την εποχή που παρατηρείται το μεγαλύτερο ποσοστό αναπαραγωγικά ενεργών γεννητόρων) αλλά και να αξιοποιούνται σε υπολογισμούς ετήσιου αναπαραγωγικού προϊόντος, είναι απαραίτητη η γνώση του εποχιακού προτύπου αναπαραγωγής του πληθυσμού (διάρκεια και μέγιστο αναπαραγωγικής περιόδου). Το τελευταίο στην παρούσα μελέτη εξετάστηκε μέσω του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών.

4.1. Αναπαραγωγικά ενεργά θηλυκά

Σε πολλαπλούς αποθέτες όπως η σαρδέλα, η περιγραφή της μέσης αναπαραγωγικής κατάστασης σε δείγματα περισσότερων ατόμων είναι προτιμότερο να πραγματοποιείται μέσω του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών (Γκάνιας και συν. 2001β). Σύμφωνα με τους Hunter et al. (1992), ως ενεργοί γεννήτορες ('active spawners') ορίζονται τα άτομα εκείνα που είχαν δυνατότητα ωοτοκίας είτε κατά τη διάρκεια είτε στο εγγύς μέλλον της σύλληψης. Η δυνατότητα αυτή για ωοτοκία μπορεί να προβλεφθεί από την ύπαρξη στην ωοθήκη ενός ικανού αριθμού υγιών λεκιθικών ωοκυττάρων. Για παράδειγμα, στο γαύρο *E. mordax* προκειμένου ένα θηλυκό να είναι αναπαραγωγικά ενεργό θα πρέπει στις ωοθήκες του το 50% τουλάχιστον των λεκιθικών του ωοκυττάρων να μη βρίσκονται σε κατάσταση ατρησίας (Hunter & Macewicz 1985α, β). Στη Μεσογειακή σαρδέλα, αν και ποσοστά ατρησίας-α στην ωοθήκη μεγαλύτερα από 50% μειώνουν την πιθανότητα ωοτοκίας, μόνο θηλυκά με 100% ατρητικά λεκιθικά ωοκύτταρα είναι ανενεργά (Γκάνιας και συν. 2003, Ganiyas et al. 2003α). Κατά συνέπεια, στην παρούσα μελέτη, ως ενεργά θεωρήθηκαν θηλυκά που περιέχουν έστω κι ένα μικρό πληθυσμό υγιών λεκιθικών ωοκυττάρων ενώ ως ανενεργά θεωρήθηκαν τα ανώριμα (μη-λεκιθικά) θηλυκά ή θηλυκά με ατρησία τύπου 2 ή 3.

Ο διαχωρισμός των θηλυκών σε ενεργά κι ανενεργά πραγματοποιείται ιδανικά μέσω μικροσκοπικής ανάλυσης ιστολογικών τομών ωοθηκών (Hunter & Macewicz 1985 α, β). Εντούτοις, στην παρούσα μελέτη ιστολογική ανάλυση πραγματοποιήθηκε στο 1/3 περίπου των θηλυκών (Πίνακας 2.3) με

συνέπεια να μην καλύπτεται ολόκληρο το χωροχρονικό φάσμα της μελέτης. Για το λόγο αυτό, σε δείγματα στα οποία δεν είχε προηγηθεί ιστολογική ανάλυση, ο διαχωρισμός ενεργών-ανενεργών θηλυκών πραγματοποιήθηκε με τη χρησιμοποίηση μίας κρίσιμης τιμής γοναδοσωματικού δείκτη (Hinton et al. 1997). Η τελευταία υπολογίστηκε με ανάλυση λογιστικής παλινδρόμησης, ως η τιμή γοναδοσωματικού δείκτη στην οποία το 50% του συνόλου των θηλυκών είναι αναπαραγωγικά ενεργό (Εικόνα 4.1). Η κρίσιμη αυτή τιμή γοναδοσωματικού δείκτη υπολογίστηκε ότι είναι 1.3.

Εικόνα 4.1. Λογιστική καμπύλη της σχέσης του ποσοστού αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών της σαρδέλας με τον γοναδοσωματικό δείκτη (GSI). Η διακεκομμένη ορθογώνια γραμμή αντιστοιχεί το 50% των ενεργών θηλυκών στην κρίσιμη τιμή (GSI_c) του γοναδοσωματικού δείκτη.

4.2. Αναπαραγωγική περίοδος

Η εποχιακή εξέλιξη του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών (Σεπτέμβριος 1999 - Μάιος 2001) έδειξε για τον πληθυσμό σαρδέλας της κ. Ελλάδας μία παρατεταμένη αναπαραγωγική περίοδο κατά τους ψυχρότερους μήνες του έτους (Εικόνα 4.2). Το πρότυπο αυτό έρχεται σε συμφωνία με τους περισσότερους πληθυσμούς σαρδέλας που έχουν εξεταστεί (Πίνακας 4.1). Εξαιρέση αποτελούν πληθυσμοί ψυχρότερων θαλασσών (π.χ. Μαύρη Θάλασσα, Β. Θάλασσα, Αγγλικό κανάλι), όπου το θερμοκρασιακό εύρος αναπαραγωγής του είδους επιτυγχάνεται στους θερμότερους για τις περιοχές αυτές μήνες του έτους. Επίσης, κάποιοι πληθυσμοί του γένους *Sardinops* αναπαράγονται σε όλη τη διάρκεια του έτους, ενώ κάποιοι άλλοι (π.χ. Ιαπωνική σαρδέλα) παρουσιάζουν δύο αναπαραγωγικά μέγιστα.

Η σχεδόν κανονική κατανομή του ποσοστού των ενεργών γεννητόρων σε σχέση με το μήνα και για τις δύο περιόδους της μελέτης (1999-2000 & 2000-2001) δείχνει ότι τα θηλυκά του πληθυσμού εισέρχονται κι εξέρχονται σταδιακά από την αναπαραγωγικά ενεργή τους φάση. Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι τα θηλυκά παρουσιάζουν αναμεταξύ τους διαφορές στο χρονισμό άλλα ενδεχομένως και στη διάρκεια της αναπαραγωγικής τους περιόδου. Σε πολλούς πληθυσμούς για παράδειγμα, άτομα διαφορετικής ηλικίας/μήκους παρουσιάζουν διαφορές στο μέγεθος αλλά και στο μέγιστο της αναπαραγωγής (Solemdal 1997, Millan 1999, Jennings et al. 2001). Για το λόγο αυτό και στην παρούσα μελέτη έπρεπε να εξεταστεί αν διαφορετικού μεγέθους θηλυκά παρουσιάζουν διαφορές στα χαρακτηριστικά της αναπαραγωγικής τους περιόδου. Η επίδραση του μεγέθους των ατόμων στην αναπαραγωγική περίοδο εξετάστηκε χωρίζοντας τα θηλυκά σε κλάσεις μήκους και συγκρίνοντας την εποχιακή εξέλιξη του ποσοστού των ενεργών γεννητόρων μεταξύ των διαφορετικών κλάσεων.

Εικόνα 4.2. *Sardina pilchardus*. Εποχιακή μεταβολή του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών στις θάλασσες της παράκτιας κ. Ελλάδας.

4.2.1. Ανάλυση της αναπαραγωγικής περιόδου ανά κλάση μήκους

Ένα ενδιαφέρον στοιχείο που μπορεί να εξεταστεί σε μία τέτοιου τύπου ανάλυση είναι το εάν ο μη-αλιεύσιμος πληθυσμός παρουσιάζει διαφορές αναπαραγωγικής περιόδου σε σχέση με τον πληθυσμό που «υποφέρει» από την επαγγελματική αλιεία. Σε ότι αφορά την παράκτια κ. Ελλάδα, το ολικό μήκος στο οποίο η σαρδέλα στρατολογείται στην αλιεία είναι περίπου 13cm^5 (Εικόνα 4.3), τιμή που χρησιμοποιήθηκε για να διαχωριστούν αναμεταξύ τους ο αλιεύσιμος και μη πληθυσμός. Στην ανάλυση χρησιμοποιήθηκαν μόνον άτομα μεγαλύτερα του μήκους πρώτης αναπαραγωγής (11.5cm , Anonymous 2001α), προκειμένου να αποφευχθεί το σύννηθες σφάλμα που προκαλείται στις εκτιμήσεις της μέσης μηνιαίας αναπαραγωγικής κατάστασης του πληθυσμού από τη μη ομοιόμορφη δειγματοληψία ολικών μηκών ανά μήνα (Millan 1999). Κατά συνέπεια η πρώτη κλάση μήκους στην ανάλυση ορίστηκε μεταξύ 11.5 και 12.9cm . Επίσης τα μεγαλύτερα από 13cm άτομα χωρίστηκαν σε δύο επιπλέον κλάσεις ($13-15.9$ και $>16\text{cm}$) προκειμένου να δειχθεί αν διαφορές αναπαραγωγικής περιόδου σε σχέση με το μήκος των ατόμων ισχύουν και μέσα στον αλιεύσιμο πληθυσμό.

Επειδή οι πληθυσμοί σαρδέλας του Αιγαίου και του Ιονίου δε διαφέρουν ως προς την αύξησή τους (Tserpes & Tsimenidis 1991), η ανάλυση πραγματοποιήθηκε συνολικά και για τους δύο πληθυσμούς.

Η εξέταση της εποχιακής εξέλιξης του ποσοστού των ενεργών γεννητόρων κάθε κλάσης έδειξε σαφείς διαφορές στο ρυθμό με τον οποίο άτομα διαφορετικού μεγέθους (και προφανώς ηλικίας) στρατολογούνται στον αναπαραγόμενο πληθυσμό (Εικόνα 4.4). Πιο χαρακτηριστικές είναι οι διαφορές της μικρότερης κλάσης ($11.5-12.9\text{cm}$), της οποίας τα άτομα: α) έχουν μικρότερη

⁵ Το μήκος αυτό είναι αρκετά μικρότερο από το ολικό μήκος στρατολόγησης των 15cm του πληθυσμού του Β. Αιγαίου (Βουλγαρίδου 1997, Κουτράκης και συν. 2001)

αναπαραγωγική περίοδο και β) παρουσιάζουν μία υστέρηση στην έναρξη της αναπαραγωγικής τους περιόδου, με το μέγιστο μετατοπισμένο προς την Άνοιξη. Τα μεγαλύτερα άτομα (κλάσεις 13-14.9 και >15cm) παρουσίαζαν κοινό εποχιακό πρότυπο την πρώτη χρονιά (1999-2000). Τη δεύτερη όμως χρονιά (2000-2001) τα μεγάλα άτομα (>15cm) εισήλθαν πρώτα στην αναπαραγωγική φάση, έχοντας μεγαλύτερη αναπαραγωγική περίοδο. Σε ότι αφορά το πέρας της αναπαραγωγής, την πρώτη χρονιά παρατηρήθηκε ένα ενδιαφέρον πρότυπο κατά το οποίο όσο η αναπαραγωγική περίοδος προχωρούσε προς την Άνοιξη (Φεβρουάριος - Μάρτιος 2000) το ποσοστό των μικρότερων ενεργών γεννητόρων (11.5-12.9cm) αυξάνονταν ενώ τα ποσοστά των μεγαλύτερων (>13cm) μειώνονταν. Το πρότυπο όμως αυτό δεν επαναλήφθηκε τη δεύτερη χρονιά οπότε και η έξοδος από την αναπαραγωγική φάση ήταν συγχρονισμένη και για τις τρεις κλάσεις.

Πίνακας 4.1. Αναπαραγωγικές περιόδοι διαφόρων αποθεμάτων σαρδέλας.

Γένος	Είδος	Υποείδος	Περιοχή	Μήνας											
				Σ	Ο	Ν	Δ	Ι	Φ	Μ	Α	Μ	Ι	Ι	Α
<i>Sardina</i>	<i>pilchardus</i>	<i>pilchardus</i>	Β. Θάλασσα ¹										*	*	*
			Αγγλικό κανάλι ¹								*				
			Πορτογαλία ²	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
			Πορτογαλία ¹	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
		<i>sardina</i>	Ελλάδα (Θερμαϊκός) ³		*	*	*	*	*	*	*	*			
			Ελλάδα (κεντρική) ⁴	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
			Μ. Θάλασσα ¹										*	*	*
			Μαρόκο ¹		*	*	*	*	*	*	*	*	*		
	<i>Sardinops</i>	<i>melanostictus</i>				*	*	*	*	*	*	*	*		
			Ιαπωνία ¹							*	*	*			
			Ιαπωνία ⁵		*	*	*	*			*	*	*		
		<i>neopilchardus</i>	Αυστραλία (Βικτόρια) ¹	*	*	*	*	*	*						
			Αυστραλία (Δυτική) ¹				*							*	
			Αυστραλία (Κουίνσλαντ) ⁶	*	*	*						*	*	*	*
			Αυστραλία (Νότια) ¹	*						*	*	*	*	*	*
							*	*	*	*	*	*			
							*	*	*	*	*	*			
			Αυστραλία (Νότια) ⁶					*	*	*	*				
			Αυστραλία (Ν.Δ.) ¹	*						*	*	*	*	*	*
	<i>sagax</i>	<i>caeruleus</i>	Καλιφόρνια ¹					*	*	*	*	*	*		
			Περου ¹	*	*	*	*	*	*	*					
			Χιλή ¹	*				*	*					*	*
			Χιλή (Βόρεια) ⁷	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
		<i>ocellatus</i>	Ν. Αφρική ¹	*	*	*	*	*	*						
			Ν. Αφρική (Μπενγκουέλλα) ⁸	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

¹ FishBase online: www.fishbase.org. ² Zwolinski et al. (2001). ³ Βουλγαρίδου (1997). ⁴ Παρούσα μελέτη.

⁵ Schoji et al. (1999). ⁶ Ward & Staunton-Smith (2002). ⁷ Claramunt et al. 1994. ⁸ Le Clus (1989)

Εικόνα 4.3. Κατανομή συχνοτήτων μεγέθους της σαρδέλας στις θάλασσες της παράκτιας κ. Ελλάδας από τα δείγματα της επαγγελματικής αλιείας.

Παρόμοιες διαφορές αναπαραγωγικής περιόδου μεταξύ διαφορετικών κλάσεων μεγέθους έχουν αναφερθεί και για άλλους πληθυσμούς σαρδέλας και γαύρου. Οι Herrera et al. (1994) και η Le Clus (1989) αναφέρουν για τη σαρδέλα της Β. Χίλης και του οικοσυστήματος της Μπενγκουέλλα αντίστοιχα, διαφορές στην εποχιακή εξέλιξη της μάζας της ωοθήκης μεταξύ διαφορετικών κλάσεων μήκους. Ο Millan (1999) αναφέρει για το γαύρο *E. ecransicolus* ύστερη ωρίμανση και μικρότερη αναπαραγωγική περίοδο για τα άτομα <1 έτους. Ο ίδιος συγγραφέας επίσης προτείνει ότι διετήσιες διαφορές στο μέγεθος της αναπαραγωγικής περιόδου μπορεί να οφείλονται σε διαφορές της δημογραφικής σύνθεσης του πληθυσμού. Παρομοίως, οι Parrish et al. (1986) αναφέρουν για το γαύρο της Καλιφόρνιας (*E. mordax*) ότι τα μικρότερα άτομα έχουν μικρότερη αναπαραγωγική περίοδο η οποία είναι μετατοπισμένη προς το τέλος της αναπαραγωγικής περιόδου του πληθυσμού. Στην ανασκόπηση του ο Solemdal (1997) αναφέρει πως νεοστρατολογούμενοι γεννήτορες διαφόρων ειδών τελεόστων (κυρίως για γαδοειδή και πλατύψαρα) τείνουν να έχουν μικρότερη και ύστερη αναπαραγωγική περίοδο σε σχέση με τους μεγαλύτερους. Μπορούμε συνεπώς να

Εικόνα 4.4. *Sardina pilchardus*. Εποχιακή μεταβολή του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών σε τρεις κλάσεις μήκους (<12.9, 13-15.9 και >16cm).

υποθέσουμε ότι τα δύο μέγιστα αναπαραγωγής που συχνά αναφέρονται σε πληθυσμούς σαρδέλας [π.χ. Ιαπωνική σαρδέλα: Shoji et al. (1999), σαρδέλα Καλιφόρνιας: Quiñonez-Velásquez et al. (2000), σαρδέλα Β. Αιγαίου: Voulgaridou & Stergiou (*in press*)] ενδέχεται να οφείλονται σε διαφορές αναπαραγωγικής περιόδου διαφορετικών ηλικιακών κλάσεων.

4.2.2. Σύγκριση της αναπαραγωγικής περιόδου των πληθυσμών του Αιγαίου και του Ιονίου

Οι διαφορές που παρατηρήθηκαν στο ρυθμό εισόδου-εξόδου διαφορετικών κλάσεων ηλικίας-μήκους από τον αναπαραγόμενο πληθυσμό, φαίνεται να συνδέονται και με τις διαφορές που παρατηρήθηκαν στην αναπαραγωγική περίοδο των πληθυσμών του Αιγαίου και του Ιονίου (Εικόνα 4.5). Σε όλους τους μήνες της μελέτης, τα άτομα στα δείγματα του Ιονίου είχαν σημαντικά μικρότερο μέγεθος από εκείνο των ατόμων που περιέχονταν στα δείγματα του Αιγαίου (Πίνακας 4.2). Για το λόγο αυτό, τόσο το μέγεθος όσο και το μέγιστο της αναπαραγωγικής περιόδου των δύο πληθυσμών παρουσίαζαν διαφορές παρόμοιες με αυτές που αναφέρθηκαν στην ανάλυση για τις κλάσεις μεγέθους.

Εικόνα 4.5. *Sardina pilchardus*. Εποχιακή μεταβολή του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών στο κ. Αιγαίο και το Ιόνιο.

Αποτέλεσμα των διαφορών στην αναπαραγωγική περίοδο των δύο πληθυσμών ήταν το πρώτο ωκεανογραφικό ταξίδι (Sardine I) να συμπίπτει μεν με το αναπαραγωγικό μέγιστο στο κ. Αιγαίο όχι όμως και στο Ιόνιο, όπου το μέγιστο έλαβε χώρα 2-3 μήνες αργότερα. Ως συνέπεια, η μέση αφθονία των αβγών σαρδέλας στο Ιόνιο ($\approx 1 \text{ αβγό}/\text{m}^2$) ήταν δέκα περίπου φορές μικρότερη σε σχέση με τη μέση αφθονία των αβγών στο κ. Αιγαίο ($\approx 10 \text{ αβγό}/\text{m}^2$) (Γκάνιας και συν. 2000, Ganiyas et al. 2001). Η περίπτωση αυτή αποτελεί ένα πολύ ισχυρό παράδειγμα επίδρασης της δημογραφίας ενός πληθυσμού στην παραγωγή αβγών. Αν μάλιστα θεωρήσουμε ότι η δημογραφία, ειδικά σε πληθυσμούς ειδών-στόχων όπως η σαρδέλα, ελέγχεται σημαντικά από την πίεση της τοπικής αλιείας, τότε οι διαφορές μεταξύ των δύο πληθυσμών αποτελούν επιπλέον ένα σημαντικό παράδειγμα επίδρασης της αλιείας στην παραγωγή αβγών και κατά προέκταση τη στρατολόγηση.

Πίνακας 4.2. Μέσα ολικά μήκη (L) για τους πληθυσμούς σαρδέλας του Αιγαίου και του Ιονίου για όλο το χρονικό διάστημα της μελέτης. K : στατιστικό δοκιμασίας Kolmogorov–Smirnov για τη σύγκριση των κατανομών συχνοτήτων των ολικών μηκών μεταξύ των δύο περιοχών. n : αριθμός ατόμων.

Έτος	Μήνας	Περιοχή				Κ	
		Αιγαίο		Ιόνιο			
		L	n	L	n		
1999	Σεπ.	13.79	398	-	-	-	
	Οκτ.	13.88	567	11.83	287	8.20*	
	Νοε.	13.36	1095	12.15	233	7.38*	
	Δεκ.	13.64	971	11.18	981	14.92*	
2000	Ιαν.	13.69	400	-	-	-	
	Φεβ.	12.87	473	12.76	477	3.80*	
	Μαρ.	13.51	525	12.45	1284	7.27*	
	Απρ.	13.07	598	11.89	596	7.25*	
	Μαϊ.	14.65	414	13.25	364	8.85*	
	Ιουν.	14.32	425	13.38	353	7.30*	
	Ιουλ.	13.67	363	13.75	408	5.55*	
	Αυγ.	13.72	368	13.51	351	3.15*	
	Σεπ.	13.68	311	13.16	320	4.32*	
	Οκτ.	13.72	328	12.46	544	7.11*	
	Νοε.	13.44	471	12.79	433	6.20*	
	Δεκ.	13.41	1519	12.54	316	5.57*	
	2001	Ιαν.	13.45	272	12.71	922	5.42*
		Φεβ.	13.92	229	12.38	1760	7.01*
Μαρ.		13.48	305	12.14	496	8.91*	
Απρ.		13.78	299	12.42	184	5.47*	
Μαϊ.		14.20	132	13.74	93	2.43*	

*: $P < 0.05$

4.2.3. Το πρότυπο απενεργοποίησης των γεννητόρων

Μέσα από τις αναλύσεις των προηγούμενων παραγράφων φάνηκε ότι τα θηλυκά του πληθυσμού δεν εισέρχονται-εξέρχονται ταυτόχρονα από την αναπαραγωγική φάση. Το αποτέλεσμα αυτό επιβεβαιώθηκε και ιστολογικά, από την ύπαρξη θηλυκών με πρόσφατα απενεργοποιημένες ωοθήκες (ατρησία-2, Ganiyas et al. 2003α) σε όλους τους μήνες της αναπαραγωγής (Πίνακας 4.3), γεγονός που δείχνει ότι η έξοδος των θηλυκών από την αναπαραγωγή δεν είναι μία συνολική αλλά μία συνεχής και σταδιακή διαδικασία.

Ανάλυση για την περίοδο Σεπ. 1999 – Αυγ. 2000 στο Αιγαίο (μόνο τότε υπάρχει πλήρης ετήσια σειρά δεδομένων ιστολογίας) έδειξε ότι κατά το μέγιστο της αναπαραγωγής (Νοε. – Ιαν.) το ποσοστό των απενεργοποιημένων θηλυκών ήταν μεν μικρό (2.5 – 4.4%) αλλά σταθερό ($\chi^2=1.01$, $P>0.05$, Πίνακας 4.3). Το Φεβρουάριο το ποσοστό αυτό αυξήθηκε (22.7%) και διατηρήθηκε σταθερό μέχρι και τον Ιούνιο ($\chi^2=5.73$, $P>0.05$, Πίνακας 4.3), οπότε κι «εξαντλήθηκε» ο πληθυσμός των λεκιθικών θηλυκών.

Τα πρόσφατα απενεργοποιημένα θηλυκά δεν παρουσίαζαν σημαντικά διαφορετικό μέγεθος σε σχέση με τα αναπαραγωγικά ενεργά (Πίνακας 4.4), γεγονός που δείχνει ότι «ετεροχρονισμένη» αναπαραγωγική περίοδο μπορεί να έχουν και θηλυκά του ίδιου μεγέθους. Από την άλλη πλευρά, τα

απενεργοποιημένα θηλυκά παρουσίαζαν στατιστικά χαμηλότερο ηπατοσωματικό δείκτη (Πίνακας 4.4), γεγονός που σημαίνει ότι η απενεργοποίηση ενός γεννήτορα σχετίζεται πιθανώς με τη διατροφική του κατάσταση (Ganias et al. 2003α).

Πίνακας 4.3. Ποσοστά πρόσφατα απενεργοποιημένων θηλυκών (ΠΑ) με μήκος >11.5cm (L_m), κατά τους μήνες της αναπαραγωγικής περιόδου της σαρδέλας (Αιγαίο: Οκτ. '99 – Ιουν. '00) κι ανάλυση πινάκων συνάφειας (χ^2) για τη σύγκριση των ποσοστών. Εντός παρενθέσεως δίνεται η σημαντικότητα.

Μήνας	ΠΑ (%)	n	χ^2	
Οκτ.	2.54	82	1.01 (0.7996)	
Νοε.	2.96	203		
Δεκ.	4.39	231	5.73 (0.2200)	
Ιαν.	3.85	80		
Φεβ.	22.73	77	88.24 (0.0000)	
Μαρ.	12.90	48		
Απρ.	17.78	27		
Μαϊ.	25.00	8		
Ιουν.	18.00	11		

Πίνακας 4.4. Μέσοι μηνιαίοι γοναδοσωματικοί δείκτες (GSI), μέσοι ηπατοσωματικοί δείκτες (HSI) και μέσα ολικά μήκη (L) και για τα αναπαραγωγικά ενεργά (E) και τα πρόσφατα απενεργοποιημένα (ΠΑ) θηλυκά του πληθυσμού σαρδέλας του Αιγαίου (περίοδος 1999-2000). t: στατιστικό δοκιμασίας Student (απόλυτη τιμή). K: στατιστικό δοκιμασίας Kolmogorov-Smirnov.

Έτος	Μήνας	GSI			HSI			L		
		E	ΠΑ	t	E	ΠΑ	t	E	ΠΑ	k
1999	Σεπ	-	-		-	-		-	-	
	Οκτ	2.26	0.66		1.06	0.62		14.38	14.50	
	Νοε	3.71	1.56	3.28**	1.38	1.04	2.28*	13.84	14.18	0.40
	Δεκ	3.79	1.20	5.31**	1.42	0.81	4.71**	13.98	14.15	0.25
2000	Ιαν	4.36	2.89		1.33	0.90		14.25	13.67	
	Φεβ	4.18	1.60	5.78**	1.83	1.38	3.30**	13.33	13.15	0.23
	Μαρ	3.39	1.23	3.83**	2.28	1.89	2.41*	14.36	13.85	0.33
	Απρ	2.77	1.32	2.36*	2.08	1.76	2.02*	14.39	14.30	0.42
	Μαϊ	1.36	0.81		2.07	1.67		15.30	16.65	
	Ιουν	2.96	1.35		2.90	2.38		13.99	13.87	
Όλοι οι μήνες		3.71	1.44	10.27**	1.56	1.38	2.44*	13.97	13.87	0.15

*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$

4.2.4. Παρουσιάζει η λεκιθογένεση στη σαρδέλα εποχιακό πρότυπο;

Σε πολλά είδη τελεόστεων, κυρίως σε απλούς αποθέτες που γεννούν μία φορά ανά αναπαραγωγική περίοδο, η λεκιθογένεση παρουσιάζει ένα σαφές εποχιακό πρότυπο το οποίο συνίσταται στην πρόοδο των σταδίων της όσο πλησιάζει η εποχή της ωοτοκίας (π.χ. η γλώσσα *Pleuronectes flesus*: Janssen et al. 1995, τα σολομοειδή: Tyler & Sumpter 1996 κ.α., βλ. επίσης σύγκριση απλών – πολλαπλών αποθετών από Rinchard & Kestemont 1996). Στους πολλαπλούς όμως αποθέτες όπως η σαρδέλα, ο κύκλος της λεκιθογένεσης και η ωοτοκία σε κάθε θηλυκό λαμβάνουν χώρα αρκετές φορές σε μία αναπαραγωγική περίοδο (Εικόνα 4.6). Για το λόγο αυτό, το ποσοστό των θηλυκών στα διάφορα στάδια της λεκιθογένεσης ανά μήνα δεν ανέδειξε κάποιο εποχιακό πρότυπο ανάπτυξης της ωοθήκης (Εικόνα 4.7).

Εικόνα 4.6. Κύκλος μεταβολής της μάζας της ωοθήκης της Μεσογειακής σαρδέλας [έτσι όπως αυτή εκφράζεται από το γοναδοσωματικό δείκτη (GSI)] ανά ωοτοκία.

Σύγκριση των ποσοστών των θηλυκών στα διάφορα στάδια της λεκιθογένεσης μεταξύ μηνών που τα δείγματα επαγγελματικής αλιείας προέρχονταν κυρίως από γρι-γρι (Οκτ., Νοε., Δεκ., Μαρ. κι Απρ.) δεν έδειξε στατιστικά σημαντικές διαφορές ($\chi^2=19.31$, $P>0.05$). Παρόλα αυτά, η προσθήκη στην ανάλυση του Ιανουαρίου και του Φεβρουαρίου (οπότε και η αλιεία πραγματοποιείται κυρίως από τράτες λόγω της απαγόρευσης του γρι-γρι) προκάλεσε μία στατιστικά σημαντική επίδραση στην κατανομή των θηλυκών στα διάφορα στάδια της λεκιθογένεσης ανά μήνα ($\chi^2=59.39$, $P<0.05$). Το γεγονός αυτό αποδίδεται στο διαφορετικό χρονικό εύρος δειγματοληψίας των δύο εργαλείων. Ενώ η αλιεία με γρι-γρι γίνεται κατά κύριο λόγο νύχτα-πρώτες πρωινές ώρες, η τράτα ψαρεύει κυρίως πρωί και μεσημέρι οπότε κι αυξάνεται η πιθανότητα σύλληψης θηλυκών κατά την τελική γεννητική τους ωρίμανση (στάδια μετανάστευσης πυρήνα και ενυδάτωσης, Εικόνα 4.7).

4.3. Χωροχρονική στρωματοποίηση δεδομένων

Εξαιτίας των διαφορών στα χαρακτηριστικά της αναπαραγωγικής περιόδου (διάρκεια, μέγιστο) των πληθυσμών του Αιγαίου και του Ιονίου, οι εκτιμήσεις των αναπαραγωγικών μεταβλητών (συχνότητα ωοτοκίας, γονιμότητα, παραγωγή αβγών) πραγματοποιήθηκαν ξεχωριστά για τους δύο πληθυσμούς. Και στις δύο περιοχές, η περαιτέρω χρονική στρωματοποίηση των δεδομένων πραγματοποιήθηκε με γνώμονα κυρίως την ακρίβεια στις εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας⁶. Έτσι, επειδή οι εκτιμήσεις αυτές απαιτούν μεγάλο αριθμό δειγμάτων (§2.4.2, Picquelle 1985), τα χρονικά στρώματα ορίστηκαν έτσι ώστε το καθένα να περιλαμβάνει δεδομένα από περισσότερους μήνες. Επίσης, επειδή οι εκτιμήσεις αυτές απαιτούν μεγάλο αριθμό αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών, τα περισσότερα στρώματα ορίστηκαν έτσι ώστε να περιλαμβάνουν τους μήνες του μέγιστου αναπαραγωγής των δύο πληθυσμών. Προκειμένου τέλος να εξεταστεί, αν και πως οι αναπαραγωγικές μεταβλητές μεταβάλλονται κατά το πέρασ της αναπαραγωγικής περιόδου, ελήφθη υπόψη ένα ακόμη χωροχρονικό στρώμα το οποίο αντιστοιχεί σε μήνες σταδιακής μείωσης του ποσοστού των ενεργών γεννητόρων (Αιγαίο, Φεβρουάριος-Απρίλιος 2000).

Στον πίνακα 4.5, παρουσιάζονται τα πέντε χωροχρονικά στρώματα μαζί με στοιχεία για τα άτομα και τα δείγματα που χρησιμοποιήθηκαν στις εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας και της γονιμότητας. Οι αντίστοιχοι πίνακες με τα αποτελέσματα των αναλύσεων για κάθε στρώμα χωριστά παρουσιάζονται στο Παράρτημα IV.

Πίνακας 4.5. Χωροχρονικά στρώματα για τις εκτιμήσεις της ειδικής ημερήσιας γονιμότητας και μέσο βάρος (W) των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών ανά στρώμα. n : αριθμός δειγμάτων, m_s : αριθμός θηλυκών που χρησιμοποιήθηκαν για τις εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας, m_h : αριθμός ενυδατωμένων θηλυκών χρησιμοποιήθηκαν σε εκτιμήσεις γονιμότητας.

Χωροχρονικό Στρώμα	Περιοχή	Μέγιστο αναπ/γής	Τέλος αναπ/γής	Έτος	Μήνες	W	n	m_s	m_h
i	Αιγαίο	*		1999	Νοέμβριος - Δεκέμβριος	18.80	28	402	-
ii			*	2000	Φεβρουάριος - Απρίλιος	20.63	26	136	-
iii		*			Νοέμβριος - Δεκέμβριος	19.01	31	400	22
iv	Ιόνιο	*			Φεβρουάριος - Απρίλιος	14.9	18	205	-
v		*		2001	Ιανουάριος-Φεβρουάριος	15.87	30	398	10

4.4. Συχνότητα ωοτοκίας

Σε όλα τα στρώματα παρατηρήθηκε υπερεκτίμηση των $Day-0$ γεννητόρων, καθώς τα κλάσματα τους ήταν 2-4 φορές υψηλότερα σε σχέση με εκείνα των $Day-1$ και $Day-2$ γεννητόρων (Πίνακας 4.6). Το γεγονός αυτό αποδόθηκε στη συναθροιστική αναπαραγωγική συμπεριφορά των θηλυκών στα μικρά πελαγικά είδη ψαριών (Alheit 1985, Picquelle & Stauffer 1985, Smith & Hewitt 1985, Ganas et al. 2003β, γ). Η συναθροιστική αυτή συμπεριφορά, η οποία συνίσταται στο χωρικό διαχωρισμό των $Day-0$ θηλυκών από τον υπόλοιπο πληθυσμό, ενδεχομένως να σχετίζεται με τη δραματική αύξηση της ωοθήκης που λαμβάνει χώρα με την ενυδάτωση και τον περιορισμό του όγκου της νηκτικής κύστης σε μία περιορισμένων διαστάσεων σωματική κοιλότητα (βλ. Machias &

⁶ Επειδή στην παρούσα μελέτη η δειγματοληψία έλαβε χώρα σε δύο στάδια [(α) στο πεδίο με τη συλλογή n αριθμού δειγμάτων και (β) στο εργαστήριο με την επιλογή υποδείγματος m αριθμού θηλυκών ανά δείγμα], η ακρίβεια στις εκτιμήσεις της S θα εξαρτάται από το γινόμενο $n*m$ (Picquelle 1985).

Tsimenidis 1995). Πράγματι, ενώ κατά τις νυχτερινές ώρες που λαμβάνει χώρα η ωοτοκία ο υπόλοιπος πληθυσμός μεταναστεύει προς την επιφάνεια (Giannoulaki et al. 1999), τα Day-0 θηλυκά βρίσκονται κοντά στον πυθμένα (σαρδέλα: Stratoudakis⁷, γαύρος: Garcia⁸), γεγονός που σημαίνει ότι η νηκτική τους κύστη δεν έχει αρχίσει ακόμη να συσσωρεύει αέρια και να διογκώνεται.

Πίνακας 4.6. Κλάσματα ημερήσιων κλάσεων γεννητόρων (S_{Day-0} , S_{Day-1} , S_{Day-2} , $S_{Day-1 \& 2}$) στους πληθυσμούς της σαρδέλας επί του συνόλου των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών [σε παρένθεση οι συντελεστές παραλλακτικότητας (CV) των εκτιμήσεων]. Στη δεύτερη σειρά κάθε χωρο-χρονικού στρώματος δίνονται τα κλάσματα που προκύπτουν μετά τις διορθώσεις για την υπερεκτίμηση των Day-0 θηλυκών. Με έντονους χαρακτήρες οι εκτιμήσεις συχνότητας ωοτοκίας.

Στρώμα	S_{Day-0}	S_{Day-1}	S_{Day-2}	$S_{Day-1 \& 2}$
i	0.190	0.089	0.077	0.083
	(0.222)	(0.160)	(0.172)	(0.126)
		0.100	0.080	0.093
		(0.159)	(0.133)	(0.104)
ii	0.209	0.091	0.105	0.098
	(0.376)	(0.204)	(0.252)	(0.158)
		0.102	0.118	0.110
		(0.121)	(0.227)	(0.159)
iii	0.258	0.079	0.077	0.078
	(0.171)	(0.179)	(0.168)	(0.105)
		0.096	0.093	0.095
		(0.162)	(0.152)	(0.048)
iv	0.208	0.058	0.058	0.058
	(0.267)	(0.353)	(0.334)	(0.169)
		0.068	0.068	0.068
		(0.326)	(0.314)	(0.185)
v	0.258	0.079	0.077	0.078
	(0.173)	(0.168)	(0.157)	(0.118)
		0.084	0.089	0.087
		(0.133)	(0.131)	(0.116)

Διόρθωση για την υπερεκτίμηση αυτή με τη χρησιμοποίηση της εξίσωσης 2.5 αύξησε μεν την αξιοπιστία των εκτιμήσεων όχι όμως και την ακρίβειά τους, καθότι ο συντελεστής παραλλακτικότητας μειώθηκε σε μία μόνον εκτίμηση (Αιγαίο: Νοε.-Δεκ. 2000) (Πίνακας 4.6). Αντίθετα, η παραγωγή συνθετικών εκτιμήσεων από τα κλάσματα των Day-1 & Day-2 γεννητόρων αύξησε την ακρίβεια σε όλες τις εκτιμήσεις συχνότητας ωοτοκίας (Πίνακας 4.6). Σε γενικές πάντως γραμμές, ο σημαντικότερος παράγοντας που έδειξε να επηρεάζει την ακρίβεια των εκτιμήσεων της συχνότητας ωοτοκίας ήταν ο αριθμός των δειγμάτων (Εικόνα 4.8), ενώ συντελεστές παραλλακτικότητας $\approx 10\%$ επιτυγχάνονταν με τη χρησιμοποίηση 30 περίπου δειγμάτων (15-20 θηλυκών το καθένα).

⁷ Stratoudakis Y. 2003. Instituto de Investigacao das Pescas e do Mar (IPIMAR), Avenida de Brasilia, 1449-006, Lisboa, Portugal

⁸ Garcia A. 2003. Instituto Espanol de Oceanographia (IEO). Puerto Pesuero s/n 29640 Fuengirola, Spain.

Εικόνα 4.8. Μεταβολή συντελεστή παραλλακτικότητας (CV) των εκτιμήσεων συχνότητας ωτοκίας της σαρδέλας με τον αριθμό των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν στις εκτιμήσεις.

Οι τιμές της συχνότητας ωτοκίας στα χωροχρονικά στρώματα δεν ήταν σταθερές αλλά κυμαίνονταν από 6.8% έως 11% (Πίνακας 4.6). Με άλλα λόγια τα αναπαραγωγικά ενεργά θηλυκά ωτοκοούν κάθε 9 με 15 ημέρες. Το γεγονός αυτό εκ πρώτης όψεως, φάνηκε να αντιτίθεται στην υπόθεση του βιορυθμού (Hunter & Lo 1997), σύμφωνα με την οποία: *οι ενεργοί γεννήτορες ενός πληθυσμού ωτοκοούν με έναν ενδογενή ρυθμό ο οποίος διατηρείται σταθερός όσο οι συνθήκες του ενδιαιτήματος διατηρούνται σταθερές*. Οι εκτιμήσεις της συχνότητας ωτοκίας στην παρούσα μελέτη δεν παρουσιάζουν εποχιακό πρότυπο που να τις συνδέει με την εποχικότητα των πεδίων διατροφής. Από την άλλη πλευρά, η διακύμανση στις τιμές της φάνηκε να συνδέεται σημαντικά με αντίστοιχες μεταβολές του μεγέθους (μέσο βάρος) των θηλυκών που χρησιμοποιήθηκαν στις εκτιμήσεις ($F=0.64$, $P<0.05$, Εικόνα 4.9). Με τον τρόπο αυτό, η υπόθεση του βιορυθμού μπορεί να επεκταθεί ως εξής (Ganias et al. 2003β): *οι ενεργοί γεννήτορες ενός πληθυσμού ωτοκοούν με έναν ενδογενή ρυθμό ο οποίος διατηρείται σταθερός για τα άτομα του ίδιου μεγέθους*.

Εικόνα 4.9. Σχέση εκτιμήσεων συχνότητας ωτοκίας (S) στα χωροχρονικά στρώματα της μελέτης (i-v) με το μέσο βάρος των θηλυκών (W) που χρησιμοποιήθηκαν στις εκτιμήσεις.

4.5. Γονιμότητα ομάδας

Εξαιτίας του μικρού αριθμού ή και της πλήρους απουσίας ενυδατωμένων θηλυκών στα δείγματα ορισμένων χωροχρονικών στρώματων (Πίνακας 2.3), οι υπολογισμοί της μέσης γονιμότητας ομάδας ανά στρώμα ενισχύθηκαν με την προσθήκη θηλυκών μετά το τεταρτογενές στάδιο ανάπτυξης της ωοθήκης (Παράρτημα II.2, Ganiyas et al. *in press* β). Ακόμη όμως και με την προσθήκη αυτή, τα θηλυκά στα οποία υπολογίστηκε η γονιμότητα αποτελούσαν ένα μικρό υποσύνολο των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών του κάθε στρώματος. Για το λόγο αυτό, η εκτίμηση της μέσης γονιμότητας ομάδας ανά στρώμα έγινε σε δύο στάδια: α) με εκτίμηση των εξισώσεων $F-W_{of}$ (2.6^a , 2.6^b) ανά στρώμα από τα θηλυκά μετά το τεταρτογενές στάδιο και β) με πρόβλεψη της F από το W_{of} όλων των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών του κάθε στρώματος.

Πίνακας 4.7. Παράμετροι εξισώσεων γραμμικής παλινδρόμησης ($F=a+b\cdot W_{of}$) της γονιμότητας (F) με το βάρος σώματος χωρίς την ωοθήκη (W_{of}), μέση ολική γονιμότητα (F), μέση σχετική γονιμότητα (F_r) (όπως υπολογίζεται από την εξίσωση γραμμικής παλινδρόμησης θέτοντας $a=0$) κι αποτελέσματα δοκιμασίας *Newman-Keuls* της μέσης σχετικής γονιμότητας (F/W_{of}) των θηλυκών ανά χωροχρονικό στρώμα ($\alpha=0.05$). Στις παρενθέσεις δίνεται η σημαντικότητα. n : αριθμός ατόμων.

Στρώμα	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>F</i>	<i>F_r</i>	<i>n</i>	Ομογενείς ομάδες
i	275.42 (0.692)	353.07 (0.000)	0.56	6676	368.26	65	*
ii	563.86 (0.776)	383.99 (0.000)	0.34	8026	417.56	22	*
iii	-1470.58 (0.077)	437.58 (0.000)	0.61	6469	359.91	63	*
iv	-930.57 (0.227)	469.74 (0.000)	0.75	6661	411.92	33	*
v	-573.85 (0.238)	375.46 (0.000)	0.75	5149	339.03	48	*
Σύνολο	-664.58 (0.052)	400.33 (0.000)	0.60			231	

Σε όλα τα χωροχρονικά στρώματα η γονιμότητα ομάδας της σαρδέλας σχετίζονταν σημαντικά με το βάρος σώματος χωρίς την ωοθήκη, ενώ η σχέση των δύο μεταβλητών περιγράφονταν καλύτερα από το γραμμικό μοντέλο 2.5^a (Πίνακας 4.7). Οι συντελεστές ανόρθωσης τόσο στις εξισώσεις αυτές όσο και στην εξίσωση που προέκυψε από την ομαδοποίηση των δεδομένων όλων των στρωμάτων δεν ήταν στατιστικά σημαντικοί (Πίνακας 4.7, Εικόνα 4.10). Με άλλα λόγια, στη Μεσογειακή σαρδέλα η γονιμότητα αυξάνεται ισομετρικά με το βάρος σώματος, γεγονός που όπως έχει ήδη αναφερθεί (§3.3.1) συνδέεται με την ισομετρική αύξηση της ωοθήκης. Συνεπώς η σχετική γονιμότητα ($F_r=F/W_{of}$) δεν επηρεάζεται από το βάρος του σώματος και κατ' επέκταση μπορεί να χρησιμοποιείται σε συγκρίσεις μεταξύ ατόμων ή ομάδων ατόμων διαφορετικού μεγέθους.

Οι τιμές σχετικής γονιμότητας στα θηλυκά που χρησιμοποιήθηκαν στους υπολογισμούς κυμαίνονταν από 127 έως 644 αβγά/g, ενώ οι μέσες τιμές αυτής ανά χωροχρονικό στρώμα κυμαίνονταν από 340 έως 418 αβγά/g (Πίνακας 4.7). Ανάλυση διασποράς μεταξύ των τελευταίων έδειξε ότι οι τιμές της σχετικής γονιμότητας των θηλυκών στα πέντε χωροχρονικά στρώματα της μελέτης διέφεραν σημαντικά μεταξύ τους ($F=5.92$, $P<0.01$). Περαιτέρω σύγκριση των τιμών αυτών με δοκιμασία *Newman-Keuls* έδειξε στατιστικά μεγαλύτερες ($P<0.05$) τιμές σχετικής γονιμότητας για τα δύο στρώματα της Ανοιξιάτικης περιόδου (Φεβρουάριος-Απρίλιος) (Πίνακας 4.7). Το γεγονός αυτό αποτελεί μία ένδειξη ότι η γονιμότητα της σαρδέλας στις ελληνικές θάλασσες τείνει

να αυξάνει κατά την Άνοιξη, οπότε και παρατηρείται αύξηση της παραγωγικότητας (Theodorou 1996, Stergiou et al. 1997).

Εικόνα 4.10. Σχέση της γονιμότητας ομάδας (F) της σαρδέλας με το βάρος σώματος χωρίς την ωοθήκη (W_{of}) για το σύνολο των δεδομένων της μελέτης.

Η υπόθεση της σχέσης γονιμότητας - παραγωγικότητας ενισχύθηκε από τη σημαντική σχέση που παρατηρήθηκε μεταξύ της σχετικής γονιμότητας και του ηπατοσωματικού δείκτη (HSI) των ατόμων που χρησιμοποιήθηκαν στις εκτιμήσεις της γονιμότητας (Εικόνα 4.11). Η σχέση γονιμότητας- HSI αναφέρεται και για άλλα κλουπεοειδή [π.χ. η «σαρδέλα» του τροπικού Ειρηνικού *Amblygaster*

Εικόνα 4.11. Σχέση ηπατοσωματικού δείκτη (HSI) και σχετικής γονιμότητας (F_r) στη Μεσογειακή σαρδέλα και αντίστοιχη εξίσωση γραμμικής παλινδρόμησης.

sirm (Milton et al. 1994)]. Συνεπώς ο *HSI* όχι μόνον είναι χαμηλότερος στα απενεργοποιημένα θηλυκά (§4.2.3), αλλά οι αυξομειώσεις του σχετίζονται με ανάλογες διακυμάνσεις της γονιμότητας ομάδας των αναπαραγωγικά ενεργών. Η σχέση της γονιμότητας με την παραγωγικότητα και τη διατροφική κατάσταση των ατόμων έχει δείχθει και σε άλλα είδη ψαριών, τόσο σε άγριους πληθυσμούς (*Coregonous lavaretus*: Hartmann & Quoss 1993, *E. ecransicolus*: Σωμαράκης 1999) όσο και στο εργαστήριο (*Engraulis japonicus*: Kawaguchi et al. 1990, *Tilapia zillii*: Coward and Bromage 1999, *Gadus morhua*: Ma et al. 1998, Lambert & Dutil 2000).

4.6. Συμπεράσματα

Η αναπαραγωγική περίοδος της Μεσογειακής σαρδέλας εκτείνεται κατά τους χειμερινούς κυρίως μήνες του έτους κι έχει παρατεταμένη διάρκεια. η οποία εξαρτάται από το μέγεθος των γεννητόρων. Πιο έντονες είναι οι διαφορές ανάμεσα στον αλιεύσιμο (>13cm) και μη (<13cm) πληθυσμό, εφόσον ο δεύτερος παρουσιάζει συρρικνωμένη και ύστερη (μετατοπισμένη προς την Άνοιξη) αναπαραγωγική περίοδο σε σχέση με τον πρώτο. Το φαινόμενο αυτό, κοινό και σε άλλους πληθυσμούς τελεόστεων, ίσως να συνδέεται με την επίσης κοινή για τους τελεόστεους εξάρτηση του ισοζυγίου της ενέργειας που αποδίδεται στην αύξηση και την αναπαραγωγή από το μέγεθος/ηλικία των ατόμων. Είναι π.χ. γνωστό ότι ο ρυθμός σωματικής αύξησης στους τελεόστεους είναι μεγαλύτερος πριν την έναρξη της πρώτης γεννητικής ωρίμανσης (Roff 1983). Καθυστερώντας λοιπόν την έναρξη αυτής, τα άτομα επιτυγχάνουν γρηγορότερα τα πλεονεκτήματα που έχει το μεγαλύτερο μέγεθος σώματος δηλαδή την αύξηση της γονιμότητας, τη μείωση της πιθανότητας θήρευσης κ.α. (Jennings et al. 2001). Η ύστερη λοιπόν και μικρότερης διάρκειας αναπαραγωγική περίοδος των «μικρών» στην παρούσα μελέτη, ενδέχεται να οφείλεται στο ότι την εποχή που τα μεγαλύτερα άτομα αρχίζουν να επενδύουν ενέργεια στην αναπαραγωγή, αυτά προτιμούν να συνεχίζουν την απόδοση ενέργειας σε αύξηση. Αυτός επίσης ίσως να είναι κι ο λόγος που το μέγιστο αναπαραγωγής των μικρών λαμβάνει χώρα σε μήνες αύξησης της παραγωγικότητας, επειδή έχοντας ήδη δαπανήσει τα ενεργειακά τους αποθέματα στην αύξηση, η αναπαραγωγή τους μπορεί να στηριχθεί ενεργειακά μόνον μέσα από άμεση τροφοληψία.

Εκτός από τη διάρκεια και το χρονισμό της αναπαραγωγικής περιόδου και οι υπόλοιπες αναπαραγωγικές μεταβλητές που εξετάστηκαν στην παρούσα μελέτη (συχνότητα ωοτοκίας, γονιμότητα ομάδας) παρουσιάζουν εξάρτηση από το μέγεθος σώματος. Γίνεται λοιπόν σαφές ότι η δημογραφική σύνθεση των πληθυσμών της Μ. σαρδέλας σχετίζεται με όλες τις μεταβλητές της παραγωγής αβγών, ενώ η εντατική αφαίρεση των μεγαλύτερων γεννητόρων μέσω της αλιείας προβλέπεται να έχει άμεσες συνέπειες στην ετήσια παραγωγή αβγών (*AEPM*) και κατά προέκταση στη στρατολόγηση. Ένα έντονο παράδειγμα σχέσης δημογραφίας-αναπαραγωγής αποτελεί η πολύ χαμηλή αφθονία αβγών σαρδέλας στο Ιόνιο το Δεκέμβριο του 1999, γεγονός που αποδόθηκε στο ότι οι μικρότεροι σε μέγεθος γεννήτορες του πληθυσμού παρουσίαζαν συρρικνωμένη αναπαραγωγική περίοδο μετατοπισμένη προς της Άνοιξη.

Παραγωγή αβγών

Όπως έχει ήδη αναφερθεί στην εισαγωγή, στους πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστη ετήσια γονιμότητα εκτιμήσεις παραγωγής αβγών μπορεί να γίνονται είτε στιγμιαία, ώστε να εξετάζεται η αναπαραγωγική δραστηριότητα του πληθυσμού ανά ημέρα, είτε συνολικά για την αναπαραγωγική περίοδο, ώστε να εξετάζεται η αναπαραγωγική ικανότητα των θηλυκών σε ετήσια βάση. Στην παρούσα μελέτη εξετάστηκε τόσο η στιγμιαία παραγωγή αβγών της Μ. σαρδέλας μέσω της ημερήσιας παραγωγής αβγών (P) και της ειδικής ημερήσιας γονιμότητας (F_s), όσο και η συνολική για την αναπαραγωγική περίοδο παραγωγή αβγών μέσω της ετήσιας γονιμότητας (F_a).

5.1. Ημερήσια παραγωγή αβγών & κατανομή της αφθονίας των εμβρύων

Επειδή, τόσο στο κ. Αιγαίο όσο στο Ιόνιο η περιοχή ωτοκίας της σαρδέλας ήταν μικρότερη από την περιοχή δειγματοληψίας, οι σταθμοί έπρεπε κατ' αρχάς να στρωματοποιηθούν (Πίνακας 5.1, Εικόνα 5.1) και στα μοντέλα της εμβρυϊκής θνησιμότητας να χρησιμοποιηθούν μόνο τα δεδομένα του θετικού στρώματος. Παρόλη όμως την αύξηση στο ποσοστό των θετικών σταθμών που συμμετέχουν στα μοντέλα της θνησιμότητας, η χρησιμοποίηση σε αυτά μόνο των αβγών οδήγησε και για τους δύο πληθυσμούς σε μη στατιστικά σημαντικές συσχετίσεις αφθονίας-ηλικίας εμβρύων (Πίνακας 5.2). Προκειμένου λοιπόν να αυξηθεί η ακρίβεια στις εκτιμήσεις της P_I , στην εξίσωση 2.7 χρησιμοποιήθηκαν και οι λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες, θεωρώντας για αυτές ίδιο ρυθμό θνησιμότητας με τα αβγά (Lo 1986, βλ. επίσης εφαρμογές από Lo et al. 1996, Hunter & Lo 1997, Somarakis et al. 2002). Η προσθήκη αυτή «καθήλωσε» το δεξιό ακρότατο των καμπυλών της θνησιμότητας στον άξονα της ηλικίας (Εικόνα 5.2), αυξάνοντας έτσι την ακρίβεια στις εκτιμήσεις της P_I (Πίνακας 5.2). Οι τελικές εκτιμήσεις της ημερήσιας παραγωγής αβγών (P) προέκυψαν με αναγωγή της P_I στη συνολική περιοχή δειγματοληψίας.

Πίνακας 5.1. Εμβαδόν (km^2) κι αριθμός σταθμών της συνολικής και της θετικής για τα πρώιμα εμβρυϊκά στάδια (αβγά - λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες) περιοχής δειγματοληψίας. A : συνολική περιοχή, A_I : θετική περιοχή, n : συνολικός αριθμός σταθμών, n_I : αριθμός σταθμών θετικής περιοχής.

Στρώμα	A	A_I	n	n_I
iii	8702	4809	153	122
v	8724	6962	129	118

Εικόνα 5.1. Κατανομή των θετικών (+) και των αρνητικών (x) σταθμών για αβγά και λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες σαρδέλας. Η σκιασμένη περιοχή αντιστοιχεί στη θετική (A_1) περιοχή.

Η ημερήσια παραγωγή αβγών του πληθυσμού σαρδέλας του Ιονίου ($7.8\text{αβγά}\cdot\text{ημέρα}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$, $\text{CV}=0.258$) ήταν τέσσερις περίπου φορές χαμηλότερη σε σχέση με εκείνη του πληθυσμού του κ. Αιγαίου ($27.5\text{αβγά}\cdot\text{ημέρα}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$, $\text{CV}=0.518$). Παρόλο λοιπόν που η ωοτοκία στο Ιόνιο ήταν σημαντικά αυξημένη σε σχέση με το πρώτο ταξίδι (Sardine I), γεγονός που σημαίνει ότι η δειγματοληψία στο Sardine III προσέγγισε χρονικά το μέγιστο αναπαραγωγής του πληθυσμού, εντούτοις εξακολουθούσε να είναι σημαντικά χαμηλότερη από το Αιγαίο. Το γεγονός αυτό φαίνεται να συνδέεται με διαφορές στην επιφάνεια και την κατανομή των πεδίων ωοτοκίας των δύο πληθυσμών.

Πίνακας 5.2. Εκτιμήσεις των παραμέτρων του εκθετικού μοντέλου της θνησιμότητας των εμβρύων ($P_t = P_1 \cdot e^{-z \cdot t}$) για τους πληθυσμούς σαρδέλας στα χωροχρονικά στρώματα iii (Αιγαίο, Νοε-Δεκ 2000) και v (Ιόνιο, Ιαν-Φεβ 2001), με τη χρησιμοποίηση μόνο των αβγών ή των αβγών και των λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών. P_1 : ημερήσια παραγωγή αβγών στη θετική περιοχή, z : στιγμιαίος ημερήσιος ρυθμός θνησιμότητας. Σε παρένθεση οι συντελεστές παραλλακτικότητας.

Παράμετρος	iii		v	
	Αβγά	Αβγά & λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες	Αβγά	Αβγά & λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες
P_1 (ημέρα ⁻¹ /m ²)	51.99* (0.530)	49.79 (0.384)	9.53 (0.390)	9.79 (0.230)
z	1.008* (0.591)	0.951 (0.445)	0.392* (0.865)	0.425 (0.446)

* $P > 0.05$

Εικόνα 5.2. Μέση αφθονία σε σχέση με τη μέση ηλικία των εμβρύων της σαρδέλας κι εκτιμώμενες καμπύλες θνησιμότητας στα χωροχρονικά στρώματα iii και v. ●: αβγά, ○: λεκιθοφόρες ιχθυονύμφες.

Εικόνα 5.3. Μεταβολή της αφθονίας των αβγών της σαρδέλας με το βάθος του σταθμού.

Η ωτοκία της σαρδέλας στην παράκτια κ. Ελλάδα περιορίζεται στις ρηχές περιοχές κοντά στις ακτές (προτιμώμενο βάθος ωτοκίας τα 50-100m, Εικόνα 5.3), πρότυπο το οποίο συμφωνεί με τη γενικότερη συμπεριφορά ωτοκίας των πληθυσμών σαρδέλας, οι οποίοι κατά κανόνα γεννούν παράκτια (coastal spawners) εντός των ορίων της υφαλοκρηπίδας (Lluch-Belda et al. 1992, Watanabe et al. 1996, 1997, Stratoudakis et al. 2003). Έτσι, ενώ στο κ. Αιγαίο η εκτεταμένη υφαλοκρηπίδα (Εικόνα 5.4γ) ευνοεί τη δημιουργία αρκετών αναπαραγωγικών συναθροίσεων (στενά ορέων, Β. & Ν. Ευβοϊκός, Β. Σαρωνικός), στις δυτικές του ισθμού περιοχές η ωτοκία περιορίζεται στα

Β. παράλια του Κορινθιακού και στις αβαθείς (<200m) περιοχές του κ. Ιονίου, ενώ χαρακτηριστική είναι η πολύ χαμηλή αφθονία εμβρύων στο εσωτερικό του Πατραϊκού (Εικόνα 5.4). Ο γεωγραφικός αυτός περιορισμός των αναπαραγωγικών συναθροίσεων στο Ιόνιο και το υψηλό ποσοστό των αρνητικών σταθμών ή των σταθμών με πολύ χαμηλές αφθονίες εμβρύων εντός της θετικής περιοχής, προκαλούν και τη χαμηλότερη τιμή P σε σχέση με το κ. Αιγαίο.

Εικόνα 5.4. Κατανομή της αφθονίας (άτομα/m³) των εμβρυϊκών σταδίων της σαρδέλας στο Ιόνιο και στο Αιγαίο. Τα αβγά 3 ημερών παριστάνονται με γεμισμένους κύκλους. Οι κατανομές των λεκιθοφόρων ιχθυονυμφών συνοδεύονται από την ισοβαθή των 200m.

Η κατανομή της ωτοκίας της σαρδέλας παρουσιάζει μεγάλη συναθροιστικότητα όχι μόνο στο χώρο αλλά και στο χρόνο (ημερήσιο κύκλο). Στην Εικόνα 5.5 φαίνεται ότι αβγά πρώιμων σταδίων (I-III) παρατηρήθηκαν σχεδόν μόνο τις πρώτες πρωινές ώρες (0:00 – 6:00), ενώ δειγματοληψία κατά τις ώρες αυτές σε περιοχές εκτός αναπαραγωγικών συναθροίσεων (π.χ. νότια της Αίγινας) οδηγούσε σε μηδενικούς για τα στάδια αυτά σταθμούς. Η συναθροιστική κατανομή των πρώιμων εμβρυϊκών σταδίων φαίνεται ότι συνδέεται καθαρά με τη συναθροιστική αναπαραγωγική συμπεριφορά των ενηλίκων (Barrange & Hampton 1997, Fletcher & Summer 1999, Ganias et al. 2003β, γ).

Εικόνα 5.5. Κατανομή της αφθονίας των αβγών σταδίων I-III στο χώρο και με την ώρα δειγματοληψίας.

5.2. Ειδική ημερήσια γονιμότητα & αναπαραγόμενη βιομάζα

Η ειδική ημερήσια γονιμότητα στα πέντε χωροχρονικά στρώματα κυμαινόνταν από 14 έως 21 αβγά·g⁻¹·ημέρα⁻¹ (Πίνακας 5.3). Το γεγονός αυτό σημαίνει ότι ο ημερήσιος ρυθμός παραγωγής αβγών ανά γραμμάριο βιομάζας για τους πληθυσμούς σαρδέλας της παράκτιας κ. Ελλάδας δεν είναι σταθερός αλλά παρουσιάζει μία σημαντική διακύμανση. Η διακύμανση βέβαια αυτή στον αριθμό των αβγών που παράγονται από μία σταθερή ποσότητα βιομάζας αποθέματος υπερπολλαπλασιάζεται, εάν αντί της ημερήσιας κλίμακας αυτή εκφραστεί για ολόκληρη την αναπαραγωγική περίοδο του πληθυσμού. Το αποτέλεσμα αυτό συνδέεται άμεσα με τα αποτελέσματα του προηγούμενου κεφαλαίου σύμφωνα με τα οποία η παραγωγή αβγών στους πληθυσμούς της σαρδέλας αποτελεί ισχυρή συνάρτηση της δημογραφικής σύνθεσης και της σωματικής κατάστασης του πληθυσμού των γεννητόρων. Με άλλα λόγια ίσες ποσότητες βιομάζας πληθυσμών που αποτελούνται από άτομα διαφορετικής ηλικίας/μήκους και διαφορετικής ευρωστίας προβλέπεται να παράγουν ανά μονάδα χρόνου διαφορετική ποσότητα αβγών.

Πίνακας 5.3. Σύνοψη των εκτιμήσεων της ειδικής ημερήσιας γονιμότητας (F_s) στα πέντε χωροχρονικά στρώματα της μελέτης. F : η μέση γονιμότητα ομάδας των θηλυκών, S : η συχνότητα ωτοκίας, W : το μέσο βάρος των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών, R : η μέση αναλογία φύλου (ποσοστό βάρους θηλυκών) των δειγμάτων.

Στρώμα	F	S	W	R	F_s
i	6676	0.093	18.80	0.57	18.8
ii	8026	0.11	20.63	0.48	20.6
iii	6469	0.095	19.01	0.46	14.8
iv	6661	0.068	14.90	0.46	13.9
v	5149	0.087	15.87	0.66	18.7

Επειδή σε δύο χωροχρονικά στρώματα (iii και v) υπάρχουν εκτιμήσεις ειδικής ημερήσιας γονιμότητας παράλληλα με εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών, στα στρώματα αυτά πραγματοποιήθηκαν εκτιμήσεις αναπαραγόμενης βιομάζας με τη μέθοδο *DEPM*. Έτσι, με τη χρησιμοποίηση της εξίσωσης 2.10 υπολογίστηκε ότι η αναπαραγόμενη βιομάζα του πληθυσμού σαρδέλας το Δεκέμβριο του 2000 στο Αιγαίο ήταν 16174 MT (CV=0.52), ενώ τον Ιανουάριο-Φεβρουάριο του 2001 στο Ιόνιο ήταν 3652 MT (CV=0.28). Οι εκτιμήσεις αυτές της βιομάζας ήταν χαμηλότερες από τις αντίστοιχες εκτιμήσεις που προήλθαν από την ακουστική μέθοδο η οποία εφαρμόστηκε παράλληλα με τη δειγματοληψία του ιχθυοπλαγκτού κατά τη διάρκεια των ωκεανογραφικών ταξιδιών [Αιγαίο: 16993 MT (CV=0.26), Ιόνιο: 7214 MT (CV=0.24)] (Anonymous 2001a), με πιο εντυπωσιακές τις διαφορές στο Ιόνιο. Οι διαφορές αυτές στις εκτιμήσεις των δύο μεθόδων αποδίδονται στο γεγονός ότι ενώ η ακουστική μέθοδος εκτιμά ολόκληρο το απόθεμα, με τη *DEPM* εκτιμάται μόνον η αναπαραγόμενη βιομάζα η οποία αποτελεί κλάσμα του πρώτου.

5.3. Ετήσια γονιμότητα: ανάλυση ανά κλάση μεγέθους

Στους πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστη γονιμότητα, όπως η σαρδέλα, η ετήσια παραγωγή αβγών του ατόμου, ή ετήσια γονιμότητα (F_a), υπολογίζεται ως το άθροισμα των αβγών που παράγονται από το σύνολο των ωοτοκίων της αναπαραγωγικής περιόδου. Παλαιότερες κυρίως προσπάθειες υπολογισμού της ετήσιας γονιμότητας σε τέτοιου τύπου αποθέτες από το σύνολο των λεκιθικών ωοκυττάρων της ωοθήκης κατά την έναρξη της αναπαραγωγής, οδήγησε σε υποεκτιμήσεις της γονιμότητας (π.χ. Centrero et al. 1981: αναφορά από Motos 1996), διότι η στρατολόγηση από τη «δεξαμενή» των πρωτογενών ωοκυττάρων στον πληθυσμό των λεκιθικών ωοκυττάρων είναι μία συνεχής διαδικασία. Επίσης, επειδή όλες οι μεταβλητές που καθορίζουν την ετήσια παραγωγή αβγών, δηλαδή η διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου, η συχνότητα ωοτοκίας και η γονιμότητα ομάδας αποτελούν όπως είδαμε συνάρτηση του μεγέθους των ατόμων, οι εκτιμήσεις της F_a πρέπει να γίνονται λαμβάνοντας υπόψη το μέγεθος (Parrish et al. 1986).

Η πρώτη προσπάθεια εκτίμησης της ετήσιας αναπαραγωγικής προσπάθειας σε πολλαπλό αποθέτη με ακαθόριστη γονιμότητα έγινε από τους Hunter & Leong (1981) για το γαύρο *Engraulis mordax* της Καλιφόρνιας. Οι συγγραφείς, χρησιμοποιώντας τη μέθοδο των κενών ωοθυλακίων, υπολόγισαν το μέσο ετήσιο αριθμό ωοτοκίων των ατόμων, χωρίς όμως να λάβουν υπόψη στην ανάλυσή τους το μέγεθος. Το στοιχείο αυτό το έλαβαν υπόψη πέντε χρόνια αργότερα οι Parrish et al. (1986), οι οποίοι για το ίδιο απόθεμα υπολόγισαν τον αριθμό των ωοτοκίων και τον αριθμό των αβγών που παράγονται ανά άτομο σε τέσσερις κλάσεις ηλικίας/μήκους. Αν και πρωτοποριακή, η μέθοδος των Parrish et al. (1986) είχε ορισμένα μειονεκτήματα: α) θεώρησαν για όλη την περίοδο της αναπαραγωγής μία κοινή εξίσωση γονιμότητας, β) για τον υπολογισμό του ημερήσιου κλάσματος γεννητόρων χρησιμοποίησαν ενυδατωμένα θηλυκά, κάνοντας *a posteriori* διόρθωση και γ) θεώρησαν ότι το μέσο θηλυκό σε κάθε ηλικιακή κλάση είναι αναπαραγωγικά ενεργό καθ' όλη την αναπαραγωγική περίοδο της κλάσης. Το τελευταίο οδηγεί σε υπερεκτιμήσεις της ετήσιας γονιμότητας.

Οι Claramunt et al. (1994), στην ανάλυσή τους, που αποτελεί την πρώτη (και ίσως μοναδική) εκτίμηση ετήσιας παραγωγής αβγών σε πληθυσμό σαρδέλας, έλυσαν τα δύο πρώτα προβλήματα της ανάλυσης των Parrish et al. (1986), υπολογίζοντας τις εξισώσεις της γονιμότητας για κάθε μήνα χωριστά κι εκτιμώντας τη συχνότητα ωοτοκίας επίσης μηνιαία, με τη μέθοδο των κενών ωοθυλακίων. Παρόλα αυτά, αν και σε μία παράλληλη δημοσίευσή τους (Herrera et al. 1994) οι ίδιοι συγγραφείς αναφέρουν σαφείς εποχιακές διακυμάνσεις στο ποσοστό των ενεργών γεννητόρων, την ανάλυσή τους την κάνουν όπως οι Parrish et al. (1986) για θηλυκά τα οποία είναι ενεργά σε όλη τη διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου του πληθυσμού. Τέλος ο Motos (1996) υπολόγισε την ετήσια γονιμότητα του *E. encrasicolus* του Βισκαϊκού, θεωρώντας ότι δεν υπάρχει επίδραση του μεγέθους των ατόμων ούτε στη σχετική γονιμότητα ούτε στη συχνότητα ωοτοκίας, επίσης για θηλυκά που είναι ενεργά καθ' όλη την αναπαραγωγική περίοδο του πληθυσμού. Συνοψίζοντας λοιπόν, μπορούμε να συμπεράνουμε ότι τα μεγαλύτερα προβλήματα σχετικά με τον υπολογισμό της ετήσιας γονιμότητας σε πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστη γονιμότητα σχετίζονται: α) με το πώς

επιδρά στην F_a το μέγεθος του ατόμου και β) με τον καθορισμό της χρονικής διάρκειας της παραγωγής αβγών ανά θηλυκό ανά έτος.

Εξαιτίας της σχεδόν κανονικής εποχιακής κατανομής του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών του πληθυσμού της σαρδέλας στις θάλασσες της κ. Ελλάδας (§4.2), μπορούμε να συμπεράνουμε ότι το μέσο θηλυκό αυτού δεν είναι δυνατόν να ωτοκεί καθ' όλη την αναπαραγωγική περίοδο του πληθυσμού. Μάλιστα, επειδή η διάρκεια της τελευταίας αποτελεί συνάρτηση του μεγέθους/ηλικίας, όσο μικρότερο/νεαρότερο είναι το άτομο τόσο μικρότερη αναπαραγωγική περίοδο έχει. Μπορούμε λοιπόν να υποθέσουμε, ότι σε κάθε κλάση μεγέθους τα θηλυκά έχουν μεν σταθερή διάρκεια αναπαραγωγικής περιόδου, διαφέρουν όμως ως προς τη στιγμή που εισέρχονται-εξέρχονται από τον αναπαραγόμενο πληθυσμό. Σύμφωνα με την υπόθεση αυτή, η μέση αναπαραγωγική περίοδος (RP) των θηλυκών της κλάσης μεγέθους j ανά έτος, θα ισούται με το άθροισμα των μηνιαίων γινόμενων του ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών της κλάσης (M_{ij}) με τις ημέρες (D_i) του αντίστοιχου μήνα i :

$$RP_i = \sum_{i=1}^{12} M_{ij} \cdot D_i \quad (5.1)$$

Χρησιμοποιώντας λοιπόν τα αποτελέσματα της παραγράφου 4.2.1 προκύπτει ότι για την περίοδο 1999-2000 η RP της κλάσης 11.5-13cm είναι 110 ημέρες και των κλάσεων 13-15.9cm και >16cm 144 ημέρες, ενώ για την περίοδο 1999-2000 η RP της κλάσης 11.5-13cm είναι 93 ημέρες, της κλάσης 13-15.9cm 124 ημέρες και της κλάσης >16cm 169 ημέρες (Πίνακας 5.4).

Πίνακας 5.4. Υπολογισμός της συνολικής χρονικής διάρκειας αναπαραγωγής των τριών κλάσεων μήκους (<12.9, 13-14.9 και >15cm) του πληθυσμού σαρδέλας της κ. Ελλάδας για τις αναπαραγωγικές περιόδους 1999-2000 και 2000-2001.

Μήνας		1999 – 2000						2000 - 2001					
		% ώριμων			ημέρες ωοτοκίας			% ώριμων			ημέρες ωοτοκίας		
		<12.9	13-14.9	>15	<12.9	13-14.9	>15	<12.9	13-14.9	>15	<12.9	13-14.9	>15
Σεπ	30	0.00	0.00	0.00	0.0	0.0	0.0	0.00	0.16	0.19	0.0	4.7	5.6
Οκτ	31	0.02	0.10	0.18	0.6	3.2	5.6	0.00	0.25	0.76	0.0	7.7	23.7
Νοε	30	0.40	0.90	0.93	12.1	27.1	27.9	0.16	0.41	0.90	4.8	12.3	27.0
Δεκ	31	0.39	0.93	0.84	12.0	28.7	26.1	0.56	0.85	1.00	17.2	26.2	31.0
Ιαν	31	0.72	0.92	1.00	22.4	28.6	31.0	0.74	0.96	0.94	22.9	29.9	29.2
Φεβ	28	0.85	0.69	0.44	23.7	19.4	12.3	0.96	0.97	0.98	26.9	27.2	27.5
Μαρ	31	0.90	0.83	0.67	27.9	25.8	20.7	0.46	0.33	0.43	14.2	10.2	13.3
Απρ	30	0.36	0.28	0.54	10.9	8.5	16.1	0.05	0.19	0.31	1.4	5.7	9.2
Μαϊ	31	0.04	0.04	0.09	1.3	1.3	2.8	0.17	0.00	0.07	5.2	0.0	2.1
Ιουν	30	0.00	0.05	0.06	0.0	1.5	1.7						
Ιουλ	31	0.00	0.00	0.00	0.0	0.0	0.0						
Αυγ	31	0.00	0.00	0.00	0.0	0.0	0.0						
Συνολικές ημέρες ωοτοκίας					110	144	144				93	124	169

Σύμφωνα με την υπόθεση του βιορυθμού (§4.4) τα θηλυκά ωοτοκούν με έναν ενδογενή ρυθμό καθ' όλη την αναπαραγωγική τους περίοδο, ο οποίος αυξάνει με το μέγεθος σώματος. Ομαδοποιώντας λοιπόν τα δεδομένα των ημερησίων κλάσεων γεννητόρων απ' όλα τα χωροχρονικά στρώματα, προκύπτει ότι θηλυκά 11.5-13cm ωοτοκούν κάθε 15 ημέρες, θηλυκά 13-15.9cm κάθε 10 ημέρες και θηλυκά >16cm κάθε 9 ημέρες (Πίνακας 5.5). Γνωρίζοντας λοιπόν για τα θηλυκά της κάθε κλάσης μεγέθους τη διάρκεια της αναπαραγωγικής τους περιόδου και το κάθε πότε ωοτοκούν, μπορούμε να

υπολογίσουμε το συνολικό αριθμό των ωοτοκίων ανά έτος (Πίνακας 5.5). Η ετήσια παραγωγή αβγών όμως δεν είναι δυνατό να εκτιμηθεί πολλαπλασιάζοντας τον αριθμό των ωοτοκίων με μία συνολική τιμή γονιμότητας ομάδας (π.χ. Parrish et al. 1986), διότι, όπως έχει ήδη αναφερθεί (§4.5), η σχετική γονιμότητα της Μεσογειακής σαρδέλας παρουσιάζει σαφείς εποχιακές διακυμάνσεις. Για το λόγο αυτό, σε εκτιμήσεις ετήσιας γονιμότητας πρέπει α) να υπολογίζεται ο αριθμός των αβγών της κάθε ωοτοκίας ξεχωριστά, ανάλογα με την εποχή που αυτή λαμβάνει χώρα και β) να εξετάζεται αν η είσοδος των θηλυκών στην αναπαραγωγή σε διαφορετικές εποχές οδηγεί σε διαφορετική ετήσια γονιμότητα.

Πίνακας 5.5. Κλάσμα γεννητόρων (*S*), διάστημα μεταξύ των διαδοχικών ωοτοκιών και συνολικός αριθμός ωοτοκιών ανά αναπαραγωγική περίοδο κι ανά κλάση μήκους.

Κλάση μήκους	<i>S</i>	Διάστημα μεταξύ των ωοτοκιών (ημέρες)	αριθμός ωοτοκιών ανά περίοδο	
			1999-2000	2000-2001
<12.9	0.067	15	7	6
13-14.9	0.103	10	14	12
>15	0.112	9	16	19

Ο υπολογισμός του αριθμού των αβγών της κάθε ωοτοκίας ξεχωριστά παρουσίασε δυσκολίες, διότι δεδομένα γονιμότητας υπήρχαν μόνο για ένα μικρό αριθμό μηνών (Πίνακας 2.3). Παρόλα αυτά, στην παράγραφο 4.5 είδαμε ότι η σχετική γονιμότητα στη Μεσογειακή σαρδέλα σχετίζεται με τη μάζα του συκωτιού ενώ διακυμάνσεις της πρώτης στα χωροχρονικά στρώματα συνδέονται με αντίστοιχες διακυμάνσεις του ηπατοσωματικού δείκτη (Εικόνα 5.6). Λαμβάνοντας λοιπόν αυτό υπόψη, η γονιμότητα ομάδας (*F*) του κάθε ατόμου υπολογίστηκε ως συνάρτηση του βάρους σώματος χωρίς εντόσθια (*W_g*) και του ηπατοσωματικού δείκτη (*HSI*), μέσα από ένα μοντέλο πολλαπλής γραμμικής παλινδρόμησης ($F=254.68, P<0.01$):

$$F=1535.4 \cdot HSI + 402.8 \cdot W_g - 2801.1 \quad (5.2)$$

Εικόνα 5.6. Μεταβολή μέσης σχετικής γονιμότητας (*F_g*; ○) και μέσου ηπατοσωματικού δείκτη (*HSI*; ●) στα πέντε χωροχρονικά στρώματα μαζί με τα αντίστοιχα 95% διαστήματα εμπιστοσύνης.

Η εξέταση του εάν η ετήσια γονιμότητα επηρεάζεται από την εποχή που τα θηλυκά εισέρχονται στον αναπαραγόμενο πληθυσμό, πραγματοποιήθηκε παρακολουθώντας τις ωοτοκίες και τα αβγά που παράγονται σε κάθε μία απ' αυτές σε θηλυκά που στρατολογούνται στον αναπαραγόμενο πληθυσμό στην αρχή διαδοχικών μηνών (π.χ. 1 Οκτ., 1 Νοε., 1 Δεκ.... κ.ο.κ). Ως τελευταίος μήνας στρατολόγησης θεωρήθηκε εκείνος από τον οποίο η αναπαραγωγική περίοδος δεν υπερβαίνει το τέλος της αναπαραγωγής της αντίστοιχης κλάσης (π.χ. για μία κλάση με αναπαραγωγική περίοδο 80 ημέρες ο τελευταίος μήνας στρατολόγησης αν η αναπαραγωγή της λήγει μέσα στον Ιούνιο είναι ο Απρίλιος).

Η χρονική διευθέτηση των ωοτοκιών και τα αβγά που παράγονται σε κάθε μία απ' αυτές παρουσιάζονται στο Παράρτημα V, ενώ στον Πίνακα 5.6 παρουσιάζεται η ετήσια παραγωγή αβγών ανά κλάση μήκους κι ανά διαδοχικούς μήνες στρατολόγησης θηλυκών στον αναπαραγόμενο πληθυσμό. Κατ' αρχάς, ο αναπαραγωγικός κύκλος των διαφόρων εποχιακών κοορτών γεννητόρων εξηγεί την ύπαρξη απενεργοποιημένων θηλυκών ακόμη και στο μέγιστο της αναπαραγωγής (§4.2.3), καθώς υπάρχουν κοόρτες που ολοκληρώνουν την αναπαραγωγή τους ακόμη και το Ιανουάριο (π.χ. κλάση 11.5-13cm – κοόρτη Οκτωβρίου 1999). Τα αποτελέσματα αυτά επίσης εξηγούν τη σημαντική αύξηση του ποσοστού των απενεργοποιημένων θηλυκών περί τα τέλη του Χειμώνα (§4.2.3), καθώς τότε είναι η κύρια περίοδος που οι διάφορες κοόρτες γεννητόρων αρχίζουν να αποσύρονται από την αναπαραγωγική τους φάση.

Πίνακας 5.6. Ετήσια γονιμότητα θηλυκών της σαρδέλας ανά κλάση μήκους κι ανά διαδοχικούς μήνες στρατολόγησης στον αναπαραγόμενο πληθυσμό.

Περίοδος	Μήκος	Μήνας στρατολόγησης στην αναπαραγωγή					
		Σεπ	Οκτ	Νοε	Δεκ	Ιαν	Φεβ
1999 - 2000	<12.9		23513	24563	25075	29199	32924
	13-14.9		93391	94911	100041	106557	114058
	>15		157110	160438	168298	178511	187177
2000-2001	<12.9			26892	27225	29578	37183
	13-14.9	91342	89218	90172	96855	104651	
	>15	195971	193860	196298	206229		

Και στις δύο αναπαραγωγικές περιόδους διαπιστώθηκε ότι η συνεισφορά σε αναπαραγωγικό προϊόν των μεγαλύτερων θηλυκών είναι κατά πολύ μεγαλύτερη σε σχέση με εκείνη των μικρότερων. Έτσι, τα μεγαλύτερα άτομα (>15cm) παράγουν ανά έτος 6-8 φορές περισσότερα αβγά σε σχέση με τα μικρά (<13cm). Το πιο σημαντικό όμως εύρημα της συγκεκριμένης μελέτης είναι ότι το δυνητικό αναπαραγωγικό προϊόν (potential reproductive output) του κάθε ατόμου εξαρτάται από την εποχή στην οποία εισέρχεται στην αναπαραγωγή. Έτσι, και στις δύο αναπαραγωγικές περιόδους της μελέτης, διαπιστώθηκε -κυρίως για τα μικρότερα άτομα- ότι όσο τα θηλυκά καθυστερούν να ξεκινήσουν την αναπαραγωγή, τόσο «κερδίζουν» σε παραγωγή αβγών. Ίσως για το λόγο αυτό τα μικρότερα άτομα, που έχουν πιο συρρικνωμένη αναπαραγωγική περίοδο τείνουν να αναπαράγονται προς την Άνοιξη. Κάτι ανάλογο επίσης παρατηρήθηκε και για τον πληθυσμό του Ιονίου, για τον οποίο παρατηρήθηκε ότι το μέγιστο της αναπαραγωγής είναι μετατοπισμένο επίσης προς την Άνοιξη. Η τάση λοιπόν αυτή των «μικρών» για συγχρονισμό της αναπαραγωγής με την αύξηση της πρωτογενούς παραγωγής ίσως αποτελεί προσαρμογή για αύξηση της γονιμότητας.

5.4. Σύγκριση της παραγωγής αβγών με άλλα αποθέματα σαρδέλας

Το μέσο μέγεθος των ατόμων στα διάφορα ανά τον κόσμο αποθέματα σαρδέλας παρουσιάζει μία σημαντική διακύμανση, με τις χαμηλότερες τιμές στη Μεσόγειο και τις υψηλότερες για τους πληθυσμούς των ανατολικών ακτών του Ειρηνικού (Πίνακας 5.7). Οι διαφορές αυτές στο μέγεθος συνοδεύονται κι από μία φαινοτυπική πλαστικότητα στις αναπαραγωγικές μεταβλητές των πληθυσμών, όπως είναι η συχνότητα ωοτοκίας και η γονιμότητα (Πίνακας 5.7). Έτσι, το μέσο βάρος των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών σχετίζεται θετικά τόσο με τη συχνότητα ωοτοκίας ($F=19.45$, $P<0.01$, Εικόνα 5.7α) όσο και με τις αντίστοιχες τιμές γονιμότητας των πληθυσμών ($F=1720.28$, $P<0.01$, Εικόνα 5.7β).

Πίνακας 5.7. Αναπαραγωγικές μεταβλητές διαφόρων πληθυσμών των γενών *Sardina* και *Sardinops*. *P*: ημερήσια παραγωγή αβγών, *z*: εμβρυϊκή θνησιμότητα, *W*: βάρος των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών, *S*: συχνότητα ωοτοκίας, *F*: γονιμότητα, *F_r*: σχετική γονιμότητα (F/W).

Γένος	Είδος	Χώρα	Έτος	Περιοχή	Μήνας	<i>P</i>	<i>z</i>	<i>W</i>	<i>S</i>	<i>F</i>	<i>F_r</i>
<i>Sardina</i>	<i>pilchardus</i>	Πορτογαλία	1988 ¹	-	Μαρ	128.8	0.199	41	0.13	15581	381
			1997 ²	-	Μαρ	248.1	-	41	0.13	17914	434
			1999 ²	-	Ιαν - Φεβ	323.8	0.177	44	0.10	18416	415
		Ισπανία	1988 ³	A. Καταβρία	Απρ-Μαί	141.6	0.380	86	0.21	33911	393
				Γαλικία		230.4	0.550	65	0.08	27275	420
				Δ. Καταβρία		85.8	0.062	79	0.13	33802	426
			1990 ⁴	A. Καταβρία	Απρ	-	-	84	0.23	32977	394
				Γαλικία		-	-	68	0.12	26947	395
				Δ. Καταβρία		-	-	84	0.09**	32980	394
		Ελλάδα	1997 ⁴	A. Καταβρία	Μαρ	120.4	0.030	70	0.18	-	-
				Δ. Καταβρία		78.6	0.090	-	-	-	408
			1999 ⁵	A. Καταβρία	Απρ	102.8	0.002	86	0.21	33911	393
				Γαλικία		36.4	0.010	65	0.80	27275	420
				Δ. Καταβρία		49.0	0.010	79	0.13	33802	426
			1999 ⁶	Κ. Αιγαίο	Νοε-Δεκ	-	-	19	0.09	6676	355
					Δεκ	49.8	0.951	19	0.10	6469	340
		2000 ⁶		Φεβ - Απρ		-	-	21	0.11	8026	389
						-	-	15	0.07	6661	447
						-	-	15	0.07	6661	447
		2001 ⁶		Ιαν - Φεβ		9.8	0.425	16	0.09	5149	324
						9.8	0.425	16	0.09	5149	324
		Ιταλία	1994 ⁷	N. Δ. Ανδριατική	Νοε	34.3	0.400	37	0.13	16118	438
<i>Sardinops</i>	<i>melanostictus</i>	Ιαπωνία	1991 ⁸	N. Δυτική	Ιαν - Μαρ	-	-	-	0.12	-	-
						-	-	-	-	-	-
						-	-	-	-	-	-
		Αυστραλία	1995 ⁹	Νότια	Ιαν - Μαρ	-	-	-	-	-	-
						-	-	-	-	-	-
						-	-	-	-	-	-
	<i>neopilchardus</i>	Αυστραλία	1996 ⁹	Νότια	Ιαν - Μαρ	-	-	-	-	-	-
						-	-	-	-	-	-
						-	-	-	-	-	-
						-	-	-	-	-	-
<i>sagax</i>	Καλιφόρνια	Ανοιχτά	1987 ¹⁰	Βόρεια	Αυγ - Δεκ	-	-	-	0.15	-	-
			1988 ¹⁰			-	-	-	0.15	-	-
			1994 ¹⁰			-	-	-	0.15	-	-
			1988 ¹¹			-	-	-	0.15	-	-
	Χιλή	Βόρεια	1989 ¹¹	Αυγ	Αυγ	-	-	-	0.15	-	-
						-	-	-	0.15	-	-
						-	-	-	0.15	-	-
						-	-	-	0.15	-	-

¹ Cunha et al. (1992), ² Anonymous (2000), ³ Garcia et al. (1992), ⁴ Lago de Lanzos et al. (1998), ⁵ Anonymous (2001β), ⁶ παρούσα μελέτη, ⁷ Casavola et al. (1998), ⁸ Aoki and Murayama (1993), ⁹ Ward et al. (2001α), ¹⁰ Lo et al. (1996), ¹¹ Hunter & Lo (1997), ¹² Claramunt and Herrera (1994). **CV>100%.

Πέραν όμως του ότι ελέγχει το αναπαραγωγικό δυναμικό των γεννητόρων, το μέγεθος της μητέρας φαίνεται να συνδέεται και με τη βιωσιμότητα των εμβρύων, εφόσον σχετίζεται αρνητικά με την εμβρυϊκή θνησιμότητα (δεδομένα Πίνακα 5.7, $F=7.61$, $P<0.05$).

Εικόνα 5.7. Σχέση μέσου βάρους (W) των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών με (Α) τη συχνότητα ωοτοκίας (S) ($F=11.83$, $P<0.05$) και (Β) τη μέση γονιμότητα (F) ($F=65.16$, $P<0.05$), σε διάφορα αποθέματα της *S. pilchardus* (χρησιμοποίηση δεδομένων Πίνακα 5.7).

Συγκρινόμενο με το μέσο μέγεθος των ατόμων άλλων αποθεμάτων, το μέγεθος της σαρδέλας στις θάλασσες της κ. Ελλάδας είναι εξαιρετικά μικρό (Πίνακας 5.7). Οι σχετικά χαμηλές λοιπόν τιμές συχνότητας ωοτοκίας και οι ακραίες τιμές γονιμότητας που παρουσιάζει (Πίνακας 5.7), φαίνεται να συνδέονται με το μικρό της μέγεθος. Επίσης, οι υψηλές τιμές θνησιμότητας που υπολογίστηκαν για τα έμβρυα σαρδέλας στις θάλασσες της κ. Ελλάδας, φαίνεται επίσης να συνδέονται με το μικρό μέγεθος των γεννητόρων. Εναλλακτικά, οι υψηλές αυτές τιμές θνησιμότητας θα μπορούσαν να αποδοθούν σε έντονη θήρευση ή κανιβαλισμό των εμβρύων (Cole & McGlade 1998), φαινόμενα που αναμένεται να είναι ίσως πιο έντονα σε олиγοτροφικές θάλασσες όπως αυτές της Α. Μεσογείου εξαιτίας της περιορισμένης διαθεσιμότητας άλλων πηγών διατροφής. Το γεγονός μάλιστα ότι στην παρούσα μελέτη οι εκτιμήσεις εμβρυϊκής θνησιμότητας, σε αντίθεση με άλλες εκτιμήσεις, πραγματοποιήθηκαν πριν από την ανοιξιάτικη έκρηξη παραγωγικότητας (Πίνακας 5.7) ίσως να δικαιολογεί ακόμη πιο έντονη θήρευση και κανιβαλισμό κατά των εμβρύων.

Η ημερήσια παραγωγή αβγών στα διάφορα αποθέματα σαρδέλας δε σχετίζεται σημαντικά ούτε με το μέσο βάρος των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών ($F=0.48$, $P>0.1$), αλλά ούτε και με τις παραμέτρους που αυτό επηρεάζει, δηλαδή τη συχνότητα ωοτοκίας ($F=0.39$, $P>0.1$) και τη γονιμότητα ($F=3.23$, $P>0.1$). Αντίθετα, η ημερήσια παραγωγή αβγών των πληθυσμών παρουσιάζει μία σημαντική θετική συσχέτιση με τη σχετική γονιμότητα ($F=7.61$, $P<0.05$, Εικόνα 5.8). Όπως είδαμε (§4.5), η σχετική γονιμότητα στη σαρδέλα σχετίζεται με τη διατροφική κατάσταση των ατόμων και συνεπώς αποτελεί ένα δείκτη της παραγωγικότητας των πεδίων διατροφής. Η σχέση λοιπόν των παραμέτρων F , και P , ενδεχομένως αντανακλά μία προσαρμογή των πληθυσμών για παραγωγή μεγαλύτερης ποσότητας αβγών σε παραγωγικότερα περιβάλλοντα.

5.5. Συμπεράσματα

Η ωοτοκία των πληθυσμών της σαρδέλας στην παράκτια κ. Ελλάδα δεν κατανέμεται ομοιόμορφα αλλά είναι συναθροισμένη σε ημίκλειστες κι αβαθείς περιοχές με υψηλή παραγωγικότητα (π.χ. εκβολές Αχελώου, Β. Σαρωνικός). Η βιομάζα των γεννητόρων στις αναπαραγωγικές αυτές συναθροίσεις δεν αποτελεί ακριβή δείκτη της παραγωγής αβγών, καθότι οι τιμές της ειδικής

ημερήσιας γονιμότητας των πληθυσμών παρουσίαζαν σημαντική διακύμανση, γεγονός ανασταλτικό για εφαρμογή μοντέλων αναπαραγόμενης βιομάζας-στρατολόγησης. Η παραγωγή αβγών από την άλλη πλευρά, αποτελεί ισχυρή συνάρτηση: α) της δημογραφικής σύνθεσης του πληθυσμού των γεννητόρων και β) της εποχής στην οποία τα θηλυκά εισέρχονται στην αναπαραγωγική περίοδο.

Εικόνα 5.8. Μεταβολή της ημερήσιας παραγωγής αβγών διαφόρων αποθεμάτων σαρδέλας με τις αντίστοιχες μέσες τιμές σχετικής γονιμότητας των θηλυκών γεννητόρων (χρησιμοποίηση δεδομένων Πίνακα 5.7).

Όσο τα θηλυκά μετατοπίζουν την αναπαραγωγική τους περίοδο προς την Άνοιξη, τόσο κερδίζουν σε παραγωγή αβγών. Ίσως για το λόγο αυτό, ο πληθυσμός σαρδέλας στο Ιόνιο, που λόγω του μικρού μεγέθους των ατόμων του έχει συρρικνωμένη αναπαραγωγική περίοδο, «προτιμά» να αναπαράγεται προς την Άνοιξη ενώ μέχρι τότε, όπως αναφέρθηκε στο προηγούμενο κεφάλαιο, επένδυε σε σωματική αύξηση. Η τάση για αύξηση της παραγωγής αβγών σε συνθήκες υψηλότερης παραγωγικότητας, αναφέρεται και για άλλους πληθυσμούς σαρδέλας (π.χ. Riveiro et al. 2000) κι επιβεβαιώνεται από τη σημαντική θετική συσχέτιση των παραμέτρων F_r και P_f στη διαπληθυσμιακή ανάλυση της §5.4.

Εφόσον η παραγωγή αβγών και κατ' επέκταση η στρατολόγηση είναι μεγέθη τόσο ευαίσθητα στη δημογραφία του πληθυσμού, μήπως η τελευταία είναι προσαρμοσμένη στη φέρουσα ικανότητα του εκάστοτε οικοσυστήματος; Για παράδειγμα, χρησιμοποιώντας εκτιμήσεις των Claramunt et al. (1994) για την σαρδέλα *S. sagax* της Χιλής, ίση βιομάζα ενεργών γεννητόρων από το απόθεμα αυτό (με μέσο ολικό μήκος περίπου 28cm) στις ελληνικές θάλασσες, θα παρήγαγε διπλάσια¹⁰ περίπου ποσότητα αβγών ανά έτος σε σχέση με την ελληνική σαρδέλα. Αν μάλιστα συνυπολογιστεί και η επίδραση του μεγέθους της μητέρας στη βιωσιμότητα των εμβρύων, τότε οι διαφορές στην ένταση της στρατολόγησης θα αναμενόταν να είναι ακόμη μεγαλύτερες. Στην περίπτωση αυτή, οι

⁹ Θεωρήθηκε ότι το μέσο αναπαραγωγικά ενεργό θηλυκό στις ελληνικές θάλασσες ζυγίζει 18g και παράγει $9 \cdot 10^4$ αβγά ανά έτος ενώ στον πληθυσμό της Χιλής ζυγίζει περίπου 150g και παράγει $146 \cdot 10^4$ αβγά ανά έτος (Claramunt et al. 1994). Συνεπώς στον ελληνικό πληθυσμό η ειδική ετήσια γονιμότητα θα είναι $5 \cdot 10^3$ αβγά·g⁻¹·έτος⁻¹ ενώ στον πληθυσμό της Χιλής θα είναι $9,7 \cdot 10^3$ αβγά·g⁻¹·έτος⁻¹.

ολιγοτροφικές σε σχέση με το περιβάλλον της *S. saga* θάλασσες της κ. Ελλάδας ίσως να μην άντεχαν την τόσο ραγδαία αύξηση του αναπαραγωγικού προϊόντος και κατά προέκταση τη στρατολόγηση πολλαπλάσιου αριθμού νεαρών ατόμων στον πληθυσμό. Κατά συνέπεια, το μέγεθος των ατόμων ενός πληθυσμού με στρατηγικές αναπαραγωγής και στρατολόγησης όπως της σαρδέλας ενδέχεται να είναι προσαρμοσμένο στις συνθήκες παραγωγικότητας του ενδιαιτήματος του. Εναλλακτικά ή συνεργατικά, το εξαιρετικά μικρό μέγεθος της σαρδέλας στην κ. Ελλάδα και ιδιαίτερα στο Ιόνιο, ενδέχεται να οφείλεται στην εντατική αφαίρεση μεγαλύτερων κλάσεων μεγέθους από την τοπική αλιεία.

Γονική επίδραση

Ως γονική ή μητρική επίδραση (parental ή maternal effect αντίστοιχα) ορίζεται το σύνολο των διαφορετικών στρατηγικών που εφαρμόζουν οι πληθυσμοί των ψαριών ώστε να αυξάνουν την πιθανότητα επιβίωσης του αναπαραγωγικού τους προϊόντος (αβγά και ιχθυονύμφες) (Solemdal 1997, Trippel et al. 1997, Scott et al. 1999, Riveiro et al. 2000). Οι μηχανισμοί της μητρικής επίδρασης μπορεί να σχετίζονται είτε α) με το χωροχρονικό πρότυπο της ωοτοκίας και της γονιμότητας, είτε β) με τα φαινοτυπικά χαρακτηριστικά των εμβρύων (μέγεθος, πλευστότητα, βιοχημική σύνθεση). Στις επόμενες παραγράφους θα γίνει αναφορά σε κάποιους μηχανισμούς που σχετίζονται είτε με την πληθυσμιακή δομή, είτε με τα σωματικά χαρακτηριστικά και τη συμπεριφορά των γεννητόρων της σαρδέλας, που φαίνεται να ελέγχουν την πιθανότητα επιβίωσης των απογόνων τους.

6.1. Δημογραφία αναπαραγόμενου πληθυσμού

Η ένταση της αλιευτικής προσπάθειας επηρεάζει τη δημογραφική σύνθεση των αναπαραγόμενων πληθυσμών και μπορεί να οδηγήσει σε σοβαρή μείωση των μεγαλύτερων κλάσεων ηλικίας-μεγέθους (Scott et al. 1997, Trippel et al. 1997, Jennings et al. 2001, Stergiou 2002 κι αναφορές). Δραματικές όμως αλλαγές στη δημογραφία ενός πληθυσμού μπορεί να προκληθούν και μέσα από φαινόμενα μαζικής θνησιμότητας, όπως αυτό που αναφέρεται για τη σαρδέλα *S. sagax* της Αυστραλίας κατά τα έτη 1995 και 1998/99 (Ward et al. 2001α, β). Στα προηγούμενα κεφάλαια εξετάστηκαν κυρίως οι ποσοτικές συνέπειες της εξαντλητικής αφαίρεσης των μεγαλύτερων κατά μέγεθος γεννητόρων στην παραγωγή αβγών της σαρδέλας. Η αλλοίωση όμως της δημογραφικής σύνθεσης ενός αποθέματος, επηρεάζει όχι μόνον την παραγωγή αλλά και τη βιωσιμότητα των εμβρύων.

Η ετήσια συνεισφορά των γεννητόρων της σαρδέλας σε αναπαραγωγικό προϊόν είναι συνάρτηση του μεγέθους τους, καθώς τα μεγαλύτερα άτομα έχουν υψηλότερη συχνότητα ωοτοκίας και μεγαλύτερη αναπαραγωγική περίοδο. Με το να έχουν λοιπόν συχνότερες και περισσότερες σε συνολικό αριθμό ωοτοκίες, κατανεμημένες σε ένα μεγαλύτερο χρονικό εύρος αυξάνουν και το εύρος των περιβαλλοντικών συνθηκών που θα αντιμετωπίσουν τα αβγά και οι ιχθυονύμφες. Εξασφαλίζουν συνεπώς με τον τρόπο αυτό σε μεγαλύτερο βαθμό, σε σχέση με τα μικρότερα άτομα του πληθυσμού, τα οφέλη της πολλαπλής ωοτοκίας για το ιχθυοπλαγκτόν (McEnoy & McEnoy 1992). Πέραν όμως της επίδρασής του στη βιωσιμότητα του ετήσιου αναπαραγωγικού του προϊόντος, το μέγεθος της μητέρας στους πληθυσμούς της σαρδέλας σχετίζεται και με τη στιγμιαία θνησιμότητα των εμβρύων (§5.4). Η συσχέτιση βέβαια αυτή θα μπορούσε να οφείλεται και στο ότι μεγαλύτερα σε μέγεθος θηλυκά απαντούν σε παραγωγικότερα ενδιαιτήματα στα οποία αυξάνεται η πιθανότητα επιβίωσης των εμβρύων.

6.2. Μέγεθος αβγού

Τι προκαλούν οι αλλαγές του μεγέθους του αβγού: Το μέγεθος του αβγού, αν και χαρακτηριστικό του είδους στους τελεόστεους, παρουσιάζει σημαντικές διακυμάνσεις και μέσα στο ίδιο είδος (Chambers & Legget 1996), προκαλώντας αντίστοιχες διακυμάνσεις σε παραμέτρους που επηρεάζουν τη στρατολόγηση όπως το μέγεθος κατά την εκκόλαψη και τη θνησιμότητα των ιχθυονυμφών (Wootton 1994, Chambers & Legget 1996, Solemdal 1997) αλλά και τη θνησιμότητα των ίδιων των αβγών (McGurk 1986). Η τελευταία, δηλαδή η επιλεκτική κατά μέγεθος (size-selective) θνησιμότητα των αβγών, αν και πολύ σημαντική στην κατανόηση της οικολογίας των ειδών, σπάνια έχει εξεταστεί σε άγριους πληθυσμούς τελεόστεων (π.χ. Rijnsdorp & Vingerhoed 1994).

Στην παρούσα μελέτη, το μέγεθος του αβγού της σαρδέλας στα δείγματα ιχθυοπλαγκτού παρουσίαζε μία αρκετά σημαντική διακύμανση (Εικόνα 6.1). Ο έλεγχος του εάν μεγαλύτερα αβγά

Εικόνα 6.1. Κατανομή συχνότητας των ολικών διαμέτρων των αβγών της σαρδέλας στις θάλασσες της παράκτιας κ. Ελλάδας.

έχουν και μεγαλύτερες πιθανότητες επιβίωσης πραγματοποιήθηκε συγκρίνοντας το μέγεθος (διάμετρο) αβγών πρώιμων (στάδια I-VI) κι όψιμων (στάδια VII-XI) αναπτυξιακών σταδίων. Εξαιτίας της σημαντικής επίδρασης της υποπεριοχής στο μέγεθος του αβγού (ANOVA: $F=4.77$, $P<0.05$, Πίνακας 6.1) η ανάλυση πραγματοποιήθηκε με ανάλυση διασποράς δύο μεταβλητών, θέτοντας ως πρώτη μεταβλητή την υποπεριοχή κι ως δεύτερη το στάδιο ανάπτυξης. Η ανάλυση έδειξε ότι τα αβγά των όψιμων αναπτυξιακών σταδίων έχουν σημαντικά μεγαλύτερο μέγεθος ($F=12.98$, $P<0.01$, Εικόνα 6.2), γεγονός που σημαίνει ότι τα μεγαλύτερα αβγά της σαρδέλας παρουσιάζουν, τουλάχιστον στις θάλασσες της κ. Ελλάδας, πλεονέκτημα επιβίωσης σε σχέση με τα μικρότερα.

Από τι προκαλούνται οι αλλαγές στο μέγεθος του αβγού: Ένα σημαντικό ποσοστό της διακύμανσης του μεγέθους του αβγού μέσα σε ένα είδος ή ακόμη και πληθυσμό τελεόστεων αποδίδεται στα σωματικά χαρακτηριστικά της μητέρας (Kjesbu 1989, Trippel et al. 1997). Η μητρική επίδραση στο μέγεθος του αβγού έχει μελετηθεί κυρίως σε γαδοειοειδή (κυρίως στο μουρουνόγαδο *Gadus morhua*) και πλατύσαρκα (βλ. ανασκοπήσεις από McEnoy & McEnoy 1992 και Chambers & Legget 1996). Στα είδη αυτά, τα οποία να σημειωθεί ότι παρουσιάζουν καθορισμένη ετήσια γονιμότητα, έχει δειχθεί ότι η μητρική επίδραση συνίσταται α) στην ελάττωση του μεγέθους του αβγού με την πρόοδο της ωοτοκίας και β) στην αύξηση του με την αύξηση του μεγέθους του σώματος (Trippel et al. 1997). Στη Μεσογειακή σαρδέλα όμως, το μέγεθος του αβγού δε σχετίζεται με το μέγεθος της μητέρας (§3.3.1), ενώ ανάλογες είναι και οι παρατηρήσεις της Le Clus (1992) για τη σαρδέλα της Μπενγκουέλλα. Επίσης, επειδή η σαρδέλα έχει ακαθόριστη γονιμότητα και η στρατολόγηση των ωοκυττάρων γίνεται κατευθείαν από τα πρωτογενή ωοκύτταρα, το μέγεθος τους δεν προβλέπεται να επηρεάζεται από τη χρονική σειρά της ωοτοκίας.

Το μέγεθος του αβγού της σαρδέλας στις διάφορες υποπεριοχές της παρούσας μελέτης έδειξε να σχετίζεται με τη σωματική κατάσταση των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών και πιο συγκεκριμένα με τον ηπατοσωματικό τους δείκτη (Πίνακας 6.1, $F=16.15$, $P<0.01$). Οι δύο μεταβλητές

σχετίζονταν κατά έναν τέτοιο τρόπο ώστε αύξηση του ηπατοσωματικού δείκτη να αντιστοιχεί σε μείωση της διαμέτρου των αβγών.

Πίνακας 6.1. Μέση διάμετρος των αβγών και μέσος ηπατοσωματικός δείκτης (HSI) των αντίστοιχων πληθυσμών ενηλίκων της σαρδέλας σε υποπεριοχές της παράκτιας κ. Ελλάδας. Εντός παρενθέσεως δίνονται τα τυπικά σφάλματα.

Ταξίδι	Υποπεριοχή	Διάμετρος (mm)		HSI	
Sardine I	Στενά Ορέων	1.58	(0.015)	-	
	Β. Ευβοϊκός	1.56	(0.019)	1.20	(0.027)
	Ν. Ευβοϊκός	1.60	(0.015)	1.11	(0.030)
	Σαρωνικός	1.45	(0.014)	1.62	(0.021)
	Κορινθιακός	1.57	(0.012)	0.93	(0.197)
	Πατραϊκός	1.58	(0.016)	1.03	(0.043)
	Ανοιχτό Ιόνιο	1.48	(0.023)	1.29	(0.079)
Sardine II	Στενά Ορέων	1.57	(0.017)	1.39	(0.038)
	Β. Ευβοϊκός	1.53	(0.014)	1.31	(0.031)
	Ν. Ευβοϊκός	1.51	(0.028)	1.52	(0.078)
	Σαρωνικός	1.47	(0.019)	1.74	(0.033)
Sardine III	Κορινθιακός	1.52	(0.015)	-	
	Ανοιχτό Ιόνιο	1.50	(0.014)	1.42	(0.027)

Έχει ήδη αναφερθεί, αλλά και πρόκειται να αναφερθεί στο επόμενο κεφάλαιο, ότι ο ιστός του συκωτιού στη σαρδέλα διαδραματίζει έναν αξονικό ρόλο στη μεταφορά ενέργειας από το περιβάλλον στην αναπαραγωγή, καθώς σχετίζεται τόσο με την παραγωγικότητα όσο και με τη γονιμότητα. Πιο συγκεκριμένα, αύξηση της παραγωγικότητας συνδέεται με αύξηση του *HSI* και αύξηση της γονιμότητας. Η τελευταία προκαλεί συνήθως ελάττωση του μεγέθους του αβγού (Wootton 1994, Chambers & Leggett 1996), γεγονός που αναφέρεται και για διάφορα κλουπεοειδή όπως η Ιαπωνική σαρδέλα *S. melanostictus* (Morimoto 1998), η ρέγγα *Clupea harengus* (Tanasichuk & Ware 1987) κι ο γαύρος *E. japonicus* (Funamoto & Aoki 2002). Η αρνητική λοιπόν σχέση μεγέθους αβγού-*HSI*, που παρατηρήθηκε για τη σαρδέλα στην παρούσα μελέτη, ενδέχεται να οφείλεται στην αρνητική σχέση ανάμεσα στη γονιμότητα και το μέγεθος του αβγού. Κατά προέκταση, η αρνητική σχέση παραγωγικότητας και μεγέθους αβγού που αναφέρεται για τη *S. pilchardus* του Σαρωνικού κόλπου από τους Daoulas & Economidou (1986), ενδέχεται να μην οφείλεται όπως υποθέτουν οι συγγραφείς στις επιδράσεις της πρώτης στο ρυθμό ανάπτυξης και το μεσοδιάστημα ωοτοκίας των θηλυκών, αλλά στην επίδραση της παραγωγικότητας στη γονιμότητά τους.

Εικόνα 6.2. Μέση διάμετρος και 95% διαστήματα εμπιστοσύνης πρώιμων (στάδια I έως VI) κι όψιμων σταδίων (στάδια VII-XI) αβγών σαρδέλας στις θάλασσες της παράκτιας κ. Ελλάδας.

6.3. Ώρα ωοτοκίας και κατακράτηση αρσενικών στις συναθροίσεις των αβγών

Στο προηγούμενο κεφάλαιο είδαμε πως εξαιτίας της συναθροιστικής συμπεριφοράς των γεννητόρων της σαρδέλας, η κατανομή των πρώιμων εμβρυϊκών της σταδίων είναι επίσης πολύ συναθροιστική. Με τον τρόπο αυτό, η ωοτοκία δημιουργεί συναθροίσεις τροφής (αβγά), οι οποίες είναι ιδιαίτερα ελκυστικές τόσο στους ίδιους τους γεννήτορες [κανιβαλισμός, ο οποίος είναι ιδιαίτερα έντονος στα κλουπεοειδή (Valdes-Szeinfeld 1991)] όσο και σε άλλα είδη θηρευτών. Η προσαρμογή λοιπόν για ωοτοκία κατά τις βραδινές ώρες, τις ώρες δηλαδή που μειώνεται η οπτική αντίληψη της τροφής από τη σαρδέλα (Vucetic 1955), μπορεί να αποτελεί εξελικτικά ένα μηχανισμό μετριασμού της θνησιμότητας των πρώιμων εμβρυϊκών σταδίων.

Από την άλλη πλευρά, η έλλειψη οπτικών ερεθισμάτων κατά τις νυχτερινές ώρες μπορεί να επηρεάσει την αλληλεπίδραση των δύο φύλων και κατά προέκταση τη συμπεριφορά του ζευγαρώματος. Παρόλα αυτά, τα δύο φύλα φαίνεται να αντιμετωπίζουν τη δυσκολία αυτή με το να συγχρονίζουν την τελική ωρίμανση των ωοκυττάρων από τα θηλυκά με την παραγωγή σπέρματος από τα αρσενικά και να ελέγχουν την επιτυχία της γονιμοποίησης μέσω χημικών ερεθισμάτων (φερομόνες, π.χ. Dulka et al. 1987). Το γεγονός αυτό επιβεβαιώθηκε για τη σαρδέλα *S. melanostictus* τόσο στο πεδίο όσο και στο εργαστήριο μέσα από τις οπτικές παρατηρήσεις των Shiraishi et al. (1996), οι οποίοι διαπίστωσαν ότι τα θηλυκά κατά την ώρα της ωοτοκίας έλκουν τα αρσενικά που πρόκειται να «τα» γονιμοποιήσουν. Η αναπαραγωγική αυτή συμπεριφορά γίνεται αντιληπτή από το γεγονός ότι σε δείγματα που αντιστοιχούν στην ώρα του ζευγαρώματος απαντούν υψηλά ποσοστά Day-0 θηλυκών κι αρσενικών.

Εικόνα 6.3. Μεταβολή κλάσματος και ιστολογικών σταδίων (ενυδατωμένα, ωοτοκούντα και POF-0) των Day-0 γεννητόρων της σαρδέλας με την ώρα δειγματοληψίας (προσαρμογή από Ganiats et al. 2003β).

Στην παρούσα μελέτη, υπερεκτιμήσεις Day-0 γεννητόρων δεν παρατηρούνταν μόνο πριν ή κατά τη διάρκεια της ωοτοκίας αλλά έως και λίγες ώρες μετά την ωοτοκία (Εικόνα 6.3). Στην τελευταία περίπτωση, τα θηλυκά αν και είχαν ήδη ολοκληρώσει το αναπαραγωγικό τους γεγονός, εξακολουθούσαν να συνοδεύονται στα δείγματα από υψηλά ποσοστά αρσενικών (Ganiats et al. *in press*, Εικόνα 6.4). Το γεγονός αυτό δείχνει ότι η αλληλεπίδραση των δύο φύλων μπορεί να επεκτείνεται και μετά από την ωοτοκία. Οι Murayama et al. (1994) παρατήρησαν ότι θηλυκά που είχαν πρώιμα POF στις ωοθήκες τους, εξακολουθούσαν να περιέχουν υψηλά επίπεδα της ουσίας 17α, 20β-diOH-P. Το στεροειδές αυτό φέρεται να λειτουργεί ως φερομόνη για πολλά είδη ψαριών (Dulka et al. 1987, Rocha & Reis-Henriques 1998). Αυτή η παρατεταμένη έκκριση στεροειδών ενδέχεται να δρα στα αρσενικά προκειμένου να τα προσελκύει και να τα κρατάει στις συναθροίσεις των αβγών για το μεγαλύτερο δυνατό χρονικό διάστημα. Με τον τρόπο αυτό αυξάνεται η

πιθανότητα επαφής των αβγών με σπερματοζωάρια, πριν τα αβγά ξεκινήσουν να διαχέονται. Άλλωστε, όποιος κι αν είναι ο μηχανισμός που αυξάνει την πιθανότητα της γονιμοποίησης, η επιτυχία αυτής επιβεβαιώθηκε από το πολύ χαμηλό ποσοστό αγονιμοποιητών αβγών σαρδέλας στα δείγματα πλαγκτού.

Εικόνα 6.4. Μεταβολή της αναλογίας φύλου (κλάσμα θηλυκών) των δειγμάτων με το κλάσμα των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών που είχαν ήδη ωοτοκήσει λίγο πριν τη σύλληψή τους (με POF-0 στις ωοθήκες)

6.4. Συμπεράσματα

Στους πληθυσμούς της σαρδέλας, οι αλλαγές στο μέγεθος (δημογραφία) και τη σωματική κατάσταση των γεννητόρων επηρεάζουν όχι μόνον την παραγωγή αλλά και τη βιωσιμότητα των εμβρύων. Αλλαγές στη δημογραφική σύνθεση προβλέπεται να περιορίζουν τη μητρική επίδραση, κυρίως μέσω της συρρίκνωσης της αναπαραγωγικής περιόδου και του περιορισμού της πλήρους εφαρμογής της στρατηγικής της πολλαπλής ωοτοκίας. Οι αλλαγές στη σωματική κατάσταση και πιο ειδικά στον ηπατοσωματικό δείκτη (*HSI*), οι οποίες σχετίζονται συνήθως με διακυμάνσεις των πεδίων διατροφής (π.χ. Yaragina & Marshall 2000), αντανακλούν στη βιωσιμότητα των εμβρύων κατά τέτοιον τρόπο ώστε ελάττωση του δείκτη να αντιστοιχεί σε αύξηση του μεγέθους και κατ' επέκταση της βιωσιμότητας του αβγού. Κατά συνέπεια, σε συνθήκες χαμηλής παραγωγικότητας και πτώσης του *HSI* (π.χ. Χειμώνας), οι πληθυσμοί της σαρδέλας αυξάνουν την πιθανότητα επιβίωσης των απογόνων τους αυξάνοντας το μέγεθος του αβγού.

Η βιωσιμότητα των παραγόμενων αβγών αυξάνεται και με ηθολογικές προσαρμογές των γεννητόρων, όπως η νυχτερινή ωοτοκία και η αύξηση της πιθανότητας γονιμοποίησής τους με την κατακράτηση των αρσενικών στις συναθροίσεις ωοτοκίας.

Παραγωγή αβγών & ενέργεια

Τα ψάρια αποθηκεύουν ενέργεια κατά κύριο λόγο στους μυς, τα σπλάχνα και το ήπαρ (Nikolsky 1963, Busacker et al. 1990, Οικονομίδης 1997). Επιπλέον, το ήπαρ διαδραματίζει σημαντικό ρόλο στη διαδικασία της αναπαραγωγής, καθώς, στα περισσότερα είδη ψαριών που έχουν εξεταστεί, ο κυρίαρχος αν όχι μοναδικός πρόδρομος των πρωτεϊνών της λεκίθου είναι η ηπατικής προέλευσης πρωτεΐνη βιτελλογενίνη (vitellogenin ή VTG) (Wallace & Selman 1981, Tyler & Sumpter 1996). Γίνεται λοιπόν σαφές, ότι η διατροφική κατάσταση του ατόμου, η μάζα του ήπατος και η σωματική ευρωστία συνδέονται τόσο μεταξύ τους, όσο και με την απόδοση ενέργειας στην αναπαραγωγή. Επειδή εποχιακές μεταβολές στο σώμα των τελεόστεων συμβαίνουν όχι μόνον στις γονάδες, αλλά και σε ιστούς που σχετίζονται με τη μεταφορά και την αποθήκευση ενέργειας (π.χ. ήπαρ, το περισπλαχνικό λίπος), η μελέτη της ενεργειακής σχέσης αποθηκευτικών-αναπαραγωγικών ιστών μπορεί να γίνει εξετάζοντας την εποχιακή τους συνεξέλιξη (π.χ. Henderson et al. 1996, Lambert & Dutil 1997, Rochet 2000).

Η εποχιακή εξέλιξη της αναπαραγωγικής κατάστασης των πληθυσμών σαρδέλας της παράκτιας κ. Ελλάδας περιγράφεται στην §4.2 και όπως και στους υπόλοιπους πληθυσμούς των γενών *Sardina* και *Sardinops* φαίνεται ότι βρίσκεται υπό τον έλεγχο της θερμοκρασίας (Matsuyama 1991, βλ. επίσης σύνοψη θερμοκρασιών ωοτοκίας για διάφορους πληθυσμούς σαρδέλας από Laevastu & Hayes 1981). Από την άλλη πλευρά, η εποχικότητα στη μάζα του ήπατος και την απόθεση λίπους φαίνεται να συνδέονται με τους κύκλους παραγωγικότητας των Ελληνικών θαλασσών (Theodorou 1996, Stergiou et al. 1997, Christou 1998), καθώς οι τιμές τους αυξάνονται κατά τους μήνες που αυξάνεται η διαθεσιμότητα της τροφής (Άνοιξη-Καλοκαίρι, Εικόνα 7.1). Το εποχικό πρότυπο της ευρωστίας (K_p) της Μεσογειακής σαρδέλας (Εικόνα 7.1), με αυξημένες τιμές κατά τους θερινούς μήνες και μείωση το Χειμώνα, φαίνεται να συμφωνεί με τις περισσότερες περιγραφές που υπάρχουν για πληθυσμούς σαρδέλας (γένος *Sardina*: Hickling 1945, Bandarra et al. 1997, Zwolinski et al. 2001, γένος *Sardinops*: Shirai et al. 2002) αλλά κι άλλων κλουπεοειδών (π.χ. *Clupea harengus*: Henderson & Almatar 1989, *Sardinella aurita*: Fréon et al. 1997). Οι εποχιακές μεταβολές του ήπατος από την άλλη, σπάνια έχουν εξεταστεί σε πληθυσμούς κλουπεοειδών. Οι Milton et al. (1994) πάντως αναφέρουν για τον πληθυσμό της «σαρδέλας» *Amblygaster sirm* του τροπικού κ. Ειρηνικού, παρόμοιο εποχιακό πρότυπο για το συκώτι με αυτό της Μεσογειακής σαρδέλας.

Το βασικό ερώτημα που προκύπτει σχετικά με τη στρατηγική απόδοσης ενέργειας στην παραγωγή αβγών είναι το εξής: η σαρδέλα επενδύει άμεσα ενέργεια από τη θρέψη στην παραγωγή γαμετών ή η ενέργεια αποθηκεύεται πρώτα στο σώμα της κι αποδίδεται αργότερα στην αναπαραγωγή; Για να απαντηθεί το ερώτημα αυτό πρέπει: α) να εξεταστεί το εποχιακό πρότυπο μεταφοράς ενέργειας από

το περιβάλλον στους ιστούς που σχετίζονται με τη αποθήκευση κι απόδοση της ενέργειας (λίπος, συκώτι) και β) να εξεταστεί το πώς η ενέργεια αυτή αποδίδεται εν συνεχεία στην αναπαραγωγή.

7.1. Κατανομή της ενέργειας από τη θρέψη στο συκώτι και τους μυς

Οι εποχιακές μεταβολές της ευρωστίας (K_n) και του ηπατοσωματικού δείκτη (HSI) δε βρίσκονται σε φάση αλλά διαφέρουν κατά έναν τέτοιο τρόπο ώστε η αύξηση της πρώτης να ακολουθεί εκείνη του HSI με μία υστέρηση 2 περίπου μηνών (Εικόνα 7.1). Το γεγονός αυτό ενδέχεται να οφείλεται είτε στο ότι οι δύο αυτές παράμετροι εξελίσσονται ανεξάρτητα, είτε στο ότι πραγματοποιείται μεταφορά ενέργειας από τον έναν ιστό στον άλλο (ήπαρ → σωματικό λίπος). Στη δεύτερη περίπτωση θα μπορούσαμε να υποθέσουμε ότι η ενέργεια από την κατανάλωση τροφής πηγαίνει σε μια πρώτη φάση στο συκώτι αυξάνοντας τη μάζα του κι εν συνεχεία μεταφέρεται στο σώμα όπου κι αποθηκεύεται ως λίπος.

Εικόνα 7.1. Εποχιακή εξέλιξη του σχετικού δείκτη ευρωστίας (K_n) και του ηπατοσωματικού δείκτη (HSI) του πληθυσμού σαρδέλας της παράκτιας κ. Ελλάδας.

Στην περίπτωση που ήπαρ & σωματικό λίπος αναπτύσσονται ανεξάρτητα, θα μπορούσαμε να υποθέσουμε ότι οι περιβαλλοντικές πηγές τροφοδοσίας των δύο ιστών με ενέργεια είναι διαφορετικές και παρουσιάζουν μία χρονική διαφορά στη διαθεσιμότητά τους. Είναι π.χ. γνωστό ότι η σαρδέλα διαθέτει δύο ανεξάρτητους μηχανισμούς θρέψης (Culley 1970, van der Lingen 1994, Beckley & van der Lingen 1999): την παθητική θρέψη με φιλτράρισμα (filter feeding) την οποία εφαρμόζει κυρίως για την πρόσληψη μικροσκοπικών μεριδίων τροφής (π.χ. διάτομα) και την ενεργητική τροφοληψία (particulate feeding). Σε ότι αφορά το δεύτερο τύπο θρέψης η σαρδέλα είναι ιδιαίτερα επιλεκτική (selective feeder) (Hickling 1945), ενώ όταν πρόκειται να επιλέξει μεταξύ φυτοπλαγκτού (φιλτράρισμα) και ζωοπλαγκτού (κυρίως ενεργητική πρόσληψη) επιλέγει το δεύτερο (Hickling 1945). Σύμφωνα λοιπόν με το σταθερό πρότυπο εποχιακής διαδοχής πρωτογενούς – δευτερογενούς παραγωγής των υποτροπικών κι εύκρατων θαλάσσιων οικοσυστημάτων (Martin 1965, Mann 1993, Christou 1998, Smayda 1998) η θρέψη της σαρδέλας προβλέπεται να εξελίσσεται από φιλτράρισμα διατόμων (τέλη χειμώνα – μέσα άνοιξης) σε ενεργητική πρόσληψη ζωοπλαγκτού (τέλη άνοιξης – καλοκαίρι). Πράγματι, ο Hickling (1945) αναφέρει εποχιακή μεταβολή στη διαίτα της σαρδέλας της Κορνουάλλης, η οποία αρχικά (Φεβ. - Μαρ.) συνίσταται κυρίως από διάτομα ενώ στη συνέχεια (Μαί. - Ιουλ.) κυριαρχούν τα κωπήποδα (Εικόνα 7.2). «Αδρότερες» μακροσκοπικές παρατηρήσεις στομαχιών στην παρούσα μελέτη έδειξαν

επίσης ένα παρόμοιο πρότυπο: λεπτότερα στομάχια με πράσινο περιεχόμενο (φυτοπλαγκτόν) σε δείγματα του Φεβρουαρίου – Απριλίου και στομάχια γεμάτα από ζωοπλαγκτόν σε δείγματα τελών άνοιξης και καλοκαιριού. Οι Shirai et al. (2002) αναφέρουν για την Ιαπωνική σαρδέλα, ότι η σύσταση του λίπους των ατόμων κατά τον Ιούλιο μοιάζει με εκείνη του πλαγκτού, το οποίο αποτελείται κυρίως από κωπήποδα. Ανάλογη ανάλυση το Φεβρουάριο δεν έδειξε ομοιότητες μεταξύ σωματικού λίπους – πλαγκτού. Μήπως λοιπόν η ενέργεια από το πλούσιο θρεπτικά ζωοπλαγκτόν (van der Lingen 1998) αποθηκεύεται ως λίπος στα σπλάχνα και τους μυς ενώ η ενέργεια των διατόμων πηγαίνει στο συκώτι; Παρατηρώντας την εποχιακή εξέλιξη του ηπατοσωματικού δείκτη και του δείκτη ευρωστίας φαίνεται ο πρώτος να συμβαδίζει με την εποχικότητα της πρωτογενούς ενώ ο δεύτερος με εκείνη της δευτερογενούς παραγωγικότητας.

Εικόνα 7.2. Εποχιακή μεταβολή της σύστασης του στομαχικού περιεχομένου της *Sardina pilchardus* (προσαρμογή από Hickling 1945).

7.2. Απόδοση της ενέργειας στην παραγωγή αβγών

Σε προηγούμενα κεφάλαια διαφάνηκε ο σημαντικός ρόλος του συκωτιού στην αναπαραγωγή της σαρδέλας, είτε επιδρώντας στη γονιμότητα και το μέγεθος του αβγού, είτε έχοντας υψηλότερες τιμές στα αναπαραγωγικά ενεργά θηλυκά. Συνεπώς η ενέργεια της διατροφής μπορεί μέσω του συκωτιού να επηρεάσει άμεσα την αναπαραγωγή της σαρδέλας. Ενισχύεται λοιπόν η υπόθεση της Παραγράφου 4.5 ότι μεταβολές της γονιμότητας συνδέονται με αντίστοιχες διακυμάνσεις της παραγωγικότητας. Επιπλέον, είδαμε ότι τα μικρότερα άτομα του πληθυσμού (<13cm) παρουσιάζουν μέγιστη αναπαραγωγική δραστηριότητα κατά τους μήνες έκρηξης παραγωγικότητας, γεγονός που ενδεχομένως σημαίνει ότι αποδίδουν την ενέργεια της θρέψης άμεσα στην αναπαραγωγή. Τα αποτελέσματα αυτά συνιστούν ενδείξεις ότι οι γεννήτορες της σαρδέλας ακολουθούν τη στρατηγική του εισοδηματία (income breeder) ρυθμίζοντας την ένταση της αναπαραγωγής με τη διατροφική τους κατάσταση.

Παρατηρώντας την εποχιακή μεταβολή της σωματικής ευρωστίας, διαπιστώνεται ότι είναι αντίστροφη εκείνης της αναπαραγωγικής κατάστασης του πληθυσμού. Το γεγονός αυτό επιβεβαιώνεται κι από την σημαντική αρνητική συσχέτιση της μέσης μηνιαίας ευρωστίας με το αντίστοιχο ποσοστό αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών ($F=88.15$, $p<0.01$, Εικόνα 7.3). Παρόμοια πρότυπα μεταβολής των δύο δεικτών έκαναν τους Fréon et al. (1997) να υποθέσουν για τη φρύσσα (*Sardinella aurita*) των ακτών της Βενεζουέλας, ότι η ενέργεια που αποθηκεύεται ως λίπος κατά την περίοδο της ανάβλυσσης (upwelling period) αποδίδεται στην παραγωγή γαμετών το χειμώνα μετά τη λήξη της περιόδου. Επίσης, η ελάττωση των επιπέδων του σπλαχνικού λίπους παράλληλα

με την αύξηση του μεγέθους και του ενεργειακού περιεχομένου της ωοθήκης, έκαναν τους Henderson et al. (1996) να προτείνουν για τον πληθυσμό του είδους *Stizostedion vitreum* της λίμνης Erie (Οχάιο) ότι ακολουθεί τη στρατηγική του κεφαλαιοκράτη (capital breeder). Εφόσον λοιπόν η παραγωγή αβγών του πληθυσμού σαρδέλας της κ. Ελλάδας, στηρίζεται ενεργειακά από αποθηκευμένα αποθέματα λίπους [πρότυπο το οποίο έχει παρατηρηθεί και σε άλλους πληθυσμούς σαρδέλας (π.χ. *S. p. pilchardus*: Zwolinski et al. 2001)], τότε κι αυτός εφαρμόζει τη στρατηγική του κεφαλαιοκράτη.

Εικόνα 7.3. Σχέση μηνιαίου ποσοστού των αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών με τις αντίστοιχες μέσες τιμές σχετικού δείκτη ευρωστίας (K_h) του πληθυσμού σαρδέλας της κ. Ελλάδας για την περίοδο Σεπ. '99 – Μαϊ. '01.

7.3. Συμπεράσματα

Η Μεσογειακή σαρδέλα δεν εφαρμόζει κατ' αποκλειστικότητα μία από τις δύο αναπαραγωγικές στρατηγικές (του εισοδηματία ή του κεφαλαιοκράτη), καθώς η παραγωγή αβγών στηρίζεται ενεργειακά τόσο άμεσα από τη θρέψη όσο κι από τα ενεργειακά αποθέματα λίπους της προηγούμενης τροφικής περιόδου. Έτσι μπορούμε να υποθέσουμε ότι η ενέργεια που λαμβάνεται από την παθητική τροφοληψία των διατόμων κατά την έκρηξη της πρωτογενούς παραγωγής αποδίδεται άμεσα στην αναπαραγωγή, ενώ η πλουσιότερη σε θρεπτική αξία ενέργεια που προέρχεται από την έκρηξη της δευτερογενούς παραγωγικότητας αποθηκεύεται στο σώμα ως λίπος κι αποδίδεται στην έναρξη και τη στήριξη της επόμενης αναπαραγωγικής περιόδου. Μια τέτοια υπόθεση θα είχε νόημα και για έναν επιπλέον λόγο. Οι ωοθήκες στη σαρδέλα, ιδιαίτερα κατά τη φάση της τελικής ωρίμανσης κι ενυδάτωσης καταλαμβάνουν πολύ χώρο στη σπλαχνική κοιλότητα (Machias and Tsimenides 1995, 1996). Συνεπώς, αναπαραγωγή κατά τους μήνες χαμηλής απόθεσης περισπλαχνικού λίπους και διατροφής με μερίδια μικρού όγκου (φυτοπλαγκτόν) εξασφαλίζει περισσότερο χώρο στους «κύκλους» μάζας-όγκου της ωοθήκης.

Η περίπτωση του γαύρου. Στο γαύρο, σε αντίθεση με τη σαρδέλα η θρέψη με φιλτράρισμα είναι περισσότερο ενεργοβόρα από την επιλεκτική τροφοληψία (van der Lingen 1995). Έτσι, ενώ η σαρδέλα τρέφεται με ένα μεγάλο εύρος τύπων και μεγεθών τροφής οι οποίοι βρίσκονται κυρίως στη βάση της τροφικής αλυσίδας (broad-spectrum planktivore: Beckley & van der Lingen 1999), ο γαύρος τρέφεται κυρίως με ενεργητική λήψη μεσοζωοπλαγκτού και συνεπώς θεωρητικά διαθέτει εποχιακά λιγότερες ευκαιρίες διατροφής από τη σαρδέλα. Για το λόγο ίσως αυτό, η ευρωστία στο γαύρο είναι τόσο πολύ εξαρτημένη είτε από εποχιακές (Giraldez and Abad 1994), είτε από διετήσιες (Σωμαράκης 1999), είτε από χωρικές (Funamoto & Aoki 2002) διακυμάνσεις της παραγωγικότητας, ενώ το εποχιακό πρότυπο αυτής δεν είναι τόσο σταθερό όσο στους πληθυσμούς

της σαρδέλας (π.χ. Millan 1999). Η οπορτουνιστική αυτή διατροφική συμπεριφορά του γαύρου (τρέφεται όσο μπορεί όταν μπορεί) φαίνεται να επηρεάζει και την αναπαραγωγική του δραστηριότητα, την οποία δεν μπορεί να στηρίξει κατά τη «φτωχή» χειμερινή περίοδο και την οποία έχει συγχρονίσει με τη μέγιστη διατροφική του δραστηριότητα (τέλη άνοιξης - καλοκαίρι). Στο γεγονός αυτό ενδέχεται επίσης να συμβάλλει και το ιδιαίτερο (ελλειψοειδές) σχήμα των αβγών του, το οποίο ευνοεί υψηλές τιμές γονιμότητας σε εποχές απόθεσης λίπους στην σπλαχνική κοιλότητα. Έτσι, σε αντίθεση με τη σαρδέλα, η ευρωστία στο γάυρο σχετίζεται θετικά με την ένταση της αναπαραγωγής (Millan 1999, Σωμαράκης 1999). Για τους λόγους αυτούς, ο Σωμαράκης (1999) και οι Somarakis et al. (2000) είχαν προτείνει για το γάυρο του Β. Αιγαίου ότι ακολουθεί τη στρατηγική του εισοδηματία.

Το περιβάλλον ωτοκίας της σαρδέλας

Η Μεσογειακή σαρδέλα, είναι ένα από τα ελάχιστα (ίσως το μοναδικό) ανά τον κόσμο αποθέματα σαρδέλας το οποίο δεν επωφελείται από κάποιο πλούσιο σε προσφορά ενέργειας σύστημα ανάβλυσης (βλ. σύνοψη ενδιαιτημάτων πληθυσμών σαρδέλας από Parrish et al. 1989), όπως είναι τα συστήματα ανάβλυσης των ανατολικών ακτών των Ωκεανών (*eastern boundary currents*). Το γεγονός αυτό, σε συνδυασμό με την προσαρμογή για ωτοκία κατά τη «φτωχότερη» ενεργειακά χειμερινή περίοδο, οδήγησαν εξελικτικά σε μία σειρά από προσαρμογές (γεννήτορες: βλ. στρατηγική απόδοσης ενέργειας σε αναπαραγωγή στο προηγούμενο κεφάλαιο, πλαγκτόν: μεγάλο σχετικά μέγεθος αβγού) οι οποίες διασφαλίζουν την ποιότητα της στρατολόγησης στις αντίξοες αυτές συνθήκες.

Στο κεφάλαιο αυτό συνοψίζονται οι ωκεανογραφικές συνθήκες τόσο από το αβιοτικό (θερμοκρασία, αλατότητα) όσο κι από το βιοτικό (χλωροφύλλη-α, ZDV) περιβάλλον ωτοκίας της σαρδέλας στην παράκτια κ. Ελλάδα, έτσι ώστε να διαφανεί εάν οι ιδιαίτερες συνθήκες που επικρατούν κατά την αναπαραγωγή του πληθυσμού συνδυάζονται και με κάποιες ιδιαιτερότητες της αναπαραγωγικής του βιολογίας.

8.1. Αβιοτικό περιβάλλον

Η επιφανειακή (5m) θερμοκρασία κατά το πρώτο ταξίδι (Sardine I, Δεκέμβριος 1999), κυμαίνονταν μεταξύ 14.5 και 20 °C (Πίνακας 8.1, Εικόνα 8.1α). Κατά το ταξίδι αυτό παρατηρήθηκε σημαντική διακύμανση μεταξύ του ανατολικού (Παγασητικός, στενά Ορέων, Νότιος και Βόρειος Ευβοϊκός κόλπος, Σαρωνικός) και της δυτικής (Ιόνιο, Πατραϊκός και Κορινθιακός κόλπος) περιοχής τόσο ως προς τη θερμοκρασία όσο κι ως προς την αλατότητα. Στην ανατολική περιοχή η θερμοκρασία κυμαίνονταν μεταξύ 14.5 και 20 °C με τις ψυχρότερες τιμές στον Παγασητικό, τα στενά των Ορέων και το Β. Ευβοϊκό, ενώ παρατηρήθηκε μία σταδιακή αύξηση των τιμών κινούμενοι από Βορά προς νοτιότερες περιοχές (Παγασητικό→Σαρωνικό). Στη δυτική περιοχή η θερμοκρασία κυμαίνονταν μεταξύ 16.5 και 19.5 °C, με τις χαμηλότερες τιμές στον Κορινθιακό κόλπο και τις υψηλότερες στο νότιο Ιόνιο. Αξιοσημείωτες επίσης ήταν και οι διαφορές που παρατηρήθηκαν στις τιμές επιφανειακής (5m) αλατότητας μεταξύ των δύο περιοχών (Εικόνα 8.2α). Στη δυτική περιοχή η αλατότητα κυμαίνονταν από 37.7 psu (Πατραϊκός κόλπος) έως 38.9 psu (Ιόνιο). Στην ανατολική περιοχή, οι διαφορές μεταξύ των υποπεριοχών ήταν πολύ πιο έντονες. Η αλατότητα κυμαίνονταν από 36.2 psu έως 38.7 psu, με τις μικρότερες τιμές να παρατηρούνται στον Παγασητικό και το Β. Ευβοϊκό. Στο Ν. Ευβοϊκό και το Β. Α. τμήμα του Σαρωνικού η αλατότητα παρουσίαζε ενδιάμεσες τιμές. Οι υδάτινες μάζες με τις χαμηλές τιμές αλατότητας προέρχονται πιθανότητα από τη Μαύρη Θάλασσα και είναι επίσης υπεύθυνες για τις χαμηλότερες τιμές θερμοκρασίας στον Παγασητικό και το βόρειο κυρίως Ευβοϊκό.

Πίνακας 8.1. Μέση θερμοκρασία (T) και μέση αλατότητα (S) στα 5 και 40m βάθος ανά έτος και υποπεριοχή (σε παρένθεση η ελάχιστη και μέγιστη τιμή). t_T και t_S , τα στατιστικά από τη σύγκριση (t-test) της θερμοκρασίας και της αλατότητας αντίστοιχα στα 5 και τα 40m. Σε παρένθεση η σημαντικότητα.

Έτος	Υποπεριοχή	T (°C)		t_T	S (%)		t_S
		5m	40m		5m	40m	
1999	Παγασητικός	16.00 (15.79-16.12)	15.78 (15.49-16.10)	1.21 (0.27)	36.26 (36.22-36.29)	38.13 (38.10-38.17)	85.00 (0.00)
	Στενά Ορέων	15.77 (15.60-15.95)	16.59 (15.82-17.23)	2.31 (0.04)	36.46 (36.29-36.61)	38.16 (37.98-38.48)	12.20 (0.00)
	B. Ευβοϊκός	15.94 (14.39-16.54)	16.34 (15.97-16.55)	1.35 (0.20)	36.65 (35.67-37.02)	36.90 (36.76-37.02)	1.30 (0.21)
	N. Ευβοϊκός	17.81 (17.15-18.88)	18.01 (17.27-19.18)	0.94 (0.35)	37.67 (37.03-38.41)	37.80 (37.06-38.52)	0.76 (0.45)
	Σαρωνικός	19.17 (17.32-19.80)	19.24 (18.06-19.81)	0.56 (0.57)	38.46 (37.41-38.71)	38.55 (37.91-38.71)	0.74 (0.46)
	Κορινθιακός	17.04 (16.44-17.33)	16.97 (16.44-17.25)	0.69 (0.49)	38.59 (38.21-38.69)	38.61 (38.37-38.69)	0.36 (0.72)
	Πατραϊκός	17.06 (16.34-17.90)	17.00 (16.39-17.20)	0.24 (0.81)	38.14 (37.72-38.37)	38.43 (38.37-38.50)	3.03 (0.01)
	Ανοιχτό Ιόνιο	19.01 (18.31-19.30)	19.03 (18.45-19.46)	0.40 (0.69)	38.57 (38.07-38.66)	38.61 (38.54-38.67)	1.87 (0.06)
	2000 Παγασητικός	16.73 (16.57-16.83)	16.88 (16.15-17.51)	0.87 (0.40)	36.90 (36.86-37.01)	38.01 (37.75-38.19)	16.32 (0.00)
	Στενά Ορέων	16.45 (16.32-16.58)	16.38 (16.29-16.47)	1.01 (0.35)	36.96 (36.84-37.05)	37.11 (37.06-37.19)	2.47 (0.04)
2000	B. Ευβοϊκός	16.99 (15.40-17.42)	17.12 (16.45-17.42)	0.69 (0.49)	37.27 (36.75-37.43)	37.31 (37.15-37.43)	0.51 (0.62)
	N. Ευβοϊκός	17.60 (17.08-18.40)	17.85 (17.32-18.81)	2.38 (0.02)	37.82 (37.34-38.14)	38.00 (37.62-38.87)	2.06 (0.046)
	Σαρωνικός	19.15 (17.97-19.82)	19.18 (18.19-19.86)	0.17 (0.86)	38.40 (37.90-38.65)	38.42 (37.99-38.65)	0.42 (0.67)
	2001 Κορινθιακός	14.81 (14.39-15.08)	14.76 (14.46-14.92)	0.84 (0.41)	38.62 (38.26-38.81)	38.74 (38.58-38.81)	2.22 (0.03)
	Πατραϊκός	15.13 (13.94-15.90)	14.76 (14.58-14.95)	1.73 (0.09)	38.11 (37.17-38.34)	38.55 (38.48-38.59)	3.82 (0.00)
	Ιόνιο	16.17 (15.35-16.52)	16.25 (15.80-16.63)	1.59 (0.11)	38.40 (37.90-38.52)	38.46 (38.31-38.52)	2.43 (0.02)

Εικόνα 8.1. Οριζόντια κατανομή της επιφανειακής θερμοκρασίας (5m) (°C). α) 1999, β) 2001, γ) 2000

Με την εξαίρεση των στενών των Ορέων, το Δεκέμβριο του 1999 δεν παρατηρήθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στην επιφανειακή θερμοκρασία και τη θερμοκρασία στα 40m (Πίνακας 8.1). Οι διαφορές που παρατηρήθηκαν στην περίπτωση των στενών των Ορέων αποδίδονται κυρίως στην ύπαρξη των ανεστραμμένων θερμοκλινών (βλ. επόμενη παράγραφο). Αντίθετα, στην περίπτωση της αλατότητας, στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στα 5 και τα 40m παρατηρήθηκαν στην περίπτωση του Παγασητικού, των στενών των Ορέων και του Πατραϊκού. Σε όλες τις περιπτώσεις το επιφανειακό νερό είχε χαμηλότερη αλατότητα από το βαθύτερο.

Εικόνα 8.2. Οριζόντια κατανομή της επιφανειακής αλατότητας (5m) (‰). α) 1999, β) 2001, γ) 2000

Η κατακόρυφη κατανομή των υδρολογικών παραμέτρων το Δεκέμβριο του 1999 διέφερε επίσης αρκετά μεταξύ του ανατολικής και της δυτικής περιοχής (Εικόνα 8.3 και 8.4). Στη δυτική περιοχή, η κατακόρυφη κατανομή της θερμοκρασίας παρουσίαζε ένα ποιο σύνθετο πρότυπο. Έτσι στον Παγασητικό και τα στενά των Ορέων παρατηρήθηκαν ανεστραμμένα θερμοκλινή (ψυχρότερο νερό στην επιφάνεια) σε βάθη περίπου 20 με 60m. Ίχνη των εποχιακών θερμοκλινών μπορούν να

παρατηρηθούν κάτω από τα ανεστραμμένα θερμοκλινή. Το φαινόμενο της ύπαρξης ανεστραμμένων θερμοκλινών παρουσίαζε εξασθένιση κινούμενοι προς τις νοτιότερες περιοχές της μελέτης. Έτσι, στις υπόλοιπες περιοχές (Β. Ευβοϊκός, Ν. Ευβοϊκός και Σαρωνικός), η στήλη παρουσίαζε σταθερή στρωματοποίηση με την εμφάνιση τυπικού εποχικού θερμοκλινούς θερμοβαθμίδας 2-6⁰C (Εικόνα 8.3). Επίσης στο Σαρωνικό διακρίνονται καθαρά δύο διαφορετικές ομάδες σταθμών σε σχέση με το κατακόρυφο προφίλ της θερμοκρασίας. Μία ανατολικά του τόξου Σαλαμίνα – Αίγινα, με χαμηλότερες επιφανειακές και υψηλότερες άνω των 100m βάθος θερμοκρασίες και μία δυτικά του τόξου με υψηλότερες επιφανειακές και χαμηλότερες άνω των 100m βάθος θερμοκρασίες.

Εικόνα 8.3. 1999, ανατολική περιοχή. Κατακόρυφες κατανομές θερμοκρασίας (⁰C).

Σε ότι αφορά τα κατακόρυφα προφίλ της θερμοκρασίας στη δυτική περιοχή της μελέτης (Εικόνα 8.4), στο ανοιχτό Ιόνιο και τον Κορινθιακό κόλπο παρατηρήθηκε ένα βαθύ, εποχικό θερμοκλινές (στα 60-90m βάθος) με μία θερμοβαθμίδα της τάξης των 3-4⁰C. Το στρώμα άνω του θερμοκλινούς ήταν καλά ομογενοποιημένο. Μόνον ο Πατραϊκός έδειξε να διαφέρει από το γενικό αυτό πρότυπο παρουσιάζοντας μία σχετικά ομογενοποιημένη στήλη. Το γεγονός αυτό μπορεί να αποδοθεί στο μικρότερο βάθος του.

Εικόνα 8.4. 1999, δυτική περιοχή. Κατακόρυφες κατανομές θερμοκρασίας (⁰C).

Το πρότυπο της επιφανειακής κατανομής των υδρολογικών χαρακτηριστικών στο δεύτερο ταξίδι (Sardine II), που πραγματοποιήθηκε στο παράκτιο κεντρικό Αιγαίο το Δεκέμβριο του 2000, ήταν παρόμοιο με εκείνο του Δεκεμβρίου του 1999. Η θερμοκρασία κυμαίνονταν από 15.4 έως 19.8°C, με τις χαμηλότερες τιμές στο Β. Ευβοϊκό και τις υψηλότερες στο Σαρωνικό (Εικόνα 8.1γ, Πίνακας 8.1). Η επιφανειακή αλατότητα κυμαίνονταν από 36.7 έως 38.6 psu (Εικόνα 8.2γ, Πίνακας 8.1). Χαμηλότερες τιμές αλατότητας παρατηρήθηκαν στο Β. Ευβοϊκό, στις εκβολές του Σπερχειού ποταμού, ενώ επίσης χαμηλές τιμές αλατότητας παρατηρήθηκαν και στον Παγασητικό κόλπο και τα στενά των Ορέων. Οι τιμές της αλατότητας αυξάνονταν βαθμιαία προς τις νοτιότερες περιοχές, παρουσιάζοντας μέγιστες τιμές στο κεντρικό τμήμα του Ν. Ευβοϊκού κόλπου. Κατεβαίνοντας νοτιότερα οι τιμές της αλατότητας ελαττώνονταν πάλι, ενώ οι χαμηλότερες τιμές της παρατηρήθηκαν στο Σαρωνικό κόλπο. Η επιφανειακή θερμοκρασία δε διέφερε σημαντικά από τη θερμοκρασία στα 50m παρά μόνο στην περίπτωση του Ν. Ευβοϊκού, ενώ η επιφανειακή αλατότητα διέφερε σημαντικά από την αλατότητα στα 40m στην περίπτωση του Παγασητικού και των στενών των Ορέων (Πίνακας 8.1). Σε ότι αφορά την κατακόρυφη κατανομή των υδρολογικών παραμέτρων, σχετικά ομογενοποιημένη στήλη παρατηρήθηκε μόνο στην περίπτωση του Παγασητικού και των στενών των Ορέων, ενώ στον Ευβοϊκό (Βόρειο και Νότιο) και το Σαρωνικό παρατηρήθηκε έντονη στρωματοποίηση (Εικόνα 8.5). Τα κατακόρυφα προφίλ της θερμοκρασίας στις διάφορες υποπεριοχές δείχνουν την ύπαρξη αξιοσημείωτης κατακόρυφης στρωματοποίησης μεταξύ των 50 και των 90m, με βαθιά κι έντονα θερμοκλινή και με ένα αρκετά παχύ κι ομογενοποιημένο επιφανειακό μικτό στρώμα, γεγονός που συγκλίνει στην ύπαρξη αυτή την εποχή έντονων φαινομένων ανεμογενούς ανάμιξης (Εικόνα 8.5). Επίσης, επαναλήφθηκε το φαινόμενο που παρατηρήθηκε και στο πρώτο ταξίδι με την ύπαρξη δύο ομάδων σταθμών με διακριτά κατακόρυφα προφίλ θερμοκρασίας εκατέρωθεν του τόξου Σαλαμίνα – Αίγινα.

Εικόνα 8.5. 2000, ανατολική περιοχή. Κατακόρυφες κατανομές θερμοκρασίας (°C).

Σε ότι αφορά το τρίτο ταξίδι (Sardine III) το οποίο πραγματοποιήθηκε στη δυτική περιοχή της μελέτης μεταξύ Ιανουαρίου – Φεβρουαρίου του 2001, η εικόνα σε ότι αφορά τις κατανομές των υδρολογικών παραμέτρων ήταν αρκετά διαφορετική σε σχέση με εκείνη του πρώτου ταξιδιού. Το γεγονός αυτό αποδίδεται στην εποχιακή απόκλιση των δύο ταξιδιών (περίπου 2 μήνες) και στις εν τω μεταξύ αλλαγές στις διάφορες περιβαλλοντικές παραμέτρους. Το βασικότερο χαρακτηριστικό που προέκυψε από την ανάλυση των υδρολογικών παραμέτρων ήταν η ύπαρξη πολύ ασθενών διακυμάνσεων της θερμοκρασίας τόσο στον οριζόντιο όσο και στον κατακόρυφο άξονα (Εικόνα 8.1β και 8.6). Η επιφανειακή θερμοκρασία κυμαίνονταν μεταξύ 13.9 και 16.5°C. Οι υψηλότερες τιμές θερμοκρασίας παρατηρήθηκαν στο Ιόνιο ενώ οι χαμηλότερες στον Πατραϊκό. Σε καμία από

τις υποπεριοχές δεν παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές μεταξύ επιφανειακής θερμοκρασίας και θερμοκρασίας στα 40m (Πίνακας 8.1). Η επιφανειακή αλατότητα κυμαίνονταν από 37.2 έως 38.8 psu με ελάχιστες τιμές στο εσωτερικό του Πατραϊκού και στο Ιόνιο κοντά στις εκβολές του Αχελώου (Εικόνα 8.2β, Πίνακας 8.1). Μέγιστες τιμές αλατότητας παρατηρήθηκαν στον Κορινθιακό κόλπο. Υψηλές επίσης τιμές αλατότητας παρατηρήθηκαν στο Ιόνιο. Σε όλη δυτική περιοχή η υδάτινη στήλη παρουσιάζεται αρκετά ομογενοποιημένη με την εξαίρεση κάποιους σταθμούς στον Πατραϊκό, στους οποίους παρατηρήθηκαν ασθενή επιφανειακά θερμοκλινή (Εικόνα 8.6).

Εικόνα 8.6. 2001, δυτική περιοχή. Κατακόρυφες κατανομές θερμοκρασίας ($^{\circ}\text{C}$).

8.2. Βιοτικό περιβάλλον

Το Δεκέμβριο του 1999, παρατηρήθηκαν σημαντικές διαφορές στις εκτιμήσεις της πρωτογενούς (χλωροφύλλη-α) και δευτερογενούς παραγωγικότητας (όγκος ζωοπλαγκτού ή ZDV) τόσο μεταξύ

Εικόνα 8.7. Οριζόντια κατανομή της επιφανειακής χλωροφύλλης-α (5m) ($\mu\text{g/l}$). α) 1999, β) 2001, γ) 2000

των δύο περιοχών όσο και ανάμεσα στις υποπεριοχές τους (Εικόνα 8.7α, Πίνακας 8.2). Οι επιφανειακές (5m) τιμές χλωροφύλλης-α κυμαίνονταν μεταξύ 0.1 $\mu\text{g/l}$ και 1.6 $\mu\text{g/l}$. Οι υψηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στο Β. Ευβοϊκό (0.5-1.5 $\mu\text{g/l}$) και το Σαρωνικό κόλπο (0.2-0.9 $\mu\text{g/l}$) ενώ στις υπόλοιπες περιοχές κυμαίνονταν μεταξύ 0.1 $\mu\text{g/l}$ και 0.6 $\mu\text{g/l}$, με τις χαμηλότερες τιμές στο Ιόνιο. Ο όγκος του ζωοπλαγκτού κυμαίνονταν μεταξύ 0.38 και 21.98 ml/m^2 (Εικόνα 8.8α, Πίνακας 8.2). Η μεγαλύτερες τιμές αφθονίας ζωοπλαγκτού παρατηρήθηκαν στο Β. Ευβοϊκό, το Σαρωνικό και τον Κορινθιακό. Οι χαμηλότερες τιμές καταγράφηκαν στις πελαγικές περιοχές του Ιονίου και στους πελαγικούς σταθμούς του Σαρωνικού και του Ν. Ευβοϊκού κόλπου.

Πίνακας 8.2. Μέσες τιμές χλωροφύλλης-α (Chl-a) και μέσοι όγκοι ζωοπλαγκτού (ZDV: zooplankton displacement volume) ανά έτος κι ανά υποπεριοχή (σε παρένθεση η ελάχιστη και μέγιστη τιμή. Επίσης δίνονται και οι ομογενείς ομάδες (Tukey test, $P>0.05$) ως προς τον όγκο του ζωοπλαγκτού.

Έτος	Περιοχή	Chl-a ($\mu\text{g/l}$)	ZDV (ml/m^2)	Ομογενείς ομάδες		
1999	Παγασητικός	0.31	5.97	*	*	*
		(0.13-0.46)	(3.46-9.54)			
	Στενά Ορέων	0.76	7.40	*	*	*
		(0.34-1.41)	(5.71-9.88)			
	B. Ευβοϊκός	0.86	9.14		*	*
		(0.51-1.48)	(2.16-17.40)			*
	N. Ευβοϊκός	0.29	7.47	*	*	*
		(0.10-0.64)	(1.47-12.80)			
	Σαρωνικός	0.49	12.06			*
		(0.16-0.93)	(6.81-21.98)			
2000	Κορινθιακός	0.23	9.23		*	*
		(0.02-0.36)	(0.45-15.19)			*
	Πατραϊκός	0.43	6.01	*	*	*
		(0.17-0.62)	(0.38-16.31)			
	Ανοιχτό Ιόνιο	0.18	5.08	*	*	
		(0.11-0.30)	(0.94-10.91)			
	Παγασητικός	0.42	7.17	*	*	*
		(0.30-0.69)	(6.38-7.65)			
	Στενά Ορέων	0.44	6.74	*	*	*
		(0.33-0.55)	(4.49-8.43)			
2001	B. Ευβοϊκός	0.56	8.18		*	*
		(0.12-1.05)	(0.65-15.37)			*
	N. Ευβοϊκός	0.29	7.28	*	*	*
		(0.15-0.71)	(1.40-12.54)			
	Σαρωνικός	0.44	11.39			*
		(0.18-0.82)	(6.01-26.68)			
	Κορινθιακός	0.45	8.06		*	*
		(0.079-0.84)	(2.63-14.35)			
	Πατραϊκός	0.39	3.93	*		
		(0.21-0.65)	(1.18-4.97)			
2001	Ανοιχτό Ιόνιο	0.27	4.06	*		
		(0.16-0.36)	(2.01-6.23)			

Το Δεκέμβριο του 2000, οι τιμές της χλωροφύλλης-α στο παράκτιο κεντρικό Αιγαίο κυμαίνονταν μεταξύ 0.1 και 1 $\mu\text{g/l}$ (Εικόνα 8.7γ, Πίνακας 8.2). Οι υψηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στο Β. Ευβοϊκό ενώ στις άλλες περιοχές οι τιμές της χλωροφύλλης-α ήταν σημαντικά χαμηλότερες. Σε ότι αφορά τον όγκο του ζωοπλαγκτού, η μεγαλύτερες τιμές καταγράφηκαν στο Σαρωνικό κόλπο (27mg/ m^2) ενώ επίσης αρκετά υψηλές τιμές καταγράφηκαν και στον Β. Ευβοϊκό (Εικόνα 8.8γ, Πίνακας 8.2). Οι χαμηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στο Β. Ευβοϊκό στις εκβολές του Σπερχειού και στα στενά του Ευρίπου, μεταξύ Β. και Ν. Ευβοϊκού.

Οι τιμές της χλωροφύλλης-α, στη δυτική περιοχή της μελέτης κατά την περίοδο Ιανουάριος – Φεβρουάριος 2001 κυμαίνονταν μεταξύ 0.08 το 0.84 $\mu\text{g/l}$ με μία βαθμιαία μείωση των τιμών της κινούμενη από τα δυτικά προς τα ανατολικά (Εικόνα 8.7β, Πίνακας 8.2). Σε ότι αφορά την αφθονία

του ζωοπλαγκτού, αυτή κυμαίνονταν μεταξύ 1.2 και 14.5mg/ m² (Εικόνα 8.8β, Πίνακας 8.2). Οι μεγαλύτερες τιμές όγκου ζωοπλαγκτού παρατηρήθηκαν στον Κορινθιακό και σε μερικά τοπικά μέγιστα στο Ιόνιο, νότια της Λευκάδας. Σε γενικές γραμμές το πρότυπο της αφθονίας του ζωοπλαγκτού συνέκλινε με εκείνο της χλωροφύλλης παρουσιάζοντας μια σταδιακή μείωση κινούμενοι από τα δυτικά προς τα ανατολικά, με τις χαμηλότερες τιμές στο ανοιχτό Ιόνιο.

Εικόνα 8.8. Οριζόντια κατανομή του δείκτη ZDV (zooplankton displacement volume). α) 1999, β) 2001, γ) 2000

Η κατανομή της παραγωγικότητας στα τρία ωκεανογραφικά ταξίδια της μελέτης παρουσίαζε ένα παρόμοιο πρότυπο. Έτσι από τη σύγκριση του όγκου του ζωοπλαγκτού στις διάφορες υποπεριοχές και στα διάφορα έτη (Tukey test, Πίνακας 8.2) προέκυψε ότι η περιοχή με τη μεγαλύτερη δευτερογενή παραγωγικότητα είναι ο Σαρωνικός κόλπος, καθώς και στα δύο έτη (1999 και 2000) συγκαταλέγονταν στην ομάδα με τις υψηλότερες τιμές. Επίσης υψηλές τιμές όγκου ζωοπλαγκτού παρατηρήθηκαν στο Β. Ευβοϊκό και τον Κορινθιακό. Ο Ν. Ευβοϊκός κι ο Παγασητικός παρουσίαζαν ενδιάμεσες τιμές, ενώ οι χαμηλότερες τιμές παρατηρήθηκαν στον Πατραϊκό κόλπο και το Ιόνιο. Η τιμές της χλωροφύλλης-α παρουσίαζαν παρόμοιο πρότυπο, παρόλο που η συσχέτιση τους με εκείνες του ZDV ανά υποπεριοχή δεν ήταν στατιστικά σημαντική ($F=3.05$, $P>0.05$).

8.3. Συμπεράσματα

Από την ανάλυση των υδρολογικών παραμέτρων του περιβάλλοντος ωτοκίας της σαρδέλας στην κεντρική Ελλάδα προκύπτει ότι η Μεσογειακή σαρδέλα ωτοκεί σε ένα αρκετά μεγάλο εύρος θερμοκρασίας, το οποίο κυμαίνεται τουλάχιστον μεταξύ 14-20°C. Κατά συνέπεια, οι διάφορες που παρατηρήθηκαν στα εποχικά πρότυπα αναπαραγωγής των πληθυσμών του Αιγαίου και του Ιονίου δεν είναι δυνατόν να αποδοθούν σε διαφορετικά πρότυπα θέρμανσης των δύο θαλασσών, καθ' ότι το 1999 (οπότε και το ταξίδι είχε συμπίσει μεν με μέγιστο αναπαραγωγής στο Αιγαίο όχι όμως και στο Ιόνιο) τα θερμοκρασιακά τους εύρη αλληλεπικαλύπτοντο, π.χ. η θερμοκρασία στον Πατραϊκό ήταν περίπου ενδιάμεση εκείνης του Β. Ευβοϊκού και του Σαρωνικού. Το γεγονός αυτό ενισχύει την υπόθεση που είχε διατυπωθεί στην §4.2.2, ότι δηλαδή το διαφορετικό αναπαραγωγικό πρότυπο των δύο πληθυσμών οφείλεται σε δημογραφικά -και συνεπώς όχι σε περιβαλλοντικά- αίτια.

Μια ιδιαιτερότητα του περιβάλλοντος του πληθυσμού σαρδέλας της παράκτιας κ. Ελλάδας είναι ότι η αναπαραγωγή σε αυτό λαμβάνει χώρα σε υψηλές σχετικά θερμοκρασίες, εν συγκρίσει με άλλα αποθέματα σαρδέλας (βλ. σύνοψη θερμοκρασιών ωοτοκίας για διάφορους πληθυσμούς σαρδέλας από Laevastu & Hayes 1981). Για παράδειγμα, το θερμοκρασιακό εύρος ωοτοκίας της σαρδέλας της Ιβηρικής ανοιχτά της Πορτογαλίας κυμαίνεται από 10.5-19°C, με μέση περίπου θερμοκρασία ωοτοκίας τους 14°C (Stratoudakis et al. *υπό προετοιμασία*), ενώ στο Αγγλικό κανάλι η σαρδέλα ωοτοκεί ακόμη και στους 9°C (Cushing 1975). Οι διαφορές αυτές προβλέπεται να επάγουν διαφορές και στο ρυθμό φυσιολογικών διεργασιών, όπως είναι π.χ. ο ρυθμός απορρόφησης των ωοθυλακίων. Για παράδειγμα η μία επιπλέον κλάση κενών ωοθυλακίων που αναγνωρίζεται για τη σαρδέλα της Ιβηρικής (POF-3, π.χ. Quintanilla & Perez 2000) σε σχέση με τη Μεσογειακή σαρδέλα φαίνεται να συνδέεται με τις χαμηλότερες θερμοκρασίες του Β.Α. Ατλαντικού (Ganias et al. 2003β). Επίσης η σχετικά παρατεταμένη αναπαραγωγική περίοδος του ελληνικού πληθυσμού, σε σχέση για παράδειγμα με πληθυσμούς *Sardina pilchardus* της Β. Θάλασσας, του Αγγλικού καναλιού ή της Μ. Θάλασσας (Πίνακας 4.1) φαίνεται επίσης να σχετίζεται με τις υψηλές θερμοκρασίες της Ν.Α. Μεσογείου. Οι Jennings & Beverton (1991), αναφέρουν για διάφορα αποθέματα της ρέγγας, *Clupea harengus*, μία αρνητική συσχέτιση της θερμοκρασίας του ενδιαίτηματος με το μέγιστο δια-βίου διάστημα παραγωγής αβγών και μία θετική συσχέτιση της θερμοκρασίας με το ετήσιο αναπαραγωγικό προϊόν. Κατ' αναλογία, πληθυσμοί σαρδέλας σε θερμότερα περιβάλλοντα (π.χ. η σαρδέλα στις ελληνικές θάλασσες) προβλέπεται να αυξάνουν το ετήσιο αναπαραγωγικό τους προϊόν αυξάνοντας τη διάρκεια της αναπαραγωγικής τους περιόδου.

Μία παράμετρος που φαίνεται ότι επηρεάζει τη χωρική διευθέτηση των αναπαραγωγικών συναθροίσεων της σαρδέλας είναι η παραγωγικότητα. Έτσι σε περιοχές αυξημένης πρωτογενούς και δευτερογενούς παραγωγής, όπως είναι για παράδειγμα ο Β. Ευβοϊκός, ο Β. Σαρωνικός και οι εκβολές του Αχελώου παρατηρήθηκαν υψηλές συγκεντρώσεις αναπαραγωγικών προϊόντων (αβγά και ιχθυονύμφες). Το γεγονός αυτό ενισχύει την υπόθεση της §7.2, ότι ενώ η αναπαραγωγή ουσιαστικά στηρίζεται ενεργειακά από αποθέματα λίπους που συγκεντρώθηκαν κάποιους μήνες πριν (καλοκαίρι) εντούτοις και η άμεση τροφοληψία προκαλεί αύξηση στην ένταση της αναπαραγωγής (γονιμότητα).

Οι δείκτες της παραγωγικότητας που χρησιμοποιήθηκαν στην παρούσα μελέτη (χλωροφύλλη-α και ZDV) είναι κάπως αδρόι και δεν είναι δυνατόν να περιγράψουν με ακρίβεια το πώς το βιοτικό περιβάλλον επηρεάζει την ωοτοκία της σαρδέλας. Για παράδειγμα υψηλός δείκτης ZDV ενδέχεται να οφείλεται σε υψηλή συγκέντρωση χαιτόγναθων τα οποία αποτελούν μεν τροφή για τους γεννήτορες αλλά είναι και από τους σημαντικότερους θηρευτές των αβγών. Για το λόγο αυτό, μια πιο εμπειριστατωμένη σύνδεση της παραγωγικότητας με την αναπαραγωγή και την κατανομή των πεδίων ωοτοκίας του πληθυσμού, επιβάλλει λεπτομερείς συσχετίσεις της σύστασης του πλαγκτού με τη διαίτα τόσο των γεννητόρων όσο και των απογόνων τους.

9. Περίληψη

Στην παρούσα διατριβή εξετάστηκε η παραγωγή αβγών της Μεσογειακής σαρδέλας, *Sardina pilchardus sardina*, στις θάλασσες της παράκτιας κ. Ελλάδας (παράκτιο κ. Αιγαίο και Ιόνιο) κατά τη διάρκεια της περιόδου Σεπτέμβριος 1999 – Ιούνιος 2001. Πιο συγκεκριμένα πραγματοποιήθηκαν εκτιμήσεις ημερήσιας παραγωγής αβγών (P), ειδικής ημερήσιας γονιμότητας (F_s) κι ετήσιας γονιμότητας (F_a), ενώ χρησιμοποιώντας ταυτόχρονες εκτιμήσεις P και F_s πραγματοποιήθηκαν εκτιμήσεις αναπαραγόμενης βιομάζας (B_s) με τη μέθοδο *DEPM*.

Οι εκτιμήσεις της P πραγματοποιήθηκαν μέσα από δύο ωκεανογραφικά ταξίδια του Ε/Σ 'ΦΙΛΙΑ' του Ι.ΘΑ.ΒΙ.Κ., καθένα εκ των οποίων αντιστοιχούσε στο αναπαραγωγικό μέγιστο των πληθυσμών σαρδέλας του κ. Αιγαίου (Νοε.-Δεκ. 2000) και του Ιονίου (Ιαν.-Φεβ. 2001). Ένα επιπλέον αρχικό ταξίδι (Νοε.-Δεκ. 1999) απέβλεπε στο να δημιουργηθεί μία γενική εικόνα για την κατανομή των πεδίων ωοτοκίας της σαρδέλας σε ολόκληρη την περιοχή της μελέτης. Οι εκτιμήσεις της F_s και της F_a πραγματοποιήθηκαν μέσα από δείγματα ενήλικων ατόμων σαρδέλας που συγκεντρώθηκαν είτε επί του επαγγελματικού αλιευτικού στόλου της περιοχής, είτε με την πελαγική τράτα του 'ΦΙΛΙΑ', κατά τη διάρκεια των ωκεανογραφικών ταξιδιών. Για τις εκτιμήσεις αυτές ήταν απαραίτητη η κάλυψη γνώσεων υποβάθρου για την αναπαραγωγική βιολογία της Μεσογειακής σαρδέλας, τόσο σε επίπεδο οργανισμού [ιστολογική περιγραφή ωοθυλακίων (υγρή, ατρητικά, κενά), δυναμική ωοθήκης (αλλομετρική αύξηση, πρότυπο στρατολόγησης ωοκυττάρων)], όσο και σε επίπεδο πληθυσμού (διάρκεια και μέγιστο αναπαραγωγικής περιόδου, συχνότητα ωοτοκίας, γονιμότητα ομάδας).

Η Μεσογειακή σαρδέλα είναι πολλαπλός αποθέτης, παρουσιάζει ομαδοσύγχρονο πρότυπο στρατολόγησης των ωοκυττάρων ωορρηξίας κι έχει ακαθόριστη ετήσια γονιμότητα. Το πρότυπο αύξησης της ωοθήκης είναι ισομετρικό καθ' όλη την ανάπτυξη της μέχρι και την ενυδάτωση οπότε και μεταβάλλεται σε θετικά αλλομετρικό. Συνεπώς ο γοναδοσωματικός της δείκτης (*GSI*) μπορεί να χρησιμοποιείται απρόσκοπτα σε συγκρίσεις θηλυκών διαφορετικού μεγέθους, εκτός από θηλυκά που βρίσκονται στο στάδιο της ενυδάτωσης.

Η αναπαραγωγική περίοδος της Μεσογειακής σαρδέλας εκτείνεται κατά τους χειμερινούς κυρίως μήνες του έτους κι έχει παρατεταμένη διάρκεια, η οποία εξαρτάται από το μέγεθος των γεννητόρων. Πιο έντονες είναι οι διαφορές ανάμεσα στον αλιεύσιμο ($>13\text{cm}$) και μη ($<13\text{cm}$) πληθυσμό, εφόσον ο δεύτερος παρουσιάζει συρρικνωμένη και ύστερη (μετατοπισμένη προς την Άνοιξη) αναπαραγωγική περίοδο σε σχέση με τον πρώτο. Παρόμοιες, ήταν και οι διαφορές στην αναπαραγωγική περίοδο των πληθυσμών του κ. Αιγαίου και του Ιονίου γεγονός που αποδόθηκε στο μικρότερο μέγεθος των ατόμων του δεύτερου. Το μέγεθος των ατόμων επίσης σχετιζόνταν και με τις υπόλοιπες αναπαραγωγικές μεταβλητές που εξετάστηκαν στην παρούσα μελέτη, δηλαδή τη συχνότητα ωοτοκίας και τη γονιμότητα ομάδας.

Εκτός από μέγεθος των γεννητόρων η παραγωγή αβγών εξαρτάται κι από τη σωματική τους κατάσταση και πιο συγκεκριμένα από τον ηπατοσωματικό δείκτη (*HSI*). Ο τελευταίος δειχθηκε ότι όχι μόνο είναι υψηλότερος στα αναπαραγωγικά ενεργά θηλυκά αλλά σχετίζεται και με τη γονιμότητά τους. Η ενεργειακή στήριξη της αναπαραγωγής στη Μεσογειακή σαρδέλα γίνεται τόσο μέσα από άμεση απόδοση της ενέργειας της τροφοληψίας στην παραγωγή αβγών όσο κι από αποθηκευμένα αποθέματα σωματικού λίπους.

Η ωοτοκία των πληθυσμών της σαρδέλας στην παράκτια κ. Ελλάδα δεν κατανέμεται ομοιόμορφα αλλά είναι συναθροισμένη σε ημίκλειστες κι αβαθείς περιοχές με υψηλή παραγωγικότητα. Η σχέση της ωοτοκίας με τα γεωμορφολογικά και ωκεανογραφικά χαρακτηριστικά των πεδίων αναπαραγωγής φαίνεται να εξηγεί και τη χαμηλότερη παραγωγή αβγών στο Ιόνιο σε σχέση με το κ. Αιγαίο. Η βιομάζα των γεννητόρων στις αναπαραγωγικές αυτές συναθροίσεις δεν αποτελεί ακριβή δείκτη της παραγωγής αβγών, καθότι η ειδική ημερήσια γονιμότητα των πληθυσμών παρουσίαζε σημαντική διακύμανση, γεγονός ανασταλτικό για εφαρμογή μοντέλων αναπαραγόμενης βιομάζας-στρατολόγησης. Η ετήσια γονιμότητα δείχθηκε ότι σχετίζεται ισχυρά από το μέγεθος των γεννητόρων και κι από την εποχή στην οποία τα θηλυκά εισέρχονται στην αναπαραγωγική περίοδο. Πιο συγκεκριμένα, όσο τα θηλυκά μετατοπίζουν την αναπαραγωγική τους περίοδο προς την Άνοιξη, τόσο κερδίζουν σε παραγωγή αβγών.

Το μέγεθος και η σωματική κατάσταση των γεννητόρων της Μεσογειακής σαρδέλας επηρεάζουν όχι μόνον την παραγωγή αλλά και τη βιωσιμότητα των εμβρύων. Μικρότερο μέγεθος σώματος και συρρικνωμένη αναπαραγωγική περίοδος σχετίζεται με περιορισμό της πλήρους εφαρμογής της στρατηγικής της πολλαπλής ωοτοκίας. Επίσης ο ηπατοσωματικός δείκτης (*HSI*), παρουσιάζει αρνητική συσχέτιση με το μέγεθος των αβγών στα δείγματα ιχθυοπλαγκτού. Το τελευταίο επηρεάζει τη βιωσιμότητα των αβγών εφόσον μεγαλύτερα αβγά παρουσιάζουν πλεονέκτημα επιβίωσης σε σχέση με τα μικρότερα. Η βιωσιμότητα των παραγόμενων αβγών αυξάνεται και με ηθολογικές προσαρμογές των γεννητόρων, όπως η νυχτερινή ωοτοκία και η αύξηση της πιθανότητας γονιμοποίησής τους με την κατακράτηση των αρσενικών στις συναθροίσεις ωοτοκίας.

Συμπερασματικά, μέσα από την παρούσα διατριβή γίνεται σαφές ότι η δημογραφική σύνθεση των πληθυσμών της Μ. σαρδέλας σχετίζεται με όλες τις μεταβλητές της παραγωγής αβγών, ενώ η εντατική αφαίρεση των μεγαλύτερων γεννητόρων μέσω της αλιείας προβλέπεται να έχει άμεσες συνέπειες στην ετήσια παραγωγή αβγών και κατά προέκταση τη στρατολόγηση. Εκτός από το μέγεθος σημαντικό ρόλο στην παραγωγή αβγών έχει και η σωματική κατάσταση των γεννητόρων καθώς επιδρά στη γονιμότητα και το μέγεθος των αβγών. Μπορούμε λοιπόν να συμπεράνουμε ότι στην περίπτωση των πληθυσμών σαρδέλας της παράκτιας κ. Ελλάδας, η αναπαραγόμενη βιομάζα αποτελεί έναν ασθενή δείκτη της παραγωγής αβγών καθότι η τελευταία δεν εξαρτάται μόνον από το πλήθος αλλά κι από τη δημογραφία και τη σωματική κατάσταση των γεννητόρων.

10. Abstract

The egg production of the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus sardina*, was studied in the seas of coastal central Greece (central Aegean and Ionian Seas) during September 1999-June 2001. Several forms of egg production have been studied, like the daily egg production (P), the daily specific fecundity (F_s) and the annual fecundity (F_a). Furthermore, the spawning biomass (B_s) of the local sardine stock has been estimated by means of the Daily Egg Production Method (DEPM) using concurrent estimates of daily egg production and daily specific fecundity.

The daily egg production of sardine has been estimated by conducting two oceanographic surveys with the R/V 'PHILIA' of I.M.B.C., each corresponding to the maximum reproductive activity of the sardine populations of the c. Aegean (Nov.-Dec. 2000) and Ionian (Jan. – Feb. 2001) Seas. A preliminary survey (Nov. - Dec. 1999) has been carried out in the total study area (c. Aegean and Ionian) in order to delimit sardine spawning fields. Daily specific fecundity and annual fecundity were estimated by analyzing adult sardine samples, collected either on board the commercial fleet or by means of an experimental pelagic trawl operated by PHILIA, during the oceanographic surveys. In order to cope with these estimations, the reproductive biology of the Mediterranean sardine had to be assessed both in the individual [histological description of the follicles (healthy, atretic, postovulatory), ovarian dynamics, (allometric growth, pattern of oocyte recruitment)] and the population level (duration and maximum of reproductive period, spawning frequency, batch fecundity).

The Mediterranean sardine is a multiple spawner, exhibiting group synchronous pattern of oocyte development and indeterminate annual fecundity. The pattern of ovarian growth is isometric in all stages of development, except in hydration where it alters to positively allometric. Thus, the use of gonosomatic index (GSI) is valid and may be used to comparing the ovarian mass of all differently sized females, except from females with hydrated ovaries.

The reproduction of sardine in coastal central Greece is protracted, taking place during the colder months of the year, and its duration depends on the size of the spawner. This size effect is more pronounced between the fished ($>13\text{cm}$) and non-fished ($<13\text{cm}$) population, as the latter displays a smaller reproductive period shifted towards spring. Similar differences were observed between the reproductive periods of the Aegean and Ionian populations, which has been attributed to the significantly smaller body-sizes in the Ionian Sea. Body-size also affected other reproductive variables like spawning frequency and batch fecundity.

Besides body size, egg production in the Mediterranean sardine seems to be affected by the somatic condition of the spawners, and more specifically by their hepatosomatic index (HSI). The latter, not only is higher in the reproductively active females but also correlates positively with their fecundity. The egg production is supported energetically either by direct feeding or by somatic fat reserves from the preceding feeding season.

The egg production of sardine in coastal central Greece is not evenly distributed as spawning schools aggregate in semi-closed shelf areas of high productivity. This relation between the spawning pattern and the geomorphologic and oceanographic features of the spawning fields seems to explain the rather low egg production of sardine in the Ionian Sea, which is less productive with limited shelf waters in relation to c. Aegean. The spawners' biomass in these aggregations does not consist a sensitive and accurate index of egg production, as daily specific fecundity estimates in the present study were not consistent. The latter restricts the application of spawner-recruits models.

The annual egg production is strongly dependent on both spawners' size and the season that the spawner starts to reproduce: the more a female delays its recruitment to the spawning population towards spring, the more it gains in egg production

Body size and somatic condition of the spawner do not only affect the production but also the viability of the developing embryos. Small body sizes impede the application and limit the advantages of the strategy of multiple spawning, and contribute to increased mortality of the offspring. Also, *HSI* exhibits a negative correlation with the size of the egg in the plankton samples. The latter affects the viability of both eggs and hatched larvae. Egg viability is also increased by ethological adaptations of the spawners like night-breeding, and retention of males in the egg patches and subsequent increase in the rate of fertilization.

11. Βιβλιογραφία

- Ahlstrom, E. H. (1954). Distribution and abundance of egg and larval populations of the pacific sardine. U.S. Dept. Int., Fish and Wildl. Service. Fish. Bull. **56** (93): 83-140
- Alheit, J. (1985). Spawning frequency of peruvian anchovies taken with a purse seine. *In*: Lasker R. (ed.) An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, *Engraulis mordax*. pp 99-101. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Alheit, J. (1989). Comparative spawning biology of anchovies, sardines, and sprats. Rapp. P. -v. Reun. Const. 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
- Andreu, B. & Pinto, S. (1957). Características histológicas y biométricas del ovario de sardina (*Sardina pilchardus*) en maduración, puesta y recuperación. Origen del los ovocitos. Invest. Pes. **VI**: 3-38
- Anonymous (2000). Report of the workshop on the estimation of spawning stock biomass of sardine. ICES CM 2000/G:07.
- Anonymous (2001α). Evaluation of Southern Greek Sardine stocks (Project 98-039) E.U. DG XIV2001.
- Anonymous (2001β). Report of the workshop on the estimation of spawning stock biomass of sardine. ICES CM 2002/G:01.
- Aoki, I. & Murayama, T. (1993). Spawning pattern of the Japanese sardine *Sardinops melanostictus* off southern Kyushu and Shikoku, southwestern Japan. Mar. Ecol. Pr. Ser. **97**: 127-134
- Armstrong, M., Connolly, P., Nash, P., Pawson, M., Alesworth, E., Coulahan, P., Dickey-Collas, M., Milligan, S., O'Neill, M., Witthames, P. R. & Woolner, L. (2001). An application of the annual egg production method to estimate the spawning biomass of cod (*Cadus morhua*), plaice (*Pleuronectes platessa*) and sole (*Solea solea*) in the Irish Sea. ICES J. Mar. Sci. **58**: 183-203
- Arocha, F. (2002). Oocyte development and maturity classification of swordfish from north-western Atlantic. J. Fish Biol. **60**: 13-27
- Bakun, A. (1993). The California Current, Benguela Current, and Southwest Atlantic Shelf ecosystems: a comparative approach to identifying factors regulating biomass yields. *In*: Sherman, K., Alexander, L.M. and Gold, B.D. (eds.) Large Marine Ecosystems: Stress, Mitigation, and Sustainability. pp. 199-224. Washington, DC: Am. Ass. Advancement of Science
- Bandarra, N. M., Batista, I., Nunes, M. L., Empis, J. M. & Christie, W. W. (1997). Seasonal changes in lipid composition of sardine (*Sardina pilchardus*). J. Food Sci. **62** (1): 40-42
- Barbierri, L. R., Chittenden, M. E. & Lowerre-Barbierri, S. K. (1994). Maturity, spawning, and ovarian cycle of Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, in the Chesapeake Bay and adjacent coastal waters. Fish. Bull. **92**: 671-685
- Barrange, M. & Hampton, I. (1997). Spatial structure of cooccurring anchovy and sardine populations from acoustic: implications for survey design. Fish. Oceanogr. **6**: 94-108
- Beckley, L. E. & van der Lingen, C. D. (1999). Biology, fishery and management of sardines (*Sardinops sagax*) in southern African waters. Mar. Fresh. Res. **50**: 955-978
- Bernal M., Borchers D.L., Valdés L., Lago de Lanzós A., & Buckland S.T. (2001). A new ageing method for eggs of fish species with daily spawning synchronicity. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **58**: 2330-2340

- Besseau, L. & Faliex, E. (1994). Resorption of unemitted gametes in *Lithognathus mormyrus* (Sparidae, Teleostei): a possible synergic action of somatic and immune cells. *Cell Tissue Res.* **276**: 123-132
- Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. (1957). On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest.* London Ser. II **19**: 1-533
- Blaxter, J. & Hunter, J. R. (1982). The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.* **20**: 1-123
- Bolger, T. & Connolly, P. (1989). The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.* **34**: 171-182
- Bone, Q., Marshall, N. B. & Blaxter, J. H. S. (1997). *Biology of fishes*, 2nd ed. London: Chapman & Hall.
- Borchers, D. I., Buckland, S. T., Priede, I. G. & Ahmandi, S. (1997). Improving the precision of the daily egg production method using generalized additive models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 2727-2742
- Busacker, G., Adelman, I. & Goolish, E. (1990). Growth. In: Sckreck, C. & Moyle, P. (eds) *Methods for fish biology* pp 363-382. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Casavola, N., Rizzi, E. & Marano, G. (1996). First data on batch fecundity and relative fecundity of *Sardina pilchardus* in the south-western Adriatic Sea. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **12** (1): 53-63
- Casavola, N., Ruggieri, P., Rizzi, E. & Caputo, S. (1998). Daily Egg Production Method for spawning biomass estimates of sardine in the south-western Adriatic Sea. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* **35**: 396-397
- Chambers, C. R. & Leggett, W. C. (1996). Maternal influences on variation in egg sizes in temperate marine fishes. *Am. Zool.* **36**: 180-196
- Checkley, D., Dotson, R. & Giffith, D. (2000). Continuous, underway sampling of eggs of Pacific sardine (*Sardinops Sagax*) and northern anchovy (*Engraulis mordax*) in spring 1996 off southern and central California. *Deep-Sea Res. II* **47**: 1139-1155
- Christou, E. D. (1998). Interannual variability of copepods in a Mediterranean coastal area (Saronikos Gulf, Aegean Sea). *J. Mar. Sys.* **15**: 523-532
- Claramunt, G. & Herrera, G. (1994). A new method to estimate the fraction of daily spawning females and the numbers of spawning in *Sardinops sagax* in northern Chile. *Sci. Mar.* **58** (3): 169-177
- Claramunt, G., Herrera, G. & Pizarro, P. (1994). Potential annual production of eggs according to sizes of *Sardinops sagax* in northern Chile. *Rev. Biol. Mar. Valparaiso* **29** (2): 147-166
- Clark, C. (1981). *Staining procedures*. Baltimore: Williams & Wilking.
- Clarke, T. (1987). Fecundity and spawning frequency of the Hawaiian anchovy or nehu, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* **85** (1): 127-138
- Cole, J. & McGlade, J. (1998). Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling. *Rev. Fish Biol. Fish.* **8**: 445-471
- Cone, S. (1989). The need to reconsider the use of condition indices in fishery science. *Trans. Am. Fish. Soc.* **118**: 510-514
- Coward, K. & Bromage, N. (1999). Spawning frequency, egg size and ovarian histology in groups of *Tilapia zillii* maintained upon two distinct food ration sizes from first-feeding to sexual maturity. *Aquat. Living Resour.* **12** (1): 11-22
- Culley, M. (1970). *The pilchard: Biology and exploitation*. Oxford: Pergamon press.
- Cunha, E. M., 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): 139-153
- 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, D. H. (1957). The number of pilchards in the channel. *Fish. Invest. Minist. Agric. Fish Food (G. B.) Ser II* **21** (5): 27
- Cushing, D. H. (1975). *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- Daoulas, C. & Economou, A. (1989). Seasonal variation of egg size in the sardine, *Sardina pilchardus* Walb., of the Saronikos Gulf: causes and probable explanation. *J. Fish Biol.* **28**: 449-457
- Davies, D. H. (1954). The South African pilchard (*Sarsinops ocellata*). Development, occurrence, and distribution of eggs and larvae, 1950-51. Investigational Report. Division of Fisheries South Africa No 15.
- Davis, T. L. O. & West, G. J. (1993). Maturation, reproductive seasonality, fecundity, and spawning frequency in *Lutjanus vittus* (Quoy and Gaimard) from the North West shelf of Australia. *Fish. Bull.* **91**: 224-236
- DeMartini, E. E. & Lau, B. B. (1999). Morphometric criteria for estimating sexual maturity in two snappers, *Etelis carbunculus* and *Pristipomoides sieboldii*. *Fish. Bull.* **97**: 449-458.
- DeMartini, E. E. (1991). Annual variations in fecundity, egg size, and the gonadal and somatic conditions of queenfish *Seriphus politus*. *Fish. Bull.* **89**: 9-18
- DeVlamming, V., Grossman, G. & Chapman, F. (1982). On the use of the gonosomatic index. *Comp. Biochem. Physiol.* **73A** (1): 31-39
- Draper, N. R. & Smith, H. (1981). Applied Regression Analysis. 2nd ed. New York, John Wiley.
- Dulka, J. G., Stacey, N. E., Sorensen, P. W. & Kraak, G. J. (1987). A steroid sex pheromone synchronizes male-female spawning readiness in goldfish. *Nature* **325**: 251-253
- Elgar, M. A. (1990). Evolutionary compromise between a few large and many small eggs: comparative evidence in teleost fish. *Oikos* **59** (2): 283-287
- Erickson, D., Hightower, J. & Grossman, G. (1985). The relative gonadal index: an alternative index for quantification of reproductive condition. *Comp. Biochem. Physiol.* **81** (1): 117-120
- Fitzhugh, R. G. & Hettler, F. W. (1995). Temperature influence on postovulatory follicle degeneration in Atlantic menhaden, *Brevoortia tyrannus*. *Fish. Bull.* **93**: 568-572
- Fletcher, W. J. & Summer, N. R. (1999). Spatial distribution of sardine (*Sardinops sagax*) eggs and larvae: an application of geostatistics and resampling to survey data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 907-914
- Fréon, P., Khattabi, M., Mendoza, J. & Guzman, R. (1997). Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Mar. Biol.* **128**: 363-372
- Fulton, T. W. (1904). The rate of growth of fishes. *Fish. Board Scott. Ann. Rep., Edinburg* **22** (3): 141-241
- Funamoto, T. & Aoki, I. (2002). Reproductive ecology of japanese anchovy off the pacific coast of eastern Honshu, Japan. *J. Fish Biol.* **60**: 154-169
- Ganias, K., Somarakis, S., Caragitsou, E., Koutsikopoulos, C., Machias, A. & Theodorou, A. (2001). Differential egg production of sardine off the central Hellenic coasts in December 1999. *Rapp. Comm. Int. Mer. Medit.* **36**: 268
- Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A. & Theodorou, A. (2002α). Seasonal variation of somatic and organ weight indices of sardine in the Aegean and Ionian Seas. *Proc. 9th ICZEGAR*: 37
- Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A. & Theodorou, A. (2002β). Identifying high frequency of spawning fish in sardine samples using somatic indices and sample sex ratio. *Proc. 1st Sci. Conf. EFMS*: F-3
- Ganias, K., Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A. & Theodorou, A. (2003α). Ovarian atresia in the Mediterranean sardine, *Sardina pilchardus sardina*. Υπό κρίση στο *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*
- Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A. & Theodorou, A. (2003β). Evaluation of spawning frequency in a Mediterranean sardine population (*Sardina pilchardus sardina*). *Mar. Biol.* **142**: 1169-1179
- Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A. & Theodorou, A. (*in press*). Pattern of oocyte development and batch fecundity in the Mediterranean sardine. *Fish. Res.*
- Ganias, K., Somarakis, S., Machias, A., Koutsikopoulos, C. & Theodorou, A. (2003γ). Identifying newly spawned female sardines by means of common fisheries data. Υπό κρίση στο *Cybiu*

- Garcia, A., Perez, N., Lo, N. C. H., Lago de Lanzos, 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. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **8** (1): 123-138
- Giannoulaki, M., Machias, A. & Tsimenidis, N. (1999). Ambient luminance and vertical migration of sardine *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Pr. Ser.* **178**: 29-38
- Giraldez, A. & Abad, R. (1994). Aspects of the reproductive biology of the western Mediterranean anchovy from the coasts of Malaga (Alboran Sea). *Sci. Mar.* **59** (1): 15-23
- Gould, S. L. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* **41**: 587-640
- Greer-Walker, M., Witthames, P. R. & Bautista De Los Santos, J. I. (1994). Is the fecundity of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*: scombridae) determinate? *Sarsia* **79**: 13-26
- Gunderson, D. (1997). Trade-off between reproductive effort and adult survival in oviparous and viviparous fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 990-998
- Hartmann, J. & Quoss, H. (1993). Fecundity of whitefish (*Coregonous lavaretus*) during the eu- and oligotrofication of lake Constance. *J. Fish Biol.* **43**: 81-87
- Henderson, B. A., Wong, J. L. & Nepszy, S. J. (1996). Reproduction of walleye in Lake Erie: allocation of energy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 127-133
- Henderson, R. J. & Almatar, S. M. (1989). Seasonal changes in the lipid composition of herring (*Clupea harengus*) in relation to gonad maturation. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **69**: 323-334
- Hensen, V. & Apstein, C. (1897). Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischereivereins. Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. *Wiss. Meeresunter., Helgoland* **2**. 101p
- Herrera, G., Claramunt, G. & Pizarro, P. (1994). Ovarian dynamics of the spanish sardine (*Sardinops sagax*) in northern Chile, period April 1992 - March 1993. Analysis by size stratum. *Rev. Biol. Mar. Valparaiso* **29** (2): 147-166
- Hewitt, R. P. (1985). A protocol for designing a sea survey for anchovy biobiomass assessment. In: Lasker R. (ed.) *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. pp 51-54. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Hickling, C. (1945). The seasonal cycle in the cornish pilchard, *Sardina pilchardus* (Walb.). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **26** (2): 115-138
- Hinton, M., Taylor, R. G. & Murphy, M. (1997). Use of gonad indices to estimate the status of reproductive activity of female swordfish, *Xiphias gladius*: a validated classification method. *Fish. Bull.* **95**: 80-84
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great Zsheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-v Reun. Cons. Int. Explor. Mer* **20**: 1-228.
- Hoque, M. M., Takemura, A., Matsuyama, M., Matsuura, S. & Takano, K. (1999). Lunar spawning in *Siganus canaliculatus*. *J. Fish Biol.* **55**: 1213-1222
- Hugget, J. A., Boyd, A. J., Hutchings, L. & Kemp, A. D. (1998). Weekly variability of clupeoid eggs and larvae in the Benguella jet current: implications for recruitment. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **19**: 197-210
- Hunter, J. R. & Goldberg, S. R. (1980). Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* **77**: 641-652
- Hunter, J. R. & Leong, R. J. H. (1981). The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* **79**: 215-230
- Hunter, J. R. & Lo, N. C. H. (1993). Ichthyoplankton methods for estimating fish biomass. Introduction and terminology. *Bull. Mar. Sci.* **53** (2): 723-727
- Hunter, J. R. & Lo, N. C. H. (1997). The Daily Egg Production Method of biomass estimation: some problems and potential improvements. *Ozeanografika* **2**: 41-69
- Hunter, J. R. & Macewicz, B. (1985 α). 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*. pp 79-93. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- ter, J. R. & Macewicz, B. (1985 β). Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.* **83** (2): 119-136

- Hunter, J. R. (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*. pp 63-65. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R., Lo, N. C. H. & Leong, H. J. (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*. pp 67-77. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Hunter, J. R., Macewicz, B., Lo, N. C. H. & Kimbrell, A. (1992). Fecundity, spawning, and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. Fish. Bull. 90: 101-128
- Imai, C. & Tanaka, S. (1994). Analysis of ovarian egg size frequency distribution of Japanese anchovy using computer graphics. Fish. Sci. 60 (6): 696-701
- Janssen, P., Lambert, J. & Goos, H. (1995). The annual ovarian cycle and the influence of pollution on vitellogenesis in the flounder, *Pleuronectes flesus*. J. Fish Biol. 47: 509-523
- Jennings, K. & Beverton R.J.H. (1991). Intraspecific variation in the life history tactics of Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) stocks. ICES J. Mar. Sci. 48: 117-125
- Jennings, K., Kaiser, M. & Reynolds, J. (2001). Marine fisheries ecology. London: Blackwell Scientific Publications.
- Jons, D. & Miranda, E. (1997). Ovarian weight as an index of fecundity, maturity, and spawning periodicity. J. Fish Biol. 50: 150-156
- 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
- Kjesbu, O. S. & Klungsoyr, J. (1991). Fecundity, atresia, and egg size of captive Atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 2333-2343
- Kjesbu, O. S. (1989). The spawning activity of cod, *Gadus morhua*. J. Fish Biol. 34: 195-206
- Kleronomos, D. (1993). Macroscopic and microscopic investigation of the annual cycle of gonadal maturation, in the N. Aegean anchovy *Engraulis ecransicolus*. MSc. thesis, University of Crete, Greece.
- Kristoffersen, J. B. & Salvanes, A. G. V. (1998). Effects of formaldehyde and ethanol preservation on body and otoliths of *Maurolicus muelleri* and *Benthoosema glaciale*. Sarsia 83: 95-102
- Laevastu, T. & Hayes, M. L. (1981). Fisheries Oceanography and Ecology. Surrey: Fishing News Books Ltd.
- Lago de Lanzos, A., Quintanilla, L. & Franco, C. (1998). The daily egg production method applied to the spawning biomass estimation of sardine, *Sardina pilchardus* off the North Atlantic Spanish coast. ICES C.M. 1998/BB: 17: 1-20
- Lambert, Y. & Dutil, J.-D. (1997). Can simple condition indices be used to monitor and quantify seasonal changes in the energy reserves of Atlantic cod (*Gadus morhua*)? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54 (Suppl. 1): 104-112
- Lasker, R. (1975). Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull. US 73: 453-462
- Lasker, R. (1985a). Introduction: an egg production method for 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*. pp 1-4. NOAA Tech. Rep. NMFS 36.
- Lasker, R. (1985b). What limits clupeoid production? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 31-38
- Le Clus, F. (1979). Oocyte development and spawning frequency in the south west African pilchard *Sardinops ocellata*. Fish. Bul. S. Afr. 12: 53-68
- Le Clus, F. (1989). Size-specific seasonal trends in spawning of pilchard *Sardinops ocellatus* in the Northern Benguela system. 1973/74. S. Afr. J. Mar. Sci. 8: 21-31

- Le Clus, F. (1992). Seasonal trends in sea surface temperature, dry mass per oocyte and batch fecundity of pilchard *Sardinops ocellatus* in the northern Benguela system. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **12**: 123-134
- Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch *Perca fluviatilis*. *J. Anim. Ecol.* **20**: 201-219
- Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D. B., Hernandez-Vasquez, S. & Salinas-Zavala, C. A. (1992). Sardine population expansion in eastern boundary systems of the Pacific Ocean as related to sea surface temperature. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **12**: 147-155
- Lo, N. C. H. (1985). 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**. pp 43-50. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Lo, N. C. H. (1986). Egg production of the central stock of northern anchovy, *Engraulis mordax*, 1951-1982. *Fish. Bull.* **83** (2): 137-150
- Lo, N. C. H., Hunter, J. R. & Charter, A. (2001). Use of a continuous egg sampler for ichthyoplankton surveys: application to the estimation of daily egg production of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) off California. *Fish. Bull.* **99**: 554-571
- Lo, N. C. H., Ruiz, Y. A. G., Cervantes, M. J., Moser, H. G. & Lynn, R. J. (1996). Egg production and spawning biomass of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) in 1994, determined by the Daily Egg Production Method. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* **37**: 160-174
- Ma, Y., Kjesbu, O. S. & Jorgensen, T. (1998). Effects of ration on the maturation and fecundity in captive Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 900-908
- Maack, G., George, M.R., 1999. Contributions to the reproductive biology of *Encrasicholina punctifer* Fowler, 1938 (engraulidae) from West Sumatra, Indonesia. *Fish. Res.* **44**: 113-120
- Macewicz, B., Castro Gonzalez, J. J., Coto Altamirano, C. E. & Hunter, J. R. (1996). Adult reproductive parameters of Pacific sardine (*Sardinops sagax*) during 1994. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* **37**: 140-151
- * Machias, A. & Tsimenidis, N. (1995). Biological factors affecting the swimbladder volume of sardine (*Sardina pilchardus*). *Mar. Biol.* **123**: 859-867
- * Machias, A. & Tsimenidis, N. (1996). Anatomical and physiological factors affecting the swim-bladder cross-section of the sardine *Sardina pilchardus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 280-287
- Mann, K. H. (1993). Physical oceanography, food chains, and fish stocks: a review. *ICES J. Mar. Sci.* **50**: 105-119
- Markle, D. F. (1984). Phosphate buffered formalin for long term preservation of formalin fixed ichthyoplankton. *Copeia* **2**: 525-528
- Marshall, C. T. & Frank, K. T. (1999). The effect of interannual variation in growth and condition on haddock recruitment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 347-355
- Marshall, C. T., Kjesbu, O. S. & Yaragina, N. A. (1998). Is spawner biomass a sensitive measure of the reproductive and recruitment potential of Northeast Arctic cod? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1766-1783
- Marshall, C. T., Yaragina, N., Lambert, Y. & Kjesbu, O. S. (1999). Total lipid energy as a proxy for total egg production by fish stocks. *Nature* **402**: 288-290
- Marteinsdottir, G. & Thorarinnsson, K. (1998). Improving the stock-recruitment relationship in Icelandic cod (*Gadus morhua*) by including age diversity of spawners. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 1372-1377
- Martin, J. H. (1965). Phytoplankton-Zooplankton relationships in Narragansett Bay. *Limn. Oceanogr.* **10**: 185-191
- Matsuura, S., Matsuyama, M., Otsuka, T., Takeshita, K., Mitani, T. & Ogawa, T. (1991). Histological maturity scales, maturation and spawning in Kyushu-subpopulation sardine, *Sardinops melanostictus*. In: Kawaaki, K. Tanaka, S., Toba, Y. & Taniguchi, A. (eds) *Long-term variability of pelagic fish populations and their environment*. pp 221-228. Oxford: Pergamon Press.

- Matsuyama, M., Adashi, S., Nagahama, Y., Kitajima, C. & Matsuura, S. (1991). Annual reproductive cycle of the captive female Japanese sardine *Sardinops melanostictus*: relationship to ovarian development and serum levels of gonadal steroid hormones. *Mar. Biol.* **108**: 21-29
- McEvoy, A. L. & McEvoy, J. (1992). Multiple spawning in several commercial fish species and its consequences for fisheries management, cultivation and experimentation. *J. Fish Biol.* **41**: 125-136
- McGurk, M. D. (1986). Natural mortality of marine fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Pr. Ser.* **51**: 1-18
- Melo, C. Y. (1994). Multiple spawning of the anchovy *Engraulis capensis*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* **14**: 313-319
- Mertz, G. & Myers, R. A. (1996). Influence of fecundity on recruitment variability of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 1618-1625
- Millan, M. (1999). Reproductive characteristics and condition status of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. from the bay of Cadiz (SW Spain). *Fis. Res.* **41**: 73-86
- Milton, D., Blaber, S. & Rawlinson, N. (1994). Reproductive biology and egg production of three species of Clupeidae from Kiribati, tropical central Pacific. *Fish. Bull.* **92**: 102-121
- Miranda, A. C. L., Bazzoli, N., Rizzo, E. & Sato, Y. (1999). Ovarian follicular atresia in two teleost species: a histological and ultrastructural study. *Tissue & Cell* **31** (5): 480-488
- Miranda, A., Cal, R. & Iglesias, J. (1990). Effect of temperature on the development of eggs and larvae of sardine *Sardina pilchardus* Walbaum in captivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **140**: 69-77
- Morales-Nin, B. & Pertierra, P. J. (1990). Growth rates of the anchovy *Engraulis encrasicolus* and the sardine *Sardina pilchardus* in the Northwestern Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* **107**: 349-356
- Morimoto, H. (1998). Relationship between hatch fecundity and egg size in Japanese sardine *Sardinops melanostictus* in Tosa bay and off Kii channel, southwestern Japan from 1990 to 1993. *Fish. Sci.* **64** (2): 220-227
- Motos, L. A. (1996). Reproductive biology and fecundity of the Bay of Biscay anchovy population (*Engraulis encrasicolus* L.). *Sci. Mar.* **60** (Suppl 2): 195-207
- Murayama, T., Shirashi, M. & Aoki, I. (1994). Changes in ovarian development and plasma levels of sex hormones in the wild female Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) during the spawning period. *J. Fish Biol.* **45**: 235-245
- Murua, H., Motos, L. & Lucio, P. (1998). Reproductive modality and hatch fecundity of the European hake (*Merluccius merluccius* L.) in the bay of Biscay. *Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest. Rep.* **39**: 196-203
- Nikolsky, G. V. (1963). *The ecology of fishes*. London and New York: Academic Press.
- Palomera, I. & Pertierra, J. P. (1993). Anchovy spawning biomass estimate by the daily egg production method in 1990 in the Western Mediterranean Sea. *Sci. Mar.* **57**: 243-251
- Parker, K. (1980). A direct method for estimating northern anchovy, *Engraulis mordax*, spawning biomass. *Fish. Bull.* **78**: 541-544
- Parker, K. (1985). Biomass model for the egg production method. In: Lasker R. (ed.) *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. pp 5-6. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Parker, R. (1963). Effects of formalin on length and weight of fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* **20**: 1441-1455
- Parrish, R. H., Bakun, A., Husby, D. M. & Nelsom, C. S. (1983). Comparative climatology of selected environmental processes in relation to eastern boundary current pelagic fish reproduction. (Proc. The Expert Consultation to examine Changes in Abundance and Species Composition of Neritic Fish Resources, San Jose, Costa Rica). *FAO Fish. Rep.* **293** (3): 731-777.
- Parrish, R. H., D.L., M. & R.A., K. (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

- Parrish, R., Serra, R. & Grant, W. (1989). The Monotypic Sardines, *Sardina* and *Sardinops*: Their Taxonomy, Distribution, Stock Structure, and Zoogeography. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 2019-2036
- Pérez, N., Figueiredo, I. & Lo, N. C. H. (1992). Batch fecundity of *Sardina pilchardus* (Walb.) off the Atlantic Iberian coast. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **8** (1): 155-162
- Picquelle, S. J. & 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*. pp 7-16. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Picquelle, S. J. (1985). Sampling requirements for the adult fish survey. In: Lasker R. (ed.) *An Egg Production Method for Estimating Spawning Biomass of Pelagic Fish: Application to the Northern Anchovy, Engraulis mordax*. pp 55-58. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Priede, I. G. & Watson, J. J. (1993). An Evaluation of the Daily Egg Production Method for Estimating Biomass of Atlantic Mackerel (*Scomber scombrus*). *Bull. Mar. Sci.* **53**: 891-911
- Quiñonez-Velásquez, C., Nevarez-Martinez, M. & Gluyas-Millan, M. (2000). Growth and hatching dates of juvenile pacific sardine *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California. *Fis. Res.* **48**: 99-106
- Quintanilla, L. & Perez, N. (2000). Spawning frequency of sardine *Sardina pilchardus* (Walb.) off the Spanish North Atlantic coast in 1997. *Fis. Res.* **45**: 73-79
- Ré, P. (1981). Seasonal occurrence, mortality and dimensions of sardine eggs (*Sardina pilchardus*) off Portugal. *Cybiurn* **5** (4): 41-48
- Ricker, W. E. (1954). Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* **11**: 559-623
- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **191**: 1-132
- Rijndorp, A. D. & Jaworski, A. (1990). Size-selection mortality in plaice and cod eggs: a new method to the study of egg mortality. *J. Cons. Intern. Explor. Mer* **47**: 256-263
- Rinchard, J. & Kestenmont, P. (1997). Comparative study of reproductive biology in single and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *J. Fish Biol.* **49**: 883-894
- Riveiro, I., Guisande, C., Lloves, M., Maneiro, I. & Cabanas, J. M. (2000). Importance of parental effects on larval survival in *Sardina pilchardus*. *Mar. Ecol. Pr. Ser.* **205**: 249-258
- Rocha, M. J. & Reis-Henriques, M. A. (1998). Steroid metabolism by ovarian follicles of the tilapia *Oreochromis mossambicus* (Teleostei, Cichlidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* **121** (1): 85-90
- Rochet, M. J. (2000). Does the concept of spawning per recruit make sense? *ICES J. Mar. Sci.* **57** (4): 1160-1174
- Roff, D. (1983). An allocation model of growth and reproduction in fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1395-1404
- Rothschild, B. J., Osborn, T. R., Dickey, T. D. & Farmer, D. M. (1989). The physical basis for recruitment variability in fish populations. *J. Cons. Intern. Explor. Mer* **45** : 136-145
- Saidapur, S. K. (1978). Follicular atresia in the ovaries of nonmammalian vertebrates. *Int. Rev. Cytol.* **54**: 225-244
- Saville, A. (1964). Estimation of the abundance of a fish stock from egg and larval surveys. *Rapp. P.-v Reun. Cons. Int. Explor. Mer* **155**: 164-170
- Scott, B., Marteinsdottir, G. & Wright, P. J. (1999). Potential effects of maternal factors on spawning stock - recruitment relationships under varying fishing pressure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 1882-1890
- Sette, E. O. & Ahlstrom, H. E. (1948). Estimations of abundance of the eggs of the Pacific sardine (*Sardinops caerulea*) of the southern California during 1940 and 1941. *J. Mar. Res.* **7** (3): 511-541
- Shepherd, J. G. (1982). A versatile new stock-recruitment relationship for fisheries and the construction of a sustainable yield curves. *J. Cons. Intern. Explor. Mer* **40**: 67-75

- Shirai, N., Terayama, M. & Takeda, H. (2002). Effect of season on the fatty acid composition and free amino acid content of the sardine *Sardinops melanostictus*. *Comp. Biochem. Physiol.* **131**: 387-393
- Shiraishi, M., Azuma, N. & Aoki, I. (1996). Large schools of Japanese sardines, *Sardinops melanostictus*, mate in single pair units at night. *Env. Biol. Fish.* **45**: 405-409
- Shoji, J., Maehara, T. & Tanaka, M. (1999). Two spawning seasons of the Japanese sardine in Hiuchi-nada, the central Seto island sea. *Fish. Sci.* **65** (5): 784-785
- Smayda, T. (1998). Patterns of variability characterizing marine phytoplankton, with examples from Narragansett Bay. *ICES J. Mar. Sci.* **55**: 562-573
- Smith, P. E. & Hewitt, R. P. (1985). 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**. pp 17-26. NOAA Tech. Rep. NMFS **36**.
- Smith P. E. & Richardson S. L. (1977). Standard techniques for pelagic fish eggs and larval surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.* 175: 1-107
- Solemdal, P. (1997). Maternal effects - a link between the past and future. *J. Sea Res.* **37**: 213-217
- Somarakis, S., Catalano, B. & Tsimenides, N. (1998). Catchability and retention of larval European anchovy, *Engraulis encrasicolus*, with bongo nets. *Fish. Bull.* **96**: 917-925
- Somarakis, S., Koutsikopoulos, C., Machias, A. & Tsimenidis, N. (2002). Applying the daily egg production method (DEPM) to small stocks in highly heterogeneous seas. *Fis. Res.* **55** (1-3): 193-204
- ✕ Somarakis, S., Maraveya, E. & Tsimenidis, N. (2000). Multispecies ichthyoplankton associations in epipelagic species: is there any adaptive intrinsic function? *Belg. J. Zool.* **130**: 129-133
- ✕ Spanakis, E., Tsimenidis, N. & Zouros, E. (1989). Genetic differences between populations of sardine *Sardina pilchardus*, and anchovy *Engraulis encrasicolus*, in the Aegean and Ionian seas. *J. Fish Biol.* **35**: 417-437
- Stergiou, K. I. & Karpouzi, V. S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Rev. Fish Biol. Fish.* **11**: 217-254
- Stergiou, K. I. & Laskaratos, A. (1997). Climatic variability and the anchovy/sardine ratio in Hellenic waters. *Geojournal* **41** (3): 245-254
- Stergiou, K. I. (1986). On the anchovy and pilchard fishery in Greek waters, 1964-1982. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* **30**: 241
- Stergiou, K. I. (1988). Spectral analysis of pilchard catches in Greek waters, 1964-1982. *Rapp. Comm. int. Mer Medit.* **31**: 282
- Stergiou, K. I. (1989). Modeling and forecasting the fishery for pilchard (*Sardina pilchardus*) in Greek waters using ARIMA time-series models. *J. Cons. int. Explor. Mer.* **46** (16-23):
- Stergiou, K. I. (1993). Abundance-depth relationship, condition factor and adaptive value of zooplanktonophagy for red bandfish, *Cepola macrophthalma*. *J. Fish Biol.* **42**: 645-660
- Stergiou, K. I. (2002). Overfishing, tropicalization of fish stocks, uncertainty and ecosystem management: resharping Ockham's razor. *Fis. Res.* **55**: 1-9
- Stergiou, K. I., Christou, E. D., Georgopoulos, D., Zenetos, A. & Souvermezoglou, C. (1997). The Hellenic Seas: physics, chemistry, biology and fisheries. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **35**: 415-538
- Stergiou, K. I., Papaconstantinou, C., Kleanthous, M. & Fourtouni, A. (1993). The relative abundance and distribution of small pelagic fishes in the Aegean Sea. *Fres. Envir. Bull.* **2**: 357-362
- ✕ Stratoudakis Y., Barbosa A., Meneses I. (2000). Infection of sardine eggs by the protistan endoparasite *Ichthyodinium chabaudi* off Portugal. *J. Fish Biol.* **57** (2): 476-482
- ✕ Stratoudakis Y., Marcalo A. (2002). Sardine slipping during purse-seining off northern Portugal. *ICES J. Mar. Sci.* **59** (6): 1256-1262
- Stratoudakis Y., Bernal M., Borchers D.L., & Borges M.F. (2003). Changes in the distribution of sardine eggs and larvae off Portugal, 1985-2000. *Fish. Oceanogr.* **12** (1): 49-60

- Stratoudakis Y., Bernal M., Quintanilla L., Dixon C., Borchers D.L., Lonegan D. & Wood S. (υπό προετοιμασία). Daily Egg Production in the Atlano-iberian stock of sardine: traditional vs GAM-based estimators.
- Tanasichuk, R. W. & Ware, D. M. (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**: 1485-1495
- Taylor, R. G. & Murphy, M. (1992). Reproductive biology of swordfish *Xiphias gladius* in the Straits of Florida and adjacent waters. Fish. Bull. **90**: 809-816
- Taylor, R. G., Grier, H. J. & Whittington, J. A. (1998). Spawning rhythms of common snook in Florida. J. Fish Biol. **53**: 502-520
- Theodorou, A. (1996). Ecological monitoring studies for Volos sea outfall (Pagassitikos Gulf, Western Aegean Sea). Wat. Sci. Tech. **32** (2): 273-280
- Thorsen, A. & Fyhn, H. (1996). Final oocyte maturation *in vivo* and *in vitro* in marine fishes with pelagic eggs; yolk protein hydrolysis and free amino acid content. J. Fish Biol. **48**: 1195-1209
- Torres-Villegas, J. R. (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.
- Trippel, E. A., Kjesbu, O. S. & Solemdal, P. (1997). Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: Chambers C. & Trippel, E. A. (eds.) Early Life History and Recruitment in Fish Populations. pp 31-62. London: Chapman & Hall.
- Tserpes, G. & Tsimenides, N. (1991). Evaluation of growth rate differences in populations of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) from the Aegean and Ionian seas. Cybium **15** (1): 15-22
- Tyler, C. & Sumpter, J. (1996). Oocyte growth and development in teleosts. Rev. Fish Biol. Fish. **6**: 287-318
- Valdés Szeinfeld, E. (1991). Cannibalism and intraguild predation in clupeoids. Mar. Ecol. Pr. Ser. **79**: 17-26
- van der Lingen, C. D. (1994). Effect of particle size and concentration on the feeding behavior of adult pilchard *Sardinops sagax*. Mar. Ecol. Pr. Ser. **109**: 1-13
- van der Lingen, C. D. (1998). Gastric evacuation, feeding periodicity and daily ration of sardine, *Sardinops sagax* in the southern Benguela upwelling ecosystem. Mar. Ecol. Pr. Ser. **19**: 305-316
- van der Lingen, C. D. (2002). Diet of sardine *Sardinops sagax* in the Southern Benguela upwelling ecosystem. S. Afr. J. Mar. Sci. **24**: 301-316
- Voulgaridou, P. & Stergiou, K. I. Long-term trends in various biological parameters of the European sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792), in the Eastern Mediterranean Sea. Sci. Mar. (in press)
- Vucetic, T. (1955). Rythme d'alimentation de la sardine adulte (*Sardina pilchardus* Walb.) in the Adriatic. FAO, Rome, Proc. gen. Fish. Coun. Medit. **3**: 307-314
- Wallace, A. R. & Selman, K. (1981). Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleosts. Am. Zool. **21**: 325-343
- Ward, M. T. & Staunton-Smith, J. (2002). Comparison of the spawning patterns and fisheries biology of the sardine, *Sardinops sagax*, in temperate South Australia and sub-tropical southern Queensland. Fis. Res. **56**: 37-49
- Ward, M. T., Hoedt, F., McLeay, M., Dimmlich, F. D., Jackson, G., Rogers, P. J. & Jones, K. (2001α). Have recent mass mortalities of the sardine *Sardinops sagax* facilitated an expansion in the distribution and abundance of the anchovy *Engraulis australis* in South Australia? Mar. Ecol. Pr. Ser. **220**: 241-251
- Ward, M. T., Hoedt, F., McLeay, M., Dimmlich, F. D., Kinloch, M., Jackson, G., McGarvey, J. P., Rogers, P. J. & Jones, K. (2001β). Effect of the 1995 and 1998 mass mortality events on the spawning biomass of sardine, *Sardinops sagax*, in South Astralian Waters. ICES J. Mar. Sci. **58**: 865-875

- Watanabe, Y., Zenitani, H. & Kimura, R. (1996). Offshore expansion of the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*, and its implication for egg and larval survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **53**: 55-61
- Watanabe, Y., Zenitani, H. & Kimura, R. (1997). Variations in spawning ground area and egg density of the Japanese sardine in Pacific coastal and oceanic waters. *Fis. Res.* **6**: 19-34
- West, G. J. (1990). Methods of assessing ovarian development in fishes: a review. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* **41**: 199-222
- Wootton, R. J. (1984). Introduction: strategies and tactics in fish reproduction. *In*: G. W. Potts and R. J. Wootton (eds) *Fish reproduction: Strategies and Tactics*. pp. 1-12. London: Academic Press.
- Wootton, R. J. (1994). Life histories as sampling devices. *J. Fish Biol.* **45**: 1067-1077
- Wright, P. J. (1992). Ovarian development, spawning frequency and batch fecundity in *Encrasicholina heteroloba* (Ruppel, 1858). *J. Fish Biol.* **40**: 833-844
- Yannopoulos, A., Yannopoulos, S. & Soteriades-Vlahos, C. (1973). On the occurrence of ichthyoplankton in the Saronikos Gulf, Aegean Sea. anchovy and sardines in 69-70-71. *Rev. Trav. Inst. Pech. Maut. Nautes* **37** (2): 177-181
- Yaragina, N. A. & Marshall, C. T. (2000). Trophic influences on interannual and seasonal variation in the liver condition index of Northeast Arctic cod (*Gadus morhua*). *ICES J. Mar. Sci.* **57**: 42-55
- Yoneda, M., Tokimura, M., Fujita, H., Takeshita, N., Takeshita, K., Matsuyama, M. & Matsuura, S. (2001). Reproductive cycle, fecundity, and seasonal distribution of the anglerfish *Lophius litulon* in the East China and Yellow seas. *Fish. Bull.* **99**: 356-370
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. 4th ed. London: Prentice-Hall.
- Zwolinski, J., Stratoudakis, Y. & Soares, E. (2001). Intra-annual variation in the batch fecundity of sardine off Portugal. *J. Fish Biol.* **58**: 1633-1645
- Βουλγαρίδου, Π. (1997). Βιολογία και δυναμική της σαρδέλας *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1972) (Pisces, Clupeidae) στο Θερμαϊκό κόλπο. Μεταπτυχιακή διπλωματική εργασία Θεσ/νίκη.
- Γιαννουλάκη, Μ., Μαχιάς, Α., Σωμαράκης, Σ., Κουτσικόπουλος, Κ., Μανουσάκης, Α. & Τσιμενίδης, Ν. (2001). Η κατανομή της σαρδέλας (*Sardina pilchardus* Walb.) στην περιοχή του κ. Αιγαίου και του Ιονίου με τη χρήση ακουστικών μεθόδων. *Πρακτ. 10ου Παν/νίου Συν. Ιχθ/γων*: 61-64
- Γκάνιας, Κ., Σωμαράκης, Σ., Κουτσικόπουλος, Κ., Καραγκίτσου, Η., Μαχιάς, Α., Τσιμενίδης, Ν. & Θεοδώρου, Α. (2000). Ωκεανογραφική, ιχθυοπλακτονική και βιολογική μελέτη της αναπαραγωγής της σαρδέλας στις παράκτιες περιοχές της κεντρικής Ελλάδας. *Αλ. Νέα* **233**: 41-48
- Γκάνιας, Κ., Σωμαράκης, Σ., Κουτσικόπουλος, Κ., Μαχιάς, Α. & Θεοδώρου, Α. (2003). Ρυθμοί ατρήσιας στις ωοθήκες της Μεσογειακής σαρδέλας. *Πρακτικά 7^{ου} Παν/νίου Συμπ. Ωκ. Αλ.*
- Γκάνιας, Κ., Σωμαράκης, Σ., Κουτσικόπουλος, Κ., Μαχιάς, Α. & Θεοδώρου, Α. (2002). Η επίδραση της ατρήσιας και των κενών ωοθυλακίων στο γοναδοσωματικό δείκτη της σαρδέλας. *Πρακτ. 24^{ου} Παν/νίου Συν. Ε.Ε.Β.Ε.*: 41
- Γκάνιας, Κ., Σωμαράκης, Σ., Μαχιάς, Α. & Θεοδώρου, Α. (2001α). Η οικολογική σημασία του μεγέθους του αυγού της σαρδέλας (*Sardina pilchardus*) και παράμετροι που το επηρεάζουν. *Πρακτ. 23^{ου} Παν/νίου Συν. Ε.Ε.Β.Ε.*: 30
- Γκάνιας, Κ., Σωμαράκης, Σ., Μαχιάς, Α., Κουτσικόπουλος, Κ., Χριστόπουλος, Π. & Θεοδώρου, Α. (2001β). Μπορεί ο γοναδοσωματικός δείκτης να χρησιμοποιηθεί για να περιγράψει την αναπαραγωγική κατάσταση ενός πολλαπλού αποθέτη όπως η σαρδέλα;. *Πρακτ. 10ου Παν/νίου Συν. Ιχθ/γων*: 97-100
- Καλλιανιώτης, Α. Α. (1992). Βιολογία και δομή των πληθυσμών γόπας (*Boops boops* (L.)) στην θαλάσσια περιοχή νήσου Κρήτης. Διδακτορική διατριβή. Παν/μιο Κρήτης. σελ 233
- ✱ Κουτράκης, Ε., Τσικλήρας, Α. & Καμίδης, Ν. (2001). Στοιχεία βιολογίας της σαρδέλας *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1972) στον κόλπο της Καβάλας. *Πρακτ. 10ου Παν/νίου Συν. Ιχθ/γων*: 69-72
- Οικονομίδης, Π. (1997). *Ιχθυολογία*. Θεσ/νίκη.

-
- ✓ 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.
- Σωμαράκης, Σ. (1999). Ιχθυοπλαγκτό του βορειο-ανατολικού Αιγαίου με έμφαση στο γαύρο, *Engraulis encrasicolus* (Ιούνιος 1993, 1994, 1995, 1995). Διδακτορική διατριβή. Πανεπιστήμιο Κρήτης.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ Ι: Επίδραση της φορμόλης στο μέγεθος των ενηλίκων

Η μονιμοποίηση και συντήρηση των ψαριών σε διαλύματα φορμόλης επιδρά κι αλλοιώνει τα φυσικά τους χαρακτηριστικά (Parker 1963, Hunter 1985, Kristoffersen & Salvanes 1998). Στην παρούσα μελέτη η επίδραση της φορμόλης εξετάστηκε σε τρία διαφορετικά σωματικά χαρακτηριστικά της Μεσογειακής σαρδέλας: α) το ολικό μήκος, β) το ολικό βάρος και γ) το βάρος σώματος χωρίς εντόσθια.

Αμέσως μετά τη σύλληψή τους, είκοσι άτομα μετρήθηκαν επί του «ΦΙΛΙΑ» για το ολικό τους μήκος. Σε δέκα από τα άτομα αυτά μετρήθηκε το ολικό βάρος και στα υπόλοιπα δέκα το βάρος σώματος χωρίς εντόσθια. Στη συνέχεια, τα άτομα αυτά μονιμοποιήθηκαν όπως κι όλα τα δείγματα των ενηλίκων σε 10% ουδέτερη φορμόλη. Μετά την πάροδο 2 μηνών (μέσος χρόνος που μεσολαβούσε μεταξύ της συλλογής και της εργαστηριακής ανάλυσης ενός δείγματος), τα άτομα βγήκαν από τη φορμόλη και υπεβλήθησαν στις αντίστοιχες μετρήσεις. Η επίδραση της φορμόλης στα σωματικά χαρακτηριστικά (Q) των ψαριών εξετάστηκε με ανάλυση γραμμικής παλινδρόμησης (Kristoffersen & Salvanes 1998):

$$Q_f = a + b \cdot Q_i \quad (11)$$

όπου a και b οι συντελεστές της εξίσωσης, Q_i η αρχική τιμή του χαρακτηριστικού και Q_f η τιμή μετά τη μονιμοποίηση και διατήρηση επί 2 μήνες σε φορμόλη 10%.

Πίνακας 1.1. Συντελεστές των εξισώσεων γραμμικής παλινδρόμησης ($Q_f = a + b \cdot Q_i$) διαφόρων σωματικών χαρακτηριστικών της σαρδέλας πριν (Q_i) και μετά (Q_f) τη μονιμοποίηση και διατήρηση των ατόμων για 2 μήνες σε διάλυμα βασικής φορμόλης 10%. Εντός παρενθέσεως η σημαντικότητα (P) για $a=0$. Στην περίπτωση που $P > 0.05$ δίνεται η κλίση της εξίσωσης (b^*) θέτοντας $a=0$. n : αριθμός ατόμων. Επίσης, παρουσιάζονται και τα ποσοστά μεταβολής των χαρακτηριστικών που χρησιμοποιήθηκαν στις διορθώσεις.

Παράμετρος	Κατάσταση σώματος	a	b	r^2	b^*	r^2	n	Μεταβολή
Ολικό μήκος	Ολόκληρο	-0.691 (0.055)	1.07	1.00	1.02	0.99	10	
	Χωρίς εντόσθια	0.268 (0.489)	0.99	0.99	1.02	0.99	12	
	Σύνολο	-0.2825 (0.234)	1.03	0.99	1.02	0.99	22	-1.64%
Ολικό βάρος	Ολόκληρο	0.6808 (0.443)	0.86	0.97	0.90	0.97	10	+9.96%
	Χωρίς εντόσθια	0.147 (0.503)	0.93	1.00	0.94	0.99	12	+5.55%
	Σύνολο	0.149 (0.790)	0.92	0.98	0.93	0.98	22	

Σε γενικές γραμμές, η επίδραση της φορμόλης ήταν παρόμοια με αυτή που αναφέρεται από τον Hunter (1985) για το γαύρο *E. mordax* και συνίστατο σε ελάττωση του μήκους κι αύξηση του βάρους των ψαριών (Πίνακας 1.1). Παρόλα αυτά, τα ποσοστά μεταβολής των χαρακτηριστικών στην παρούσα μελέτη διέφεραν αρκετά από εκείνα που αναφέρονται από τον Hunter (1985). Η επίδραση της φορμόλης στο μήκος ήταν η ίδια είτε αφαιρούνταν τα εντόσθια των ατόμων είτε όχι

(ANCOVA: $P > 0.1$) και για το λόγο αυτό χρησιμοποιήθηκε μία κοινή εξίσωση (-1.64%). Από την άλλη πλευρά, η αύξηση του βάρους στα άτομα που αφαιρέθηκαν τα εντόσθια ήταν σημαντικά μικρότερη (+5.55%) απ' ό τι στα υπόλοιπα (+9.96%) (ANCOVA: $P < 0.01$) (Πίνακας I.1).

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ II: Εργαστηριακή ανάλυση ωοθηκών

1. Ιστολογική ανάλυση

Για την ιστολογική ανάλυση των ωοθηκών εφαρμόστηκαν οι τεχνικές που περιγράφονται από τον Καλλιανιώτη (1992) και τον Σωμαράκη (1999). Σε γενικές γραμμές, μετά τη ζύγιση, ένα μικρό κομμάτι (περίπου 0.1g) αφαιρούνταν από το μέσο της ωοθήκης και φυλάσσονταν σε 10% ουδέτερη φορμόλη. Με τη συγκέντρωση αρκετών παρασκευασμάτων, τα κομμάτια των ωοθηκών τοποθετούνταν σε ιστοκινέτα και υποβάλλονταν διαδοχικά στις διαδικασίες της αφυδάτωσης, της διαύγασης και της σκλήνωσης. Ακολουθούσε έγκλιση των παρασκευασμάτων σε παραφίνη και η παραγωγή τομών με τη χρήση μικροτόμου. Το πάχος των τομών ρυθμίστηκε στα 4-6 μm . ενώ η χρώση τους πραγματοποιήθηκε με αιματοξυλίνη και συμπληρωματική χρώση ηωσίνης (Clark 1981).

2. Μετρήσεις γονιμότητας ομάδας

Οι μετρήσεις της γονιμότητας έγιναν με τη βαρυμετρική μέθοδο, δηλαδή με αναγωγή του αριθμού των ωοκυττάρων ωορρηξίας ενός προζυγισμένου υποδείγματος ωοθήκης στο συνολικό της βάρος. Προκειμένου να αυξηθεί η ακρίβεια των μετρήσεων, από την κάθε ωοθήκη λαμβάνονταν 2-3 διαφορετικά υποδείγματα (Hunter et al. 1985). Η επιλογή των υποδειγμάτων γίνονταν τυχαία, εφόσον έχει δειχθεί ότι η κατανομή των ωοκυττάρων στην ωοθήκη της *S. pilchardus* είναι ομοιογενής (Pérez 1992, Casavola et al. 1996).

Σε πολλαπλούς αποθέτες με ακαθόριστο πρότυπο γονιμότητας, η ταυτοποίηση των ωοκυττάρων ωορρηξίας γίνεται παραδοσιακά κατά την ενυδάτωση, οπότε κι αποκτούν πολλαπλάσιο μέγεθος αλλά και διαφορετική εικόνα από τα υπόλοιπα ωοκύτταρα της ωοθήκης (Εικόνα II.1α). Για το λόγο αυτό, ο πλέον διαδεδομένος αλλά κι αξιόπιστος τρόπος υπολογισμού της γονιμότητας ομάδας σε τέτοιου τύπου αποθέτες είναι η μέθοδος των ενυδατωμένων ωοκυττάρων ('hydrated oocyte method', Hunter et al. 1985). Παρόλα αυτά, εξαιτίας της περιορισμένης χρονικής διάρκειας της ενυδάτωσης (Motos 1993, Zwolinski et al. 2001) και της συναθροιστικής συμπεριφοράς των γεννητόρων (Alheit, 1993, Ganias et al. 2003), οι ενυδατωμένες ωοθήκες είναι συχνά δύσκολο να αποκτηθούν (π.χ. Palomera & Pertierra 1993, παρούσα μελέτη).

Εικόνα II.1. Μικροσκοπική εικόνα ωοκυττάρων σαρδέλας από ωοθήκες στο στάδιο της ενυδάτωσης (α) και το τεταρτογενές στάδιο [(β): απλός φωτισμός, (γ): πολωμένο φως]. Κλίμακα: 1mm.

Στη Μεσογειακή σαρδέλα, η μικροσκοπική ταυτοποίηση των ωοκυττάρων ωορρηξίας μπορεί να γίνει αρκετά πριν από την έναρξη της ενυδάτωσης, διότι το 'χάσμα' μεγέθους ανάμεσα σε αυτά και τα μικρότερα ωοκύτταρα εμφανίζεται ήδη με το πέρας της λεκιθογένεσης. Στο τεταρτογενές στάδιο (§3.2, Ganias et al. *in press* β) (Εικόνα 3.6 & II.1β). Επιπλέον, η ταυτοποίηση των ωοκυττάρων ωορρηξίας από το τεταρτογενές στάδιο και μετά διευκολύνεται από την ύπαρξη πολλών μικρών ή μιας μεγάλης σταγόνας ελαίου, η οποία διακρίνεται στο κεντρικό ωόπλασμα με τη χρήση πολωμένου φωτός (Εικόνα II.1γ). Θεωρητικά λοιπόν, σε μετρήσεις γονιμότητας ομάδας της Μ.

σαρδέλας μπορούν εκτός από ενυδατωμένα θηλυκά να συμπεριλαμβάνονται όλα τα θηλυκά με ωοθήκες μετά και το τεταρτογενές στάδιο.

Προκειμένου να εξεταστεί αν ο υπολογισμός της γονιμότητας πριν και μετά την ενυδάτωση οδηγεί στα ίδια αποτελέσματα, εξισώσεις-2.6^α που υπολογίσθηκαν με τη χρησιμοποίηση θηλυκών στο τεταρτογενές στάδιο και το στάδιο μετανάστευσης του πυρήνα συγκρίθηκαν (ANCOVA) με αντίστοιχες εξισώσεις που υπολογίσθηκαν με τη μέθοδο των ενυδατωμένων ωοκυττάρων (Ganias et al. *in press β*). Η ανάλυση πραγματοποιήθηκε σε μήνες που ήταν διαθέσιμα αρκετά θηλυκά κι από τις δύο αυτές κατηγορίες (Αιγαίο: Δεκ 2000, Ιόνιο: Ιαν-Φεβ 2001, Πίνακας 2.3). Σε όλες τις περιπτώσεις, δε διαπιστώθηκαν στατιστικά σημαντικές διαφορές ανάμεσα στις δύο μεθόδους ($P > 0.1$, Εικόνα II.2). Το γεγονός αυτό επιβεβαίωσε την αξιοπιστία της μεθόδου των τεταρτογενών ωοκυττάρων ('tertiary oocyte method') και επέτρεψε τη χρησιμοποίησή θηλυκών μετά το στάδιο αυτό σε μετρήσεις γονιμότητας ομάδας σε περιπτώσεις χαμηλής διαθεσιμότητας ή παντελούς έλλειψης ενυδατωμένων θηλυκών.

Εικόνα II.2. Εξισώσεις γονιμότητας (F) με το βάρος σώματος χωρίς εντόσθια (W_g) για τη Μεσογειακή σαρδέλα. (α) Αιγαίο: Δεκέμβριος 2000; (β) Ιόνιο: Φεβρουάριος 2001. Μαύροι κύκλοι-συμπαγής γραμμή: ωοθήκες στο τεταρτογενές στάδιο και στο στάδιο μετανάστευσης πυρήνα, ανοιχτοί κύκλοι-διακεκομμένη γραμμή: ενυδατωμένες ωοθήκες.

3. Κατανομή συχνότητας μεγέθους ωοκυττάρων

Ένα μικρό κομμάτι (0.2-0.3g) από κάθε ωοθήκη τοποθετούνταν σε διάλυμα γλυκερίνης [33% κατ' όγκο διάλυμα γλυκερόλης (Hunter et al. 1985)], για να διατηρηθεί αμετάβλητο το μέγεθος των ωοκυττάρων (Hunter et al. 1985) και υποβάλλονταν σε ανάδευση για 15-20min, έως ότου να ολοκληρωθεί η αποκόλληση των ωοκυττάρων τόσο αναμεταξύ τους όσο κι από τις μεμβράνες τις ωοθήκης. Στη συνέχεια το υπο-δείγμα τοποθετούνταν σε κόσκινο 0.1mm και υποβάλλονταν σε μέτρια ροή νερού για 0.5-1min, ώστε να απαλλαχθεί από το μεγαλύτερο ποσοστό των περιττών στη μελέτη της δυναμικής της ωοθήκης πρωτογενών ωοκυττάρων (Barbierrri et al. 1994, Yoneda et al. 2001). Τέλος, το υπο-δείγμα τοποθετούνταν σε αντικειμενοφόρο πλάκα, σε 1-2 σταγόνες γλυκερίνης και με τη χρήση μικροσκοπίου εφοδιασμένου με μικρομετρικό φακό γίνονταν μετρήσεις διαμέτρου (0.001mm) σε 200-300 ωοκύτταρα.

Σε ωοθήκες μετά το τεταρτογενές στάδιο, οι μετρήσεις διαμέτρων συνοδεύονταν από την αναγνώριση και την καταγραφή των ωοκυττάρων ωορρηξίας, τα οποία όπως αναφέρθηκε διέφεραν τόσο στο μέγεθος όσο και τη μικροσκοπική τους εικόνα σε σχέση με τα μικρότερα ωοκύτταρα. Συνεπώς, στις ωοθήκες αυτές ήταν επιπλέον δυνατός ο υπολογισμός της μέσης διαμέτρου των ωοκυττάρων της ομάδας ωορρηξίας.

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ ΙΙΙ: Σχέσεις μήκους – βάρους & δείκτης ευρωστίας

Για την περιγραφή της σωματικής κατάστασης της Μ. σαρδέλας, εξετάστηκαν δείκτες ευρωστίας που προκύπτουν από την αλλομετρική εξίσωση του βάρους σώματος με το ολικό μήκος ($W_i = aL_i^b$). Πιο συγκεκριμένα, εξετάστηκαν ο δείκτης του Fulton ($K=W_i/L_i^3$, Fulton 1904) κι ο σχετικός δείκτης ευρωστίας ($K_n=W_i/L_i^b$, Le Cren 1951, Ricker 1975).

Ο δείκτης K εφαρμόζεται στην περίπτωση της ισομετρικής αύξησης ($b=3$) (Bolger & Connolly 1989, Cone 1989). Από τις 41 εξισώσεις μήκους-βάρους της παρούσας μελέτης, οι 11 (27%) ακολουθούσαν το ισομετρικό πρότυπο ενώ οι υπόλοιπες 30 το αλλομετρικό (Πίνακας ΙΙΙ.1). Εξαιτίας της απόκλισης από την ισομετρία, ο δείκτης K αυξάνονταν σημαντικά με το μήκος των ατόμων ($F=396.04$, $P<0.01$), οπότε κρίθηκε ακατάλληλος ως δείκτης ευρωστίας της σαρδέλας. Στην περίπτωση αυτή, εφαρμόζεται ο δείκτης K_n κι όλα τα δεδομένα μήκους βάρους προσαρμόζονται σε μία κοινή εξίσωση, από την οποία υπολογίζεται ένας συνολικός συντελεστής αλλομετρίας, b (π.χ. Stergiou 1993) (Πίνακας ΙΙΙ.2).

Πίνακας ΙΙΙ.1. Παράμετροι της αλλομετρικής εξίσωσης $\log W_i = \log a + b \cdot \log L_i$ του βάρους (W_i) με το ολικό μήκος (L_i) της σαρδέλας, για το σύνολο των μηνών της μελέτης και για τις δύο περιοχές (Αιγαίο-Ιόνιο). n : αριθμός ατόμων, t : στατιστικό δοκιμασίας Student (απόλυτη τιμή) για την περίπτωση ισομετρίας ($b=3$).

Έτος	Μήνας	Αιγαίο						Ιόνιο					
		$\log a$	b	r^2	n	t		$\log a$	b	r^2	n	t	
1999	Σεπ	-2.317	3.208	0.922	398	4.44		-	-	-		-	
	Οκτ	-2.441	3.312	0.913	567	7.25		-1.656	2.581	0.908	287	8.72	
	Νοε	-2.139	3.023	0.914	1095	0.92*		-1.855	2.779	0.929	233	4.42	
	Δεκ	-2.110	2.989	0.900	971	0.55*		-2.375	3.203	0.968	981	10.9	
2000	Ιαν	-2.634	3.420	0.897	400	7.24		-	-	-		-	
	Φεβ	-2.149	3.016	0.897	473	0.31*		-1.858	2.762	0.847	477	4.40	
	Μαρ	-2.042	2.972	0.915	525	0.88*		-2.140	3.010	0.922	1284	0.35*	
	Απρ	-2.036	2.973	0.957	598	0.64*		-2.041	2.931	0.933	596	10.2	
	Μαϊ	-1.784	2.760	0.849	414	4.18		-2.418	3.296	0.959	364	8.32	
	Ιουν	-1.937	2.894	0.842	425	1.68		-2.199	3.109	0.937	353	2.54	
	Ιουλ	-2.312	3.225	0.960	363	6.64		-2.156	3.068	0.821	408	0.95*	
	Αυγ	-2.177	3.107	0.960	368	3.21		-1.924	2.856	0.767	351	4.91	
	Σεπ	-2.415	3.301	0.927	311	5.70		-2.149	3.053	0.867	320	0.77*	
	Οκτ	-2.462	3.335	0.922	328	6.26		-2.421	3.279	0.954	544	9.00	
	Νοε	-2.438	3.298	0.955	471	9.11		-2.251	3.119	0.891	433	2.18	
	Δεκ	-2.519	3.374	0.911	1519	14.38		-2.037	2.904	0.899	316	1.74	
2001	Ιαν	-2.025	2.913	0.908	272	1.55*		-2.289	3.126	0.946	922	5.14	
	Φεβ	-1.780	2.732	0.876	229	5.82		-2.048	2.919	0.969	1760	6.64	
	Μαρ	-1.779	2.754	0.858	305	3.38		-2.176	3.042	0.946	496	1.30*	
	Απρ	-1.938	2.896	0.924	299	2.15		-2.052	2.922	0.955	184	1.65*	
	Μαϊ	-2.466	3.344	0.951	132	5.14		-2.314	3.193	0.956	93	2.67	
	Ιουν	-	-	-	-	-		-2.590	3.434	0.926	194	6.21	

* $P>0.05$

Στην περίπτωση που στην εξίσωση του K_n συμμετείχε το ολικό βάρος, ο δείκτης παρουσίαζε εξάρτηση από το στάδιο γεννητικής ωρίμανσης (ANOVA: $F=16.29$, $P<0.05$), γεγονός που αποδίδεται στην επίδραση του βάρους της ωθήκης στο ολικό βάρος. Αντίθετα, ο K_n που υπολογίστηκε από το βάρος σώματος χωρίς εντόσθια δεν επηρεάζονταν από το στάδιο ωρίμανσης της ωθήκης (ANOVA: $F=1.60$, $P>0.05$), και κατά συνέπεια κρίθηκε καταλληλότερος για την εκτίμηση της ευρωστίας στη σαρδέλα.

Πίνακας III.2. Παράμετροι της αλλομετρικής εξίσωσης ($W_i=a \cdot L_i^b$) του βάρους (W_i) με το ολικό μήκος (L_i) της σαρδέλας, για το σύνολο των δεδομένων (θηλυκά). t : στατιστικό δοκιμασίας-Student για την περίπτωση ισομετρίας ($b=3$) (εντός παρενθέσεως η σημαντικότητα).

W_i	a	b	r^2	t
Ολικό	0.0055	3.139	0.92	11.47 (0.000)
Χωρίς εντόσθια	0.0042	3.233	0.93	19.24 (0.000)

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ IV: Πίνακες παραμέτρων ειδικής ημερήσιας γονιμότητας

Το παράρτημα αυτό περιέχει τους πίνακες με τα αποτελέσματα των αναλύσεων των δειγμάτων που χρησιμοποιήθηκαν για τις εκτιμήσεις της ειδικής ημερήσιας γονιμότητας (F_s) στα πέντε χωροχρονικά στρώματα. Επίσης δίνονται και τα αποτελέσματα της ιστολογικής ανάλυσης των ωοθηκών που χρησιμοποιήθηκαν στις εκτιμήσεις της συχνότητας ωοτοκίας. Ως ανενεργά ορίζονται τα ανώριμα θηλυκά (περιέχουν μόνο πρωτογενή ωοκύτταρα) ή τα θηλυκά με ατρησία-2 ή -3. W : μέσο βάρος αναπαραγωγικά ενεργών θηλυκών. F : μέση εκτιμώμενη γονιμότητα ομάδας. R : αναλογία φύλου. E : επαγγελματική αλιεία. Π : πειραματική αλιεία. A : ανενεργά. E : ενυδατωμένα. Ω : ωοτοκούντα.

Πίνακας IV.1. Χωροχρονικό στρώμα i: Αιγαίο, Νοέμβριος-Δεκέμβριος 1999.

Δείγμα	Αλιεία	Ημερομηνία	W	F	R	Κλάσμα από					
						A	E	Ω	POF - 0	POF - 1	POF - 2 Όχι POF
ed09	E	2-Δεκ.-99	18.50	6505	0.429				0.27	0.07	0.07 0.60
ed10	E	5-Δεκ.-99	18.98	6763	0.380				0.80	0.13	0.07
ed11	E	8-Δεκ.-99	19.20	6935	0.406	0.20			0.33	0.20	0.27
ed12	E	11-Δεκ.-99	26.83	9535	0.500	0.07				0.07 0.13	0.73
ed13	E	11-Δεκ.-99	17.13	6118	0.098				0.60		0.40
ed14	E	11-Δεκ.-99	17.55	6305	0.620	0.27				0.07 0.13	0.53
ed16	E	13-Δεκ.-99	19.73	7076	0.424	0.29					0.07 0.64
en1	E	13-Νοε.-99	16.19	5768	0.409	0.13			0.13		0.73
en2	E	14-Νοε.-99	21.57	7691	0.600	0.27			0.27	0.07	0.40
en3	E	18-Νοε.-99	22.34	7892	0.567	0.33			0.13	0.07 0.07	0.40
en5	E	19-Νοε.-99	18.25	6505	0.510					0.13 0.07	0.80
en7	E	28-Νοε.-99	22.03	7731	0.548			0.13	0.20		0.67
en8	E	30-Νοε.-99	20.52	7269	0.735	0.07			0.07	0.07 0.13	0.67
sd2	E	9-Δεκ.-99	17.81	6294	0.720	0.06				0.06 0.12	0.76
sd3	E	9-Δεκ.-99	18.08	6369	0.583				0.06	0.13 0.06	0.75
sd4	E	9-Δεκ.-99	19.27	6829	0.673				0.06	0.25 0.06	0.63
sd6	E	16-Δεκ.-99	17.01	6036	0.940				0.05	0.21 0.16	0.58
sn1	E	24-Νοε.-99	16.02	5718	0.744	0.05			0.05	0.10 0.20	0.60
sn2	E	26-Νοε.-99	18.92	6700	0.540	0.07			0.07		0.07 0.80
sn5	E	29-Νοε.-99	16.80	5969	0.289	0.06			0.44	0.13	0.38
sn6	E	27-Νοε.-99	17.16	6109	0.440				0.53	0.07	0.40
sn7	E	30-Νοε.-99	19.69	7015	0.306				0.47		0.53
sn8	E	30-Νοε.-99	18.55	6524	0.360				0.27	0.07	0.67
Tr01	Π	28-Νοε.-99	18.46	6632	0.680				0.05	0.10 0.10	0.75
Tr03	Π	3-Δεκ.-99	19.46	6878	0.982						0.15 0.85
Tr04	Π	3-Δεκ.-99	18.71	6609	0.340				0.35	0.10 0.05	0.50
Tr05	Π	4-Δεκ.-99	17.74	6271	0.640					0.18 0.18	0.65
Tr10	Π	18-Δεκ.-99	17.29	6159	0.840	0.10					0.05 0.85

Πίνακας IV.2. Χωροχρονικό στρώμα ii: Αιγαίο, Φεβρουάριος-Απρίλιος 2000.

Δείγμα	Αλιεία	Ημερομηνία	W	F	R	Κλάσμα από						
						A	E	Ω	POF - 0	POF - 1	POF - 2	Όχι POFs
EA2	E	10-Απρ-00	23.96	9386	0.655	0.17				0.17		0.67
EA3	E	14-Απρ-00	22.68	8960	0.645						0.20	0.80
EA4	E	25-Απρ-00	19.44	7680	0.489					0.33		0.67
EA5	E	30-Απρ-00	18.41	7183	0.435	0.17					0.33	0.50
EM1	E	04-Μαρ-00	23.31	9161	0.651				0.25	0.25		0.50
EM2	E	08-Μαρ-00	24.78	9686	0.578	0.17					0.33	0.50
EM3	E	10-Μαρ-00	28.58	11286	0.527	0.50			0.25			0.25
EM4	E	13-Μαρ-00	20.26	7959	0.540	0.57				0.14	0.14	0.14
EM5	E	24-Μαρ-00	20.62	7930	0.431	0.50						0.50
EΦ1	E	07-Φεβ-00	22.34	8388	0.421	0.89						0.11
EΦ2	E	13-Φεβ-00	17.66	6849	0.495	0.13						0.88
EΦ3	E	18-Φεβ-00	17.18	6750	0.558	0.50					0.13	0.38
EΦ4	E	20-Φεβ-00	19.95	7746	0.452	0.25				0.08		0.67
EΦ5	E	27-Φεβ-00	17.15	6677	0.384	0.40						0.60
ΣΑ1	E	14-Απρ-00	30.99	12155	0.806	0.13				0.13	0.13	0.63
ΣΑ2	E	15-Απρ-00	31.32	12067	0.769	0.63						0.38
ΣΑ3α	E	20-Απρ-00	14.47	5802	0.536	0.80					0.20	
ΣΑ3β	E	20-Απρ-00	18.67	7219	0.510	0.60					0.20	0.20
ΣΜ1	E	21-Μαρ-00	29.71	11493	0.742	0.20				0.20		0.60
ΣΜ2	E	22-Μαρ-00	23.27	9186	0.709	0.57						0.43
ΣΜ3	E	27-Μαρ-00	20.48	7989	0.254				0.80		0.10	0.10
ΣΜ4	E	29-Μαρ-00	23.68	9164	0.381	0.07			0.71	0.07		0.14
ΣΦ1	E	22-Φεβ-00	15.52	5952	0.359				0.55	0.18	0.09	0.18
ΣΦ2	E	22-Φεβ-00	14.27	5429	0.292				0.33	0.08	0.08	0.50
ΣΦ3	E	25-Φεβ-00	15.23	5956	0.485	0.27				0.09	0.18	0.45

Πίνακας IV.3. Χωροχρονικό στρώμα iii: Αιγαίο, Νοέμβριος-Δεκέμβριος 2000.

Δείγμα	Αλιεία	Ημερομηνία	W	F	R	Κλάσμα από					
						A	E	Ω	POF - 0	POF - 1	POF - 2 Όχι POFs
ed1-00	E	02-Δεκ-00	16.68	5540	0.333				0.17	0.08	0.17 0.58
ed2-00	E	03-Δεκ-00	17.15	5745	0.639					0.07	0.93
ed3-00	E	04-Δεκ-00	16.19	5247	0.444				0.20	0.13	0.13 0.53
ed4-00	E	05-Δεκ-00	15.60	4991	0.429				0.27		0.13 0.60
ed5-00	E	07-Δεκ-00	16.11	5227	0.514				0.07	0.07	0.20 0.67
ed6-00	E	12-Δεκ-00	17.03	5685	0.667				0.13	0.13	0.13 0.60
en5-00	E	26-Νοε-00	20.98	7364	0.625						0.20 0.80
en6-00	E	28-Νοε-00	15.06	4892	0.622	0.13			0.07		0.80
en7-00	E	29-Νοε-00	12.36	3740	0.556	0.07			0.07		0.86
sd1-00	E	15-Δεκ-00	23.26	8152	0.565				0.21	0.07	0.07 0.64
sd2-00	E	15-Δεκ-00	22.47	7863	0.550				0.27	0.20	0.13 0.40
sd3-00	E	15-Δεκ-00	20.12	7017	0.133				0.60		0.20 0.20
sd4-00	E	15-Δεκ-00	18.36	6247	0.098				0.67		0.11 0.22
sn1-00	E	11-Δεκ-00	25.65	9325	0.258				0.60	0.07	0.33
sn2-00	E	13-Δεκ-00	17.32	5788	0.804				0.20	0.13	0.07 0.60
sn3-00	E	08-Δεκ-00	27.13	9908	0.340				0.40		0.60
sn5-00	E	21-Νοε-00	23.26	8343	0.734						0.07 0.93
sn6-00	E	22-Νοε-00	20.83	7322	0.321	0.07			0.20	0.07	0.13 0.53
sn7-00	E	25-Νοε-00	24.34	8864	0.203				0.69		0.31
Tr01-00	Π	06-Δεκ-00	15.97	5211	0.338				0.09	0.18	0.09 0.64
Tr02-00	Π	06-Δεκ-00	17.33	5823	0.254	0.13			0.47		0.40
Tr03-00	Π	07-Δεκ-00	18.96	6507	0.356				0.23		0.77
Tr06-00	Π	10-Δεκ-00	18.17	6193	0.414				0.20	0.13	0.13 0.53
Tr07-00	Π	13-Δεκ-00	18.37	5978	0.172		0.13		0.13	0.20	0.53
Tr08-00	Π	13-Δεκ-00	17.47	5837	0.350			0.13	0.80		0.07
Tr09-00	Π	13-Δεκ-00	19.31	6568	0.611				0.47	0.13	0.07 0.33
Tr10-00	Π	14-Δεκ-00	16.47	5383	0.736				0.07	0.07	0.86
Tr11-00	Π	15-Δεκ-00	23.12	7599	0.270		0.27			0.25	0.08 0.40
Tr12-00	Π	16-Δεκ-00	16.60	5485	0.526					0.20	0.07 0.73
Tr13-00	Π	16-Δεκ-00	16.67	5535	0.672	0.13				0.13	0.13 0.60

Πίνακας IV.4. Χωροχρονικό στρώμα in: Ιόνιο, Φεβρουάριος-Απρίλιος 2000.

Δείγμα	Αλιεία	Ημερομηνία	W	F	R	Κλάσμα από						
						A	E	Ω	POF - 0POF - 1POF - 2Όχι POFs			
IA1	E	01-Απρ-00	11.82	5340	0.422				0.17	0.08	0.75	
IA13	E	13-Απρ-00	16.46	7533	0.584	0.70					0.30	
IA21	E	21-Απρ-00	13.02	5885	0.255	0.12			0.06	0.24	0.18	0.41
IA7	E	07-Απρ-00	14.00	6410	0.419	0.15			0.15	0.08	0.15	0.46
IM1	E	01-Μαρ-00	17.35	7725	0.435				0.86			0.14
IM10	E	10-Μαρ-00	17.57	7867	0.519				0.36			0.64
IM11	E	11-Μαρ-00	15.46	6979	0.472				0.18	0.18	0.18	0.45
IM16	E	16-Μαρ-00	17.85	7943	0.462							1.00
IM18	E	18-Μαρ-00	11.44	5161	0.527	0.20			0.10	0.10		0.60
IM20	E	20-Μαρ-00	15.69	6904	0.571							1.00
IM24	E	24-Μαρ-00	12.94	5822	0.405				0.43	0.07	0.14	0.36
IM6	E	01-Μαρ-00	14.67	6539	0.398				0.27	0.07		0.67
IM6β	E	06-Μαρ-00	14.34	6319	0.527							1.00
IΦ14	E	14-Φεβ-00	13.72	6181	0.392	0.08			0.17	0.08	0.08	0.58
IΦ2	E	02-Φεβ-00	22.56	9989	0.653							1.00
IΦ22	E	22-Φεβ-00	15.21	6799	0.460				0.18		0.09	0.73
IΦ29	E	29-Φεβ-00	15.12	6778	0.497				0.20			0.80
IΦ9	E	09-Φεβ-00	16.57	7241	0.554				0.14			0.86

Πίνακας IV.5. Χωροχρονικό στρώμα ν: Ιόνιο, Ιανουάριος-Φεβρουάριος 2001.

Δείγμα	Αλεία	Ημερομηνία	W	F	R	Κλάσμα από			
						Ανενεργά	Ενυδατωμένα	Ωτοκοκύντα	POF - 0 POF - 1 POF - 2 Όχι POFs
Tr14-01	Π	27-Ιαν-01	15.84	5106	0.773			0.07	0.13 0.07 0.73
Tr15-01	Π	27-Ιαν-01	15.23	4917	0.518			0.43	0.07 0.50
Tr16-01	Π	27-Ιαν-01	14.37	4602	0.444			0.13	0.13 0.13 0.60
Tr17-01	Π	30-Ιαν-01	18.09	5897	0.763	0.07			0.13 0.20 0.60
Tr18-01	Π	02-Φεβ-01	10.89	3349	0.564				0.07 0.93
Tr19-01	Π	07-Φεβ-01	16.52	5164	0.403	0.27	0.07	0.27	0.07 0.13 0.20
Tr20-01	Π	07-Φεβ-01	14.70	4705	0.448			0.27	0.07 0.07 0.60
Tr21-01	Π	07-Φεβ-01	15.77	5123	0.192			0.67	0.07 0.07 0.20
Tr22-01	Π	08-Φεβ-01	11.70	3604	0.589				0.07 0.93
B1	E	07-Φεβ-01	12.49	3960	0.304	0.17		0.17	0.67
II28-01	E	28-Ιαν-01	23.30	7976	0.951				0.13 0.13 0.73
II29-01	E	29-Ιαν-01	14.97	4803	0.800				0.07 0.93
II30-01	E	30-Ιαν-01	17.04	5515	0.554			0.07	0.07 0.13 0.73
II31α-01	E	31-Ιαν-01	14.60	4726	0.771				0.13 0.07 0.80
II31β-01	E	31-Ιαν-01	19.38	6461	0.581				0.20 0.20 0.60
II31γ-01	E	31-Ιαν-01	18.93	6291	0.526	0.07			0.21 0.14 0.57
II7-01	E	07-Ιαν-01	11.54	3724	0.673				1.00
IM3-01	E	03-Μαρ-01	12.52	3912	0.588				1.00
IΦ1-01	E	01-Φεβ-01	12.33	3809	0.480	0.38			0.25 0.38
IΦ14-01	E	14-Φεβ-01	10.20	3073	0.680				0.14 0.14 0.71
IΦ2-01	E	02-Φεβ-01	20.30	6808	1.000				0.07 0.07 0.86
IΦ4-01	E	04-Φεβ-01	17.80	5883	0.824			0.07	0.93
IΦ4β-01	E	04-Φεβ-01	14.32	4630	0.900				0.07 0.14 0.79
IΦ5-01	E	04-Φεβ-01	10.87	3303	0.765	0.08			0.92
IΦ6α-01	E	06-Φεβ-01	21.68	7267	0.655	0.07			0.93
IΦ6β-01	E	06-Φεβ-01	18.38	6066	0.315			0.08	0.23 0.08 0.62
IΦ7-01	E	07-Φεβ-01	12.25	3824	0.880	0.07			0.07 0.87
IΦ9-01	E	09-Φεβ-01	17.09	5604	0.882			0.07	0.07 0.13 0.73
Λ11	E	07-Φεβ-01	19.71	6556	0.694			0.13	0.20 0.13 0.53
Λ12	E	07-Φεβ-01	17.59	5797	0.538				0.11 0.11 0.78

ΠΑΡΑΡΤΗΜΑ V: Πίνακες ετήσιας γονιμότητας

Το παράρτημα αυτό περιέχει τους πίνακες με τα αποτελέσματα των αναλύσεων για τις εκτιμήσεις ετήσιας γονιμότητας (Fa) των αναπαραγωγικών περιόδων 1999-2000 και 2000-2001. Πιο συγκεκριμένα, για κάθε κλάση μήκους (11.5-12.9, 13-14.9 και >15cm), παρουσιάζεται η χρονική διευθέτηση των ωοτοκίων και των αβγών που παράγονται σε κάθε μία απ' αυτές (έτσι όπως προβλέπονται από την εξίσωση 5.2), για κοόρτες θηλυκών που εισέρχονται στην αναπαραγωγή στην αρχή διαδοχικών μηνών. Η ετήσια γονιμότητα της κάθε κοόρτης υπολογίζεται ως το άθροισμα των αβγών που προβλέπεται ότι παράγονται από το σύνολο των ωοτοκίων της αναπαραγωγικής περιόδου.

Πίνακας V.1. Αναπαραγωγική περίοδος 1999- 2000.

Κλάση μήκους	Κοόρτη γεννητόρων									
	Οκτώβριος		Νοέμβριος		Δεκέμβριος		Ιανουάριος		Φεβρουάριος	
	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F
11.5-12.9	15-Οκτ	3322	15-Νοε	4174	15-Δεκ	2602	15-Ιαν	3317	15-Φεβ	4377
	29-Οκτ	3322	29-Νοε	4174	29-Δεκ	2602	29-Ιαν	3317	1-Μαρ	4483
	12-Νοε	4174	13-Δεκ	2602	12-Ιαν	3317	12-Φεβ	4377	15-Μαρ	4483
	26-Νοε	4174	27-Δεκ	2602	26-Ιαν	3317	26-Φεβ	4377	29-Μαρ	4483
	10-Δεκ	2602	10-Ιαν	3317	9-Φεβ	4377	12-Μαρ	4483	12-Απρ	4845
	25-Δεκ	2602	25-Ιαν	3317	24-Φεβ	4377	27-Μαρ	4483	27-Απρ	4845
	8-Ιαν	3317	8-Φεβ	4377	10-Μαρ	4483	10-Απρ	4845	11-Μαϊ	5408
F_a		23513		24563		25075		29199		32924
13-14.9	10-Οκτ	6493	10-Νοε	6201	10-Δεκ	6096	10-Ιαν	6111	10-Φεβ	6296
	19-Οκτ	6493	19-Νοε	6201	19-Δεκ	6096	19-Ιαν	6111	19-Φεβ	6296
	28-Οκτ	6493	28-Νοε	6201	28-Δεκ	6096	28-Ιαν	6111	28-Φεβ	6296
	6-Νοε	6201	7-Δεκ	6096	6-Ιαν	6111	6-Φεβ	6296	9-Μαρ	7344
	15-Νοε	6201	16-Δεκ	6096	15-Ιαν	6111	15-Φεβ	6296	18-Μαρ	7344
	24-Νοε	6201	25-Δεκ	6096	24-Ιαν	6111	24-Φεβ	6296	27-Μαρ	7344
	3-Δεκ	6096	3-Ιαν	6111	2-Φεβ	6296	5-Μαρ	7344	5-Απρ	7578
	12-Δεκ	6096	12-Ιαν	6111	11-Φεβ	6296	14-Μαρ	7344	14-Απρ	7578
	21-Δεκ	6096	21-Ιαν	6111	20-Φεβ	6296	23-Μαρ	7344	23-Απρ	7578
	30-Δεκ	6096	30-Ιαν	6111	1-Μαρ	7344	1-Απρ	7578	2-Μαϊ	8496
	8-Ιαν	6111	8-Φεβ	6296	10-Μαρ	7344	10-Απρ	7578	11-Μαϊ	8496
	17-Ιαν	6111	17-Φεβ	6296	19-Μαρ	7344	19-Απρ	7578	20-Μαϊ	8496
	26-Ιαν	6111	26-Φεβ	6296	28-Μαρ	7344	28-Απρ	7578	29-Μαϊ	8496
	4-Φεβ	6296	7-Μαρ	7344	6-Απρ	7578	7-Μαϊ	8496	7-Ιουν	8210
	13-Φεβ	6296	16-Μαρ	7344	15-Απρ	7578	16-Μαϊ	8496	16-Ιουν	8210
F_a		93391		94911		100041		106557		114058
>15	9-Οκτ	9718	9-Νοε	9708	9-Δεκ	9211	9-Ιαν	9027	9-Φεβ	8086
	17-Οκτ	9718	17-Νοε	9708	17-Δεκ	9211	17-Ιαν	9027	17-Φεβ	8086
	25-Οκτ	9718	25-Νοε	9708	25-Δεκ	9211	25-Ιαν	9027	25-Φεβ	8086
	2-Νοε	9708	3-Δεκ	9211	2-Ιαν	9027	2-Φεβ	8086	5-Μαρ	11368
	10-Νοε	9708	11-Δεκ	9211	11-Ιαν	9027	10-Φεβ	8086	13-Μαρ	11368
	18-Νοε	9708	19-Δεκ	9211	18-Ιαν	9027	18-Φεβ	8086	21-Μαρ	11368
	26-Νοε	9708	27-Δεκ	9211	26-Ιαν	9027	26-Φεβ	8086	29-Μαρ	11368
	4-Δεκ	9211	4-Ιαν	9027	3-Φεβ	8086	6-Μαρ	11368	6-Απρ	12703
	20-Δεκ	9211	12-Ιαν	9027	11-Φεβ	8086	14-Μαρ	11368	14-Απρ	12703
	29-Δεκ	9211	20-Ιαν	9027	19-Φεβ	8086	22-Μαρ	11368	22-Απρ	12703
	6-Ιαν	9211	29-Ιαν	9027	28-Φεβ	8086	31-Μαρ	11368	1-Μαϊ	11835
	14-Ιαν	9027	6-Φεβ	8086	8-Μαρ	11368	8-Απρ	12703	9-Μαϊ	11835
	14-Ιαν	9027	14-Φεβ	8086	16-Μαρ	11368	16-Απρ	12703	17-Μαϊ	11835
	22-Ιαν	9027	22-Φεβ	8086	24-Μαρ	11368	24-Απρ	12703	25-Μαϊ	11835
	30-Ιαν	9027	2-Μαρ	11368	1-Απρ	12703	2-Μαϊ	11835	3-Ιουν	10666
	7-Φεβ	8086	10-Μαρ	11368	9-Απρ	12703	10-Μαϊ	11835	10-Ιουν	10666
	15-Φεβ	8086	18-Μαρ	11368	17-Απρ	12703	18-Μαϊ	11835	18-Ιουν	10666
F_a		157110		160438		168298		178511		187177

Πίνακας V.2. Αναπαραγωγική περίοδος 2000 – 2001.

Κλάση μήκους	Κοόρτη γεννητόρων											
	Σεπτέμβριος		Οκτώβριος		Νοέμβριος		Δεκέμβριος		Ιανουάριος		Φεβρουάριος	
	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F	Ημ/νία	F
11.5-12.9					29-Νοε	3784	29-Δεκ	4372	29-Ιαν	3692	1-Μαρ	4705
					13-Δεκ	4372	12-Ιαν	3692	12-Φεβ	3196	15-Μαρ	4705
					27-Δεκ	4372	26-Ιαν	3692	26-Φεβ	3196	29-Μαρ	4705
					10-Ιαν	3692	9-Φεβ	3196	12-Μαρ	4705	12-Απρ	6392
					25-Ιαν	3692	24-Φεβ	3196	27-Μαρ	4705	27-Απρ	6392
					8-Φεβ	3196	10-Μαρ	4705	10-Απρ	6392	11-Μαί	7088
	F_a					23108		22853		25886		33987
13-14.9	10-Σεπ	6987	10-Οκτ	6688	10-Νοε	6344	10-Δεκ	6248	10-Ιαν	6197		
	19-Σεπ	6987	19-Οκτ	6688	19-Νοε	6344	19-Δεκ	6248	19-Ιαν	6197		
	28-Σεπ	6987	28-Οκτ	6688	28-Νοε	6344	28-Δεκ	6248	28-Ιαν	6197		
	7-Οκτ	6688	6-Νοε	6344	7-Δεκ	6248	6-Ιαν	6197	6-Φεβ	6590		
	16-Οκτ	6688	15-Νοε	6344	16-Δεκ	6248	15-Ιαν	6197	15-Φεβ	6590		
	25-Οκτ	6688	24-Νοε	6344	25-Δεκ	6248	24-Ιαν	6197	24-Φεβ	6590		
	3-Νοε	6344	3-Δεκ	6248	3-Ιαν	6197	2-Φεβ	6590	5-Μαρ	7838		
	12-Νοε	6344	12-Δεκ	6248	12-Ιαν	6197	11-Φεβ	6590	14-Μαρ	7838		
	21-Νοε	6344	21-Δεκ	6248	21-Ιαν	6197	20-Φεβ	6590	23-Μαρ	7838		
	30-Νοε	6344	30-Δεκ	6197	30-Ιαν	6197	1-Μαρ	7838	1-Απρ	8398		
	9-Δεκ	6248	8-Ιαν	6197	8-Φεβ	6590	10-Μαρ	7838	10-Απρ	8398		
	18-Δεκ	6248	17-Ιαν	6197	17-Φεβ	6590	19-Μαρ	7838	19-Απρ	8398		
	27-Δεκ	6248	26-Ιαν	6197	26-Φεβ	6590	28-Μαρ	7838	28-Απρ	8398		
	3-Ιαν	6197	4-Φεβ	6590	7-Μαρ	7838	6-Απρ	8398	7-Μαί	9184		
F_a		91342		89218		90172		96855		104651		
>15	9-Σεπ	9877	9-Οκτ	10694	9-Νοε	9420	9-Δεκ	10200				
	17-Σεπ	9877	17-Οκτ	10694	17-Νοε	9420	17-Δεκ	10200				
	25-Σεπ	9877	25-Οκτ	10694	25-Νοε	9420	25-Δεκ	10200				
	30-Οκτ	10694	2-Νοε	9420	3-Δεκ	10200	2-Ιαν	8980				
	11-Οκτ	10694	10-Νοε	9420	11-Δεκ	10200	11-Ιαν	8980				
	19-Οκτ	10694	18-Νοε	9420	19-Δεκ	10200	18-Ιαν	8980				
	27-Οκτ	10694	26-Νοε	9420	27-Δεκ	10200	26-Ιαν	8980				
	4-Νοε	9420	4-Δεκ	10200	4-Ιαν	8980	3-Φεβ	9072				
	12-Νοε	9420	20-Δεκ	10200	12-Ιαν	8980	11-Φεβ	9072				
	20-Νοε	9420	29-Δεκ	10200	20-Ιαν	8980	19-Φεβ	9072				
	30-Νοε	9420	6-Ιαν	10200	29-Ιαν	8980	28-Φεβ	9072				
	7-Δεκ	10200	14-Ιαν	8980	6-Φεβ	9072	8-Μαρ	10081				
	15-Δεκ	10200	14-Ιαν	8980	14-Φεβ	9072	16-Μαρ	10081				
	23-Δεκ	10200	22-Ιαν	8980	22-Φεβ	9072	24-Μαρ	10081				
	31-Δεκ	10200	30-Ιαν	8980	2-Μαρ	10081	1-Απρ	11889				
	8-Ιαν	8980	7-Φεβ	9072	10-Μαρ	10081	9-Απρ	11889				

Πίνακας V.2. Συνέχεια

16-Ιαν	8980	15-Φεβ	9072	18-Μαρ	10081	17-Απρ	11889
24-Ιαν	8980	23-Φεβ	9072	26-Μαρ	10081	25-Απρ	11889
1-Φεβ	9072	3-Μαρ	10081	3-Απρ	11889	3-Μαΐ	12811
10-Φεβ	9072	11-Μαρ	10081	11-Απρ	11889	11-Μαΐ	12811
F_c	195971		193860		196298		206229

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ

004000072382

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ

004000072382