

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΔΙΑΤΜΗΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ
ΣΠΟΥΔΩΝ**

ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

"Διερεύνηση του φαινομένου της αντιστάθμισης στην εντατική εκτροφή της τσιπούρας (*Sparus aurata L.*)"



ΠΑΝΤΑΡΙΔΗΣ ΚΩΝ/ΝΟΣ

ΒΟΛΟΣ 2005



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

Αριθ. Εισ.: 4984/1
Ημερ. Εισ.: 05-10-2006
Δωρεά: Συγγραφέα
Ταξιθετικός Κωδικός: Δ
639.307 2
ΠΑΝ

**Διερεύνηση του φαινομένου της αντιστάθμισης στην
εντατική εκτροφή της τσιπούρας (*Sparus aurata* L.)**

ΤΡΟΧΑΙΩΣ ΕΠΙΠΡΟΚΑΤΕΥΧΘΕΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΣ
ΚΑΙ

ΕΝΑΝ ΣΠΥΡΑΙΩΝ, ΕΠΙΠΡΟΚΑΤΕΥΧΘΕΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ
ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ

Στου αείμνηστο καθηγητή μου Νίκο Σαλμανλή...

ΕΝΑΝ ΣΠΥΡΑΙΩΝ, ΕΠΙΠΡΟΚΑΤΕΥΧΘΕΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ
ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ

ΕΝΑΝ ΣΠΥΡΑΙΩΝ, ΕΠΙΠΡΟΚΑΤΕΥΧΘΕΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ
ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ

ΕΝΑΝ ΣΠΥΡΑΙΩΝ, ΕΠΙΠΡΟΚΑΤΕΥΧΘΕΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ
ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ ΚΑΙ ΣΠΥΡΑΙΩΝ

**ΜΕΛΗ ΤΡΙΜΕΛΟΥΣ ΣΥΜΒΟΥΛΕΥΤΙΚΗΣ ΚΑΙ ΕΞΕΤΑΣΤΙΚΗΣ
ΕΠΙΤΡΟΠΗΣ**

Κλαουδάτος Σπυρίδων^{1,2}, Αναπληρωτής Καθηγητής Τμήματος
Γεωπονίας Ζωικής Παραγωγής και Υδάτινου Περιβάλλοντος
Πανεπιστημίου Θεσσαλίας

Νεοφύτου Χρήστος², Καθηγητής Τμήματος Γεωπονίας Ζωικής
Παραγωγής και Υδάτινου Περιβάλλοντος Πανεπιστημίου Θεσσαλίας

Παναγιωτάκη Παναγιώτα², Επίκουρος Καθηγήτρια Τμήματος
Γεωπονίας Ζωικής Παραγωγής και Υδάτινου Περιβάλλοντος
Πανεπιστημίου Θεσσαλίας

¹Επιβλέπων Καθηγητής

²Μέλος Συμβουλευτικής Επιτροπής

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η μεταπτυχιακή αυτή διατριβή πραγματοποιήθηκε στο εργαστήριο Υδατοκαλλιεργειών του τμήματος Γεωπονίας Ζωικής Παραγωγής και Υδάτινου Περιβάλλοντος κατά τη χρονική περίοδο 2004-2005.

Θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Αναπληρωτή Καθηγητή Εκτροφής – Διατροφής Υδρόβιων Ζωικών Οργανισμών κ. Σπ. Κλαουδάτο που με τίμησε αναθέτοντάς μου την εργασία αυτή, καθώς και για τις συμβουλές και υποδείξεις του καθ' όλη τη διάρκεια της εργασίας.

Ευχαριστώ θερμά τον Καθηγητή Ιχθυολογίας-Υδροβιολογίας κ. Χ. Νεοφύτου για τη συμμετοχή του στην επιτροπή και το ενδιαφέρον που έδειξε για την επιτυχή εκπόνηση της μεταπτυχιακής αυτής διατριβής.

Ευχαριστώ επίσης την Επίκουρο Καθηγήτρια Υδατοκαλλιεργειών κα. Π. Παναγιωτάκη της οποίας το ενδιαφέρον, οι συμβουλές, οι παρατηρήσεις και η συνεχής καθοδήγηση της, καθ' όλο το διάστημα της εκπόνησης της εργασίας μου, ήταν καθοριστικοί παράγοντες για τη διεκπεραίωσή της.

Τέλος, θα ήθελα να ευχαριστήσω όλους αυτούς, οι οποίοι είναι πράγματι πάρα πολλοί, που βοήθησαν τόσο κατά τη διάρκεια της οργάνωσης του εργαστηρίου Υδατοκαλλιεργειών όσο και κατά τη διάρκεια της εκπόνησης της διατριβής. Είναι βέβαιο ότι χωρίς τη βοήθειά τους, η πραγματοποίηση της εργασίας αυτής θα ήταν αδύνατη.

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Πολλοί οργανισμοί παρουσιάζουν ταχύτερη ανάπτυξη στη διάρκεια της ανάκαμψής τους μετά από μια περίοδο ολικής ή μερικής νηστείας απ' ότι σε περιόδους συνεχούς διατροφής. Ο μηχανισμός που τείνει να επαναφέρει την ανάπτυξη των οργανισμών σε κανονική τροχιά ονομάζεται **αύξηση αντιστάθμισης** (Compensatory growth). Το φαινόμενο αυτό έχει μελετηθεί σε εκτρεφόμενα ψάρια κυρίως σολομοειδή, ενώ λείπουν οι αναφορές για τα εκτρεφόμενα μεσογειακά είδη της τσιπούρας και του λαβρακιού.

Στις εγκαταστάσεις του εργαστηρίου Υδατοκαλλιεργειών του Π.Θ., χρησιμοποιήθηκαν άτομα τσιπούρας μέσου αρχικού βάρους $110,9 \pm 20$ g που παρέμειναν για 8 εβδομάδες σε κλειστό κύκλωμα μέσης θερμοκρασίας νερού $20,4$ °C (max $22,5$ °C & min $18,3$ °C) για τη μελέτη του φαινομένου της αντιστάθμισης. Τα ψάρια χωρίστηκαν σε 4 μεταχειρίσεις και κάθε μεταχείριση διαμοιράστηκε σε τρεις δεξαμενές έτσι ώστε κάθε μεταχείριση να εκτελεσθεί εις τριπλούν (3 δεξαμενές / μεταχείριση). Οι μεταχειρίσεις που προέκυψαν ήταν:

M των μαρτύρων με συνεχή καθημερινή διατροφή για οκτώ (8) εβδομάδες,

A με μία (1) εβδομάδα νηστεία και επτά (7) διατροφή,

B με δύο (2) εβδομάδες νηστεία και έξι (6) διατροφή,

G με τρεις (3) εβδομάδες νηστεία και πέντε (5) διατροφή.

Την περίοδο της νηστείας παρατηρήθηκε μείωση του βάρους των ψαριών και στη συνέχεια, με την εκ νέου χορήγηση τροφής, παρατηρήθηκε μερική αντιστάθμιση η οποία ήταν εντονότερη στη μεταχείριση με τη μεγαλύτερη περίοδο νηστείας. Με την ολοκλήρωση του πειράματος τα άτομα που ανήκαν στη μεταχείριση του μάρτυρα παρουσίασαν τη μεγαλύτερη αύξηση σωματικού βάρους, ακολουθούμενα από αυτά που ανήκαν στις μεταχειρίσεις A, B και G, αντίστοιχα.

Abstract

Many organisms display a faster growth rate during their recovery from a period of total or partial fasting in comparison to periods of constant feeding. The mechanism that restores the growth back to normal is called compensatory growth. This phenomenon has been studied in cultured fish mainly salmonids, while there is a lack of information regarding the cultivated Mediterranean species of seabass and seabream. In the aquaculture installations of the University of Thessaly, seabream of mean weight $110,9 \pm 20$ g were used to study the phenomenon of compensatory growth. The fish remained for 8 weeks in a closed recirculation system in water temperature of $20,4$ °C (max $22,5$ °C & min $18,3$ °C) and were divided into 4 groups, each of which was again divided into 3 tanks in order to obtain a triplicate treatment. The groups that were constructed were:

Group M, the control group which was fed daily for the period of 8 weeks.

Group A underwent 1 week of fasting and 7 weeks feeding.

Group B underwent 2 weeks of fasting and 6 weeks feeding.

Group G underwent 3 weeks of fasting and 5 weeks feeding.

During the fasting period a reduction in the fish weight was observed in all groups that underwent fasting. The feeding that followed resulted in compensatory growth which was more pronounced in the group that underwent the greater period of fasting. After the completion of the experiment the individuals of the control group displayed the greatest increase in body weight followed by groups A, B and C.

Key word: compensatory, growth, recovery, seabream, aquaculture

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ

	Σελ.
1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ.....	...6
1.1 Κατάσταση των υδατοκαλλιεργειών στην Ελλάδα και η σημασία της εκτροφής της τσιπούρας σε αυτές.....	...6
1.2 Η τσιπούρα - <i>Sparus aurata</i>13
1.3 Το φαινόμενο της αύξησης αντιστάθμισης.....	...16
1.4 Αύξηση αντιστάθμισης στα ψάρια.....	...19
1.5 Σκοπός και στόχοι της παρούσας μελέτης.....	...25
2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ.....	...26
2.1 Πειραματικός σχεδιασμός.....	...27
2.2 Στατιστική Επεξεργασία.....	...30
3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ.....	...31
3.1 Εξέλιξη της ανάπτυξης.....	...31
3.2 Απώλειες μέσου βάρους.....	...34
3.3 Τιμές του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R).....	...35
3.4 Μεταβολές του ειδικού ρυθμού αύξησης (S.G.R).....	...36
3.5 Εξέλιξη του συντελεστή παραλλακτικότητας του βάρους (C.V)	...38
4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ.....	...39
4.1 Διερεύνηση του φαινομένου της αύξησης αντιστάθμισης.....	...39
4.2 Παράγοντες που επηρεάζουν την αύξηση αντιστάθμισης στα ψάρια.....	...40
4.3 Επίδραση του πρωτόκολλου ταΐσματος και της διάρκειας της ασιτίας στην εκδήλωση του φαινομένου της αύξησης αντιστάθμισης	...41
4.4 Απώλεια βάρους και αύξηση αντιστάθμισης.....	...49
4.5 Συντελεστής μετατρεψιμότητας τροφής (F.C.R.) και αύξηση αντιστάθμισης.....	...51
4.6 Επίδραση περιβαλλοντικών παραγόντων.....	...53

4.7 Αύξηση αντιστάθμισης και σύσταση του σώματος.....	...54
4.8 Αύξηση αντιστάθμισης και ιχθυοκαλλιέργειες - Μελλοντικές κατευθύνσεις της έρευνας.....	...55
5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ.....	...57
6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ.....	...58

1. ΕΙΣΑΓΩΓΗ

1.1 Κατάσταση των υδατοκαλλιεργειών στην Ελλάδα και η σημασία της εκτροφής της τσιπούρας σε αυτές

Ένα από τα θεαματικότερα επιτεύγματα στον πρωτογενή αγροτικό τομέα της χώρας μας τα τελευταία χρόνια, είναι η ραγδαία ανάπτυξη του κλάδου της εντατικής εκτροφής ευρύαλων ψαριών, που αποτέλεσε και μία από τις μεγαλύτερες επενδυτικές πρωτοβουλίες. Κατά το 2000 συνεχίστηκε η ανάπτυξη του κλάδου των υδατοκαλλιεργειών στη χώρα μας, με ιδιαίτερα υψηλές παραγωγικές επιδόσεις στον τομέα των θαλασσιών καλλιεργειών, φέρνοντας έτσι την Ελλάδα στην πρώτη θέση μεταξύ των χωρών της Ευρωπαϊκής Ένωσης, όσον αφορά την παραγωγή ανταγωνιστικών προϊόντων και τη διάθεση τεχνογνωσίας υψηλού επιπέδου (Πράπας, 2000).

Οι υδατοκαλλιέργειες, ως ανθρώπινη δραστηριότητα, ξεκίνησαν πολύ παλιά. Αναφέρεται ότι στην Κίνα τουλάχιστον από το 1000 π.Χ εκτρέφανε τον κυπρίνο, ενώ η εκτροφή των ψαριών σε υφάλμυρα νερά άρχισε το 1400 μ.Χ στην Ινδονησία με την εκτροφή του γαλατόψαρου (*Chanos chanos*). Στην Ευρώπη το 1765 δημοσιεύθηκε στο Hannoverschen Magazin από τον Jacombi "Η μέθοδος της τεχνικής γονιμοποίησης της πέστροφας". Πρέπει όμως να ομολογήσουμε ότι η ουσιαστική τους ανάπτυξη είναι πολύ πρόσφατη, μόλις πριν εκατό χρόνια σχεδιάστηκαν τα πρώτα συστήματα εκτροφής στρειδιών στην Ολλανδία, ενώ τη δεκαετία του 1940 επειτεύχθη η αναπαραγωγή της θαλασσινης γαρίδας, *Marsupenaeus japonicus*, στην Ιαπωνία και τη δεκαετία του 1960 η πρώτη αναπαραγωγή του λαβρακιού, *Morone saxatilis*, στη Βόρεια Αμερική. Η δυναμική παρουσία τους στο παγκόσμιο προσκήνιο έγινε αισθητή την τελευταία εικοσιπενταετία όταν η τεχνολογική πρόοδος επέτρεψε να αξιοποιηθούν οι βιολογικές γνώσεις που είχαν συσσωρευτεί από δεκαετίες.

Όμως, η επανάσταση στις υδατοκαλλιέργειες προήλθε το 1970 από τη Νορβηγία όταν χρησιμοποιήθηκαν για πρώτη φορά ιχθυοκλωβοί στην εκτροφή της πέστροφας και του σολομού, αν και η πρώτη χρήση κλωβών έγινε το 1966 στις Η.Π.Α στην εκτροφή του γατόψαρου, *Ictalurus*

punctatus. Με τη χρήση των ιχθυοκλωβών η παραγωγή από 100 τόνους πέστροφας αυξήθηκε στους 6.000 τόνους και του σολομού από 540 τόνους στους 23.000 τόνους μέσα σε μία δεκαετία. Σήμερα η παραγωγή του σολομού έχει ξεπεράσει τους 350.000 τόνους. Επομένως η χρήση του πλωτού ιχθυοκλωβού έδωσε μια νέα διάσταση στις δυνατότητες και τις προοπτικές των υδατοκαλλιεργειών και συνέβαλε αποφασιστικά στην καθιέρωσή τους σε παγκόσμιο επίπεδο ως την εναλλακτική λύση για την αύξηση της αλιευτικής παραγωγής (Κλαουδάτος, 2005).

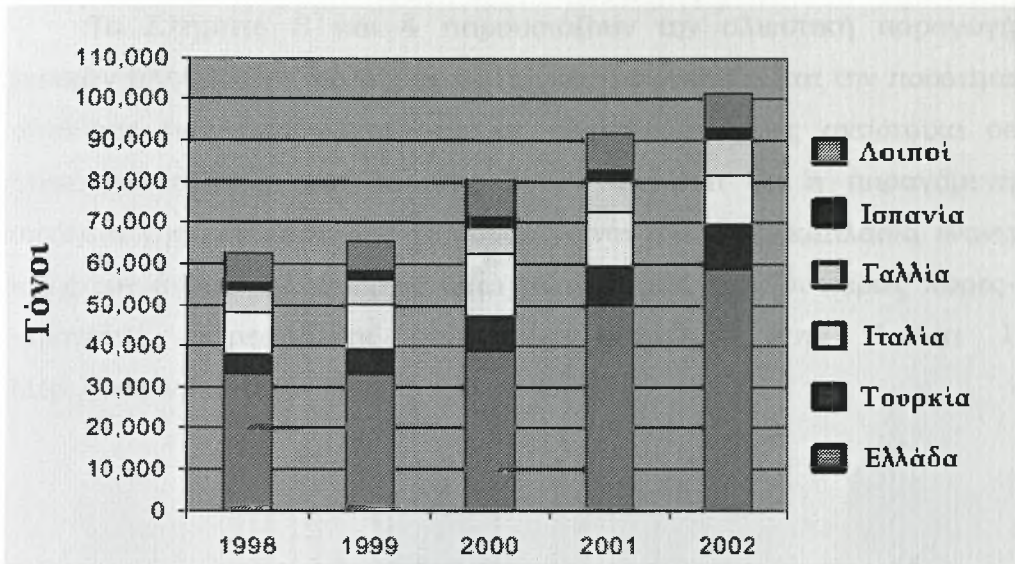
Όπως αναλυτικά παρουσιάζεται στους Πίνακες 1 & 2, η αλιευτική παραγωγή των υδατοκαλλιεργειών στην Ελλάδα, αυξήθηκε κατά 77% από το 1998 έως το 2002. Επίσης, φαίνεται καθαρά στα Σχήματα 1 & 2 ότι η χώρα μας είναι μακράν η πρώτη παραγωγός ευρύαλων ψαριών κατά το 2002 παράγοντας το 57% επί της συνολικής παραγωγής με παραγωγή 44.000 t λαβρακιού και 59.000 t τσιπούρας. Στην Ελλάδα υπάρχουν 167 εταιρίες με 377 μονάδες και οι 25 εκ των εταιριών παράγουν το 50% της παραγωγής (Department of Marketing & Institute of Aquaculture University of Stirling, 2004).

Πίνακας 1: Αλιευτική παραγωγή τσιπούρας από ιχθυοκαλλιέργειες κατά το χρονικό διάστημα 1998-2002 (Department of Marketing & Institute of Aquaculture University of Stirling, 2004)

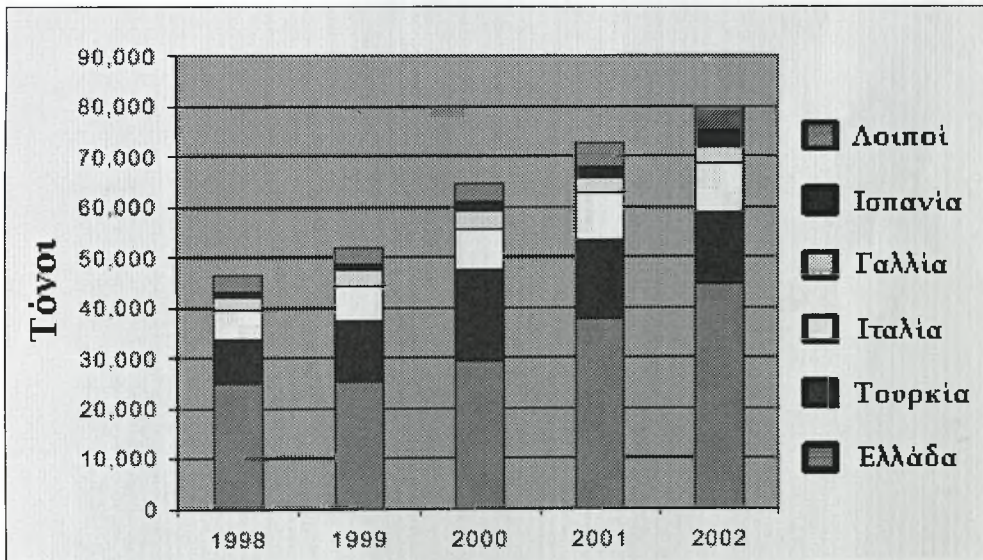
	1998			1999			2000			2001			2002		
	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)
Greece	33,230	170,802	5.14	33,323	137,949	4.14	38,897	186,127	4.26	49,982	176,436	3.53	58,957	209,709	3.56
Spain	4,933	32,558	6.60	6,117	35,234	5.76	8,242	46,345	5.62	9,633	42,788	4.35	10,960	44,684	4.06
Turkey	10,150	61,915	6.10	11,000	51,700	4.70	15,460	61,840	4.00	12,939	41,405	3.20	11,651	40,894	3.50
Italy	5,500	34,045	6.19	5,700	39,247	6.71	6,000	39,760	6.46	7,500	42,276	5.42	9,000	50,400	5.60
Israel	1,643	17,597	10.71	2,210	24,553	11.11	2,511	20,239	8.06	2,500	21,300	8.52	2,500	21,300	8.52
Portugal	1,750	11,725	6.70	1,820	10,975	6.03	2,400	12,528	5.22	2,150	10,686	4.97	2,500	12,425	4.97
France	1,250	9,525	7.62	1,000	6,860	6.86	1,400	9,492	6.78	1,700	9,588	5.64	1,500	8,775	5.85
Cyprus	828	5,564	6.72	988	5,502	5.58	1,384	7,474	5.40	1,278	6,328	4.95	1,266	6,647	5.25
Croatia	650	4,641	7.14	630	4,817	7.41	700	6,062	8.66	900	7,688	8.52	900	7,688	8.52
Egypt	651	4,036	6.20	271	1,653	6.10	875	5,163	5.90	915	4,941	5.40	982	4,910	5.00
Malta	1,870	9,032	4.83	1,922	7,573	3.94	1,512	4,702	3.11	1,091	3,622	2.77	750	2,078	2.77
Tunisia	66	483	7.32	39	325	8.33	409	3,542	8.66	448	3,965	8.85	352	3,115	8.85
Morocco	161	898	5.58	468	1,981	4.25	409	2,204	5.51	304	1,207	3.97	300	1,191	3.97
Total	62,682	362,822	5.79	65,502	327,367	5.00	80,290	384,477	4.79	91,840	371,608	4.08	101,598	413,785	4.07

Πίνακας 2: Αλιευτική παραγωγή λαβρακιού από ιχθυοκαλλιέργειες κατά το χρονικό διάστημα 1998-2002 (Department of Marketing & Institute of Aquaculture University of Stirling, 2004)

	1998			1999			2000			2001			2002		
	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)	Ποσότητα Τόννοι	Αξία € 000	Αξία (€/Kg)
Greece	25,068	139,378	5.58	26,137	123,171	4.90	29,419	131,201	4.46	37,701	153,481	4.07	44,439	179,201	5.23
Turkey	8,680	59,824	6.88	12,000	62,400	5.20	17,677	80,447	4.50	15,546	54,411	3.50	14,335	49,470	3.45
Italy	5,650	40,758	7.48	7,200	52,128	7.24	8,100	54,351	6.71	9,500	59,470	6.26	9,600	61,440	6.40
France	2,500	19,825	7.93	3,150	22,580	7.17	3,600	23,860	6.63	3,000	17,400	5.80	3,500	19,250	5.50
Spain	930	7,875	8.20	1,227	7,431	6.06	1,837	10,871	5.92	2,300	12,342	5.36	3,180	16,568	5.21
Croatia	1,100	7,854	7.14	1,200	8,851	7.41	1,400	12,124	8.66	1,600	13,632	8.52	1,600	13,632	8.52
Portugal	800	5,744	7.18	1,120	7,261	6.49	1,070	6,153	5.75	1,350	7,169	5.31	1,300	6,903	5.31
Tunisia	300	2,412	8.04	184	1,611	8.80	198	2,035	10.28	461	4,333	9.40	648	6,091	9.40
Cyprus	206	1,432	6.95	298	1,994	6.69	299	1,654	6.20	363	2,279	5.99	422	2,739	6.49
Malta	80	396	4.95	80	315	3.94	234	721	3.11	206	661	3.16	300	948	3.16
Morocco	563	3,249	5.77	275	1,430	5.20	250	1,538	6.15	202	1,000	4.95	200	990	4.95
Israel	30	321	10.71	26	281	11.11	150	1,191	7.99	150	1,262	8.41	150	1,262	8.41
Egypt	89	721	8.10	37	251	7.00	120	816	6.80	125	750	6.00	130	689	5.30
Total	46,202	291,788	6.32	51,934	289,789	5.58	64,554	327,191	5.07	72,535	328,162	4.52	79,801	350,182	4.39

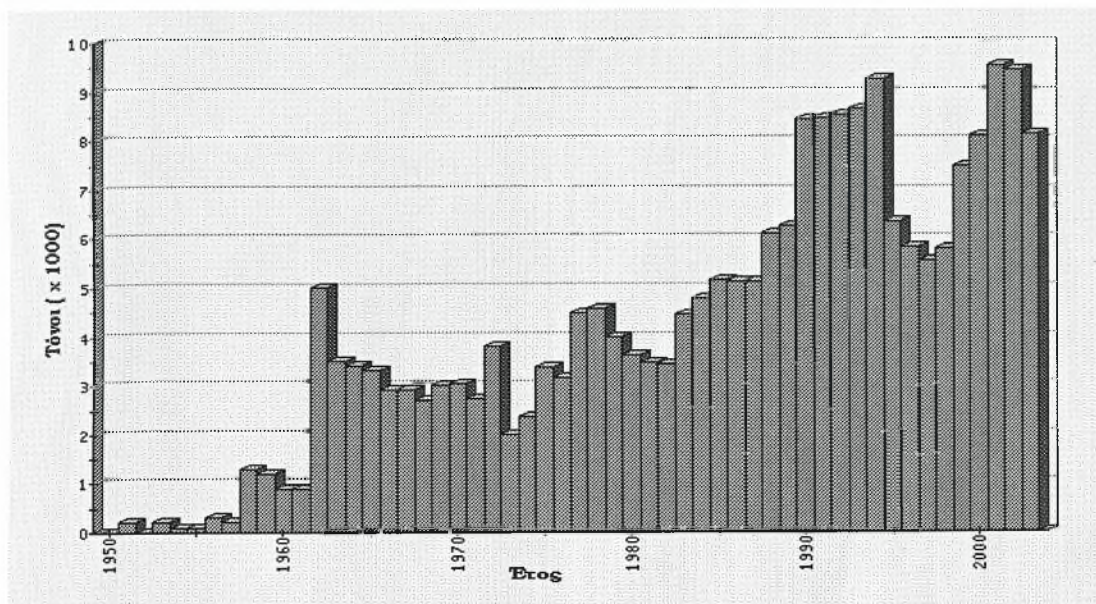


Σχήμα 2: Παραγωγή τσιπούρας από τις ιχθυοκαλλιέργειες κατά το χρονικό διάστημα 1998-2002 (Department of Marketing & Institute of Aquaculture University of Stirling, 2004)

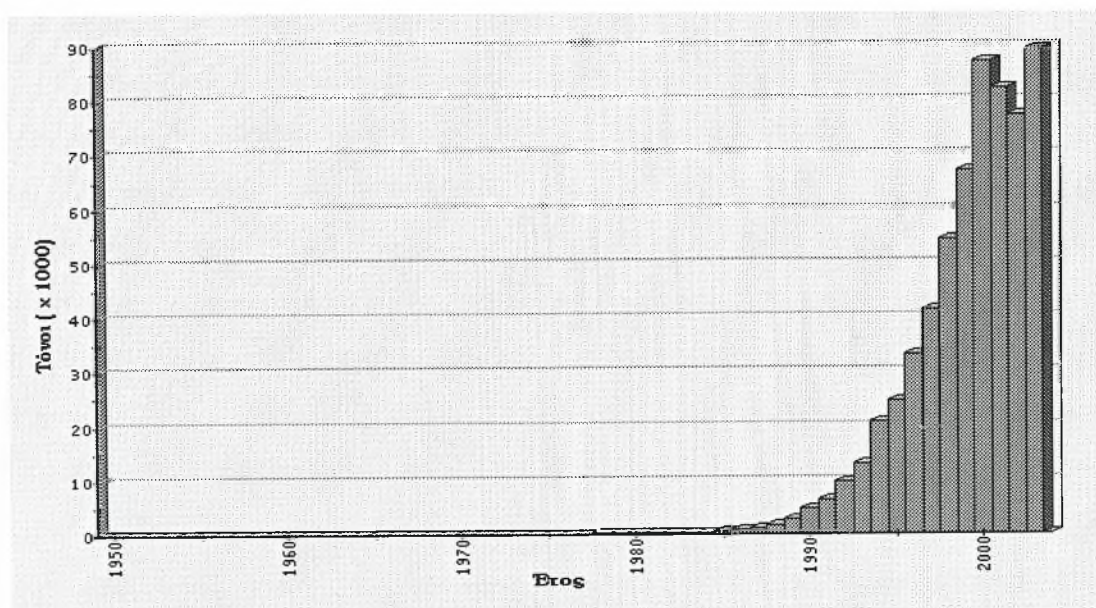


Σχήμα 1: Παραγωγή λαβρακιού από τις ιχθυοκαλλιέργειες κατά το χρονικό διάστημα 1998-2002 (Department of Marketing & Institute of Aquaculture University of Stirling, 2004)

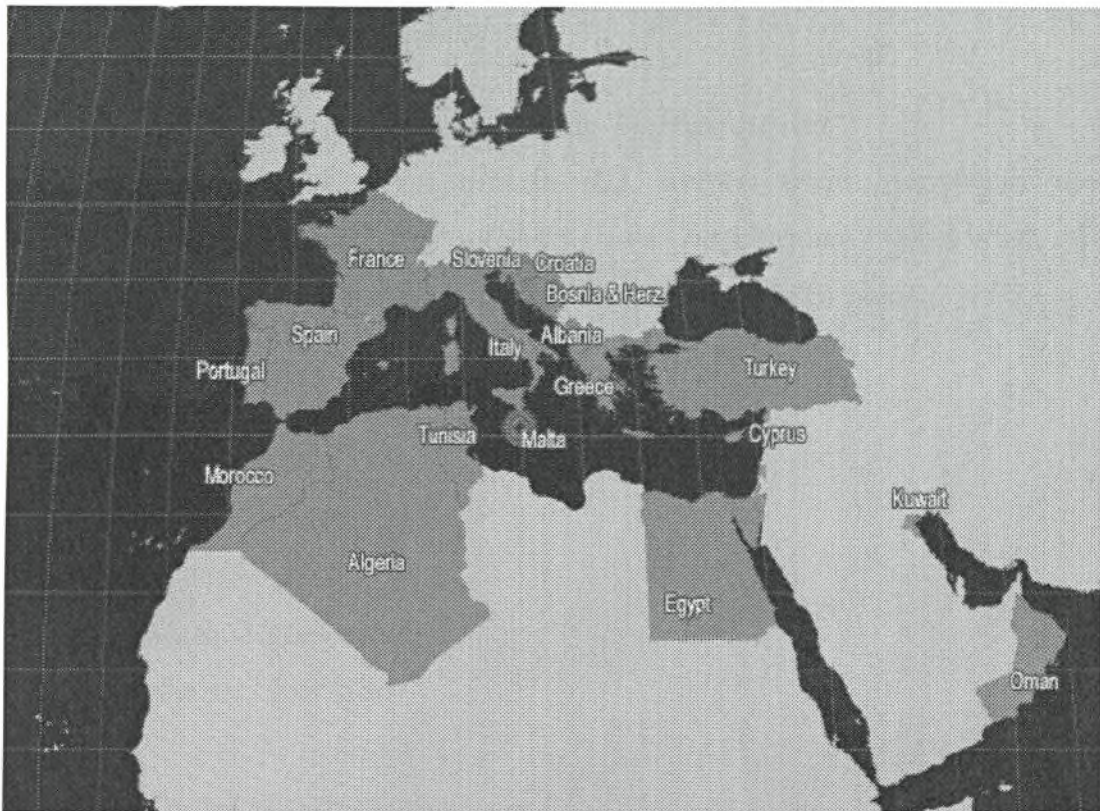
Τα Σχήματα 3 και 4 παρουσιάζουν την αλιευτική παραγωγή φυσικών πληθυσμών τσιπούρας σε παγκόσμιο επίπεδο και την ποσότητα τσιπούρας που προέρχεται από τις υδατοκαλλιέργειες αντίστοιχα σε παγκόσμιο επίπεδο έως το έτος 2003. Φαίνεται ότι η παραγόμενη ποσότητα της εκτρεφόμενης τσιπούρας είναι σχεδόν δεκαπλάσια έναντι αυτής των άγριων πληθυσμών κατά τα τελευταία έτη. Οι κύριες χώρες-παραγωγοί εκτρεφόμενης τσιπούρας φαίνονται στην Εικόνα 1 (<http://www.fao.org>).



Σχήμα 3: Αλιευτική παραγωγή φυσικών πληθυσμών τσιπούρας σε παγκόσμιο επίπεδο από το 1950 έως το 2003 (χιλιάδες τόνοι), (<http://www.fao.org>)



Σχήμα 4: Παγκόσμια παραγωγή τσιπούρας από υδατοκαλλιέργειες έως το 2003 (χιλιάδες τόνοι), (<http://www.fao.org>)



Εικόνα 1: Κύριες χώρες-παραγωγοί εκτρεφόμενης τσιπούρας (<http://www.fao.org>)

Τα κύρια είδη ψαριών που εκτρέφονται στην Ελλάδα και γενικότερα στη Μεσόγειο είναι ψάρια σαρκοφάγα, όπως η τσιπούρα και το λαβράκι και απαιτούν στην τροφή τους υψηλά ποσοστά ζωικών πρωτεϊνών, στις οποίες οφείλεται και το υψηλό κόστος των ιχθυοτροφών. Καθώς η τεχνολογία των υδατοκαλλιεργειών έχει αναπτυχθεί και η παραγωγή έχει εντατικοποιηθεί, έχει ανακύψει η ανάγκη για μεγαλύτερη παραγωγή με ταχεία σωματική αύξηση των ιχθύων και χαμηλότερο κόστος παραγωγής. Σε πολλές μονάδες εντατικής παραγωγής το κόστος των ιχθυοτροφών ξεπερνά το 50% του συνόλου των διαφόρων λειτουργικών εξόδων. Για το λόγο αυτό η γνώση της διατροφής και των πρακτικών εκτροφής των ψαριών είναι πρωταρχικής σημασίας για την επιτυχία των ιχθυοκαλλιεργειών (Nutrient Requirements of Fish, 1993).

1.2 Η τσιπούρα - *Sparus aurata*

Συστηματική ταξινόμηση της τσιπούρας *Sparus aurata*

Η τσιπούρα ή *Sparus aurata* (L.), ανήκει στην οικογένεια των Σπαριδών (*Sparidae*), στην κλάση των οσειχθύων (*Teleostei*). Η συστηματική του ταξινόμηση κατά τον Linnaeus (1758) είναι η εξής:

Βασίλειο: *Animalia*

Υποβασίλειο: *Metazoa*

Φύλο: *Chordata*

Υποφύλο: *Vertabrata*

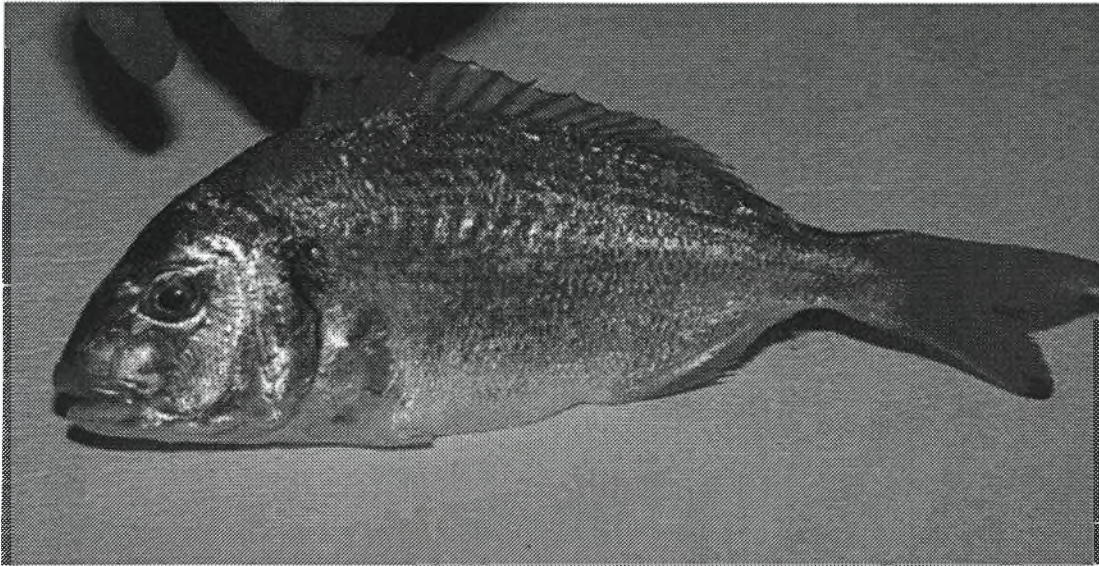
Κλάση: *Teleostei*

Υποκλάση: *Euteleostei*

Οικογένεια: *Sparidae*

Χαρακτηριστικά της τσιπούρας

Έχει σώμα ατρακτοειδές, πλευρικά πεπιεσμένο, κυρτή ράχη και κοντό ρύγχος (Εικ. 2). Έχει κεφαλή ισχυρή, χείλη χονδρά και μεγάλους οφθαλμούς. Το μπροστινό τμήμα των σιαγόνων χαρακτηρίζεται από την παρουσία έξι κωνοειδών δοντιών, ενώ πλευρικά στην πάνω σιαγόνα έχει τέσσερις σειρές μυλοειδών δοντιών και 3 – 4 σειρές στην κάτω σιαγόνα. Τα μπροστινά δόντια είναι δυνατά, κυρτά και μυτερά. Στο μέτωπο ανάμεσα στα μάτια έχει μια λωρίδα σε σχήμα V και στην άκρη του βραγχιοκαλύμματος μια μαύρη κηλίδα. Γενικά έχει χρώμα ασημένιο – γκρι με πιο σκούρη πλάτη και περισσότερο ανοικτό χρώμα στις πλευρές και την κοιλιά. Οι παρυφές του ουραίου περυγίου είναι μαύρες. Έχει μεγάλο μέγεθος κτενοειδή λέπια και θωρακικά περύγια. Το μήκος φτάνει μέχρι τα 50 - 80 cm και βάρος πάνω από 5 Kg. Ο αριθμός των ακτινών των περυγίων της είναι: D XI / 13 – 14 και A III / 11 – 12 (Νεοφύτου, 2001).



Εικόνα 2: Τσιπούρα (*Sparus aurata*)

Βιότοπος

Ζει μοναχικό ή σε μικρά κοπάδια στις παράκτιες περιοχές και προτιμά τα υφάλμυρα νερά. Η γεωγραφική της εξάπλωση εκτείνεται από τον Ατλαντικό μέχρι τη Μεγάλη Βρετανία, τη Σενεγάλη και τη Μεσόγειο θάλασσα (Νεοφύτου, 2001).

Ανήκει στα ευρύθερμα είδη και γι' αυτό συναντάται σε νερά με θερμοκρασίες από 5° - 27° C. Είναι το πρώτο είδος ψαριού που κατά το φθινόπωρο εγκαταλείπει τις λιμνοθάλασσες για να επιστρέψει στην ανοικτή θάλασσα. Οι τσιπούρες, που παραμένουν στις λιμνοθάλασσες μετά το κλείσιμο των εσοδευτικών στομιών των διβαριών, υποφέρουν από το κρύο του χειμώνα όταν η θερμοκρασία πολλές φορές στις αβαθείς αυτές υδάτινες εκτάσεις πλησιάζει τους 0° C.

Είναι ευρύαλο ψάρι με δυνατότητα επιβίωσης σε μεγάλο εύρος αλατότητας, ενώ το άριστο εύρος ανάπτυξης είναι από 25 - 40‰. Δεν είναι όμως το ίδιο ανεκτική στις τιμές του οξυγόνου. Φαίνεται να είναι ιδιαίτερα ευαίσθητη σε χαμηλές τιμές οξυγόνου. Γενικά επιβιώνουν σε αβαθείς υδατοσυλλογές, αλλά προτιμούν νερά με βάθος μέχρι 50 -60 m.

Διατροφή στο φυσικό περιβάλλον

Η τσιπούρα ανήκει στην κατηγορία των σαρκοφάγων και αρπακτικών ψαριών. Ο τύπος πέψης, τα είδη των ενζύμων που εκκρίνονται στον πεπτικό σωλήνα και οι σειρές των δοντιών τους δικαιολογούν την κατάταξή τους αυτή. Έρευνες που έγιναν σε φυσικούς πληθυσμούς σχετικά με τις τροφικές προτιμήσεις της τσιπούρας σε σχέση με το μέγεθος και την εποχή του έτους, έδειξαν ότι η βάση της διατροφής της συνίσταται από μαλάκια, τα οποία θρυμματίζει με τη βοήθεια των ισχυρών κυνοειδών δοντιών και τα οστρακόδερμα. Συμπληρωματικά καταναλώνονται πολύχαιτοι, δακτυλιοσκώληκες και φύκη, ενώ ευκαιριακά χρησιμοποιεί ψάρια και έντομα.

Αναπαραγωγή

Την άνοιξη εισέρχεται σε ημίκλειστες παράκτιες περιοχές υφάλμυρων νερών. Κατά τα μέσα του φθινοπώρου τις εγκαταλείπουν και επιστρέφουν στην ανοικτή θάλασσα. Η έξοδος αυτή από τα ρηχά υφάλμυρα νερά συμπίπτει με την έναρξη της ωρίμανσης των γονάδων τους, η οποία ολοκληρώνεται με την έναρξη της φυσικής αναπαραγωγής που πραγματοποιείται από τον Οκτώβριο μέχρι το Δεκέμβριο.

Η τσιπούρα είναι ερμαφρόδιτο είδος και μάλιστα είναι πρώτανδρο. Έχει παρατηρηθεί ότι οι γονάδες αποτελούνται τόσο από ορχικό όσο και από ωοθηκικό ιστό από πολύ νεαρό στάδιο της ηλικίας της. Στα νεαρά άτομα η πλαγιοκοιλιακή χώρα, που περιέχει του όρχεις υπερσχύει κατά πολύ έναντι της ωοθηκικής ζώνης, ενώ στα ώριμα άτομα υφίσταται αντιστροφή της αναλογίας αυτής και πραγματοποιείται μετάβαση προς το θηλυκό. Αυτό συμβαίνει μετά το 2ο έτος της ηλικίας της (Νεοφύτου, 2001).

Εξαιτίας της μεγάλης αντοχής της σε αντίξοες συνθήκες, η τσιπούρα, απέκτησε ιδιαίτερο ενδιαφέρον για τις μεσογειακές υδατοκαλλιέργειες.

1.3 Το φαινόμενο της αύξησης αντιστάθμισης

Πολλοί ζωικοί οργανισμοί εκτρεφόμενοι ή μη παρουσιάζουν ταχύτερη ανάπτυξη κατά τη διάρκεια της ανάκαμψης τους μετά από μια περίοδο ολικής ή μερικής ασιτίας απ' ότι σε περιόδους που η προσφορά τροφής συνεχίζονταν κανονικά (Wilson and Osbourn, 1960). Το αποτέλεσμα είναι ότι, άτομα που περνούν μία τέτοια περίοδο ασιτίας και επαναδιατροφής να φτάνουν το ίδιο μέγεθος με άτομα του ίδιου είδους που ζουν σε φυσιολογικές συνθήκες. Ο μηχανισμός που τείνει να επαναφέρει την αύξηση σε κανονική τροχιά ονομάζεται αύξηση αντιστάθμισης (*growth compensation*).

Ο όρος αύξηση αντιστάθμισης όταν αναφέρεται στα ψάρια χρησιμοποιείται είτε:

- για να περιγραφεί η επιταχυνόμενη αύξηση ενός ατόμου έπειτα από μια περίοδο ύφεσης της ανάπτυξης, ή ακόμα γενικότερα, για να περιγραφεί η αντιστρόφως ανάλογη σχέση μεταξύ ρυθμών αύξησης σε διαδοχικές χρονικές περιόδους (Ricker, 1975),
- για να περιγραφεί η αύξηση των ρυθμών ανάπτυξης ενός πληθυσμού έπειτα από μια μείωση των ατόμων του αφού έτσι αυξάνεται αυτομάτως και η αναλογία της ποσότητας της τροφής για κάθε άτομο (Ferrerri and Taylor, 1996) και
- για να περιγράψει την ανάπτυξη που προκύπτει από μια εκτεταμένη περίοδο κατανάλωση τροφής η οποία προηγείται από περίοδο του κύκλου της ζωής, κατά τον οποίο συμβαίνουν αλλαγές μεγέθους (Nicieza and Brana, 1993a,b).

Το συγκεκριμένο θέμα, ιδιαίτερα όσον αφορά την ιχθυοκαλλιέργεια, τράβηξε την προσοχή των επιστημόνων στις αρχές της δεκαετίας του 1990, ενώ σήμερα έχει μελετηθεί σε ψάρια κυρίως της οικογένειας *Salmonidae* (Ali *et al.*, 2003). Ωστόσο, δεν είναι ακόμα εξακριβωμένο ποιος είναι ο ρόλος της αύξησης αντιστάθμισης σε φυσικούς πληθυσμούς ή το πώς μπορεί το φαινόμενο να χρησιμοποιηθεί στην ιχθυοκαλλιέργεια.

Η επιταχυνόμενη ανάπτυξη ως αποτέλεσμα του περιορισμού της τροφής αποδεικνύει ότι οι ρυθμοί ανάπτυξης ομαλοποιούνται. Αυτό υποδηλώνει ότι τα άτομα "αποτιμούν" την ανάπτυξη που πέτυχαν και προσαρμόζουν τους ρυθμούς της σε προσωρινές αποκλίσεις από την ιδεατή μορφή της. Η εκδήλωση αυτή εξαρτάται από διάφορους φυσικοχημικούς παράγοντες, την ένταση και τη διάρκεια της ασιτίας, το στάδιο της ανάπτυξης που βρίσκεται το άτομο κατά την έναρξη της ασιτίας, την ηλικία που ωριμάζει σεξουαλικά και τη μορφή της επαναδιατροφής.

Η σπουδαιότητα της αύξησης αντιστάθμισης είναι η επίτευξη μεγέθους περίπου ίδιου με του οργανισμού ο οποίος βρίσκεται πάντα σε περιβάλλον με επάρκεια τροφής (Risca *et al.*, 1984).

Στη βιβλιογραφία αναφέρονται τρεις περιπτώσεις αντιστάθμισης.

- ❖ Η πλήρη αντιστάθμιση κατά την οποία τα άτομα που στερήθηκαν τροφής κατορθώνουν τελικά και φθάνουν το ίδιο μέγεθος με αυτά στα οποία προσφέρονταν τροφή συνεχώς.
- ❖ Η μερική αντιστάθμιση κατά την οποία παρατηρείται αποτυχία των ατόμων που πέρασαν περίοδο ασιτίας να φτάσουν στο μέγεθος τα άτομα στα οποία η τροφή προσφέρονταν χωρίς διακοπή. Όμως τα άτομα αυτά ανέπτυξαν ταχύτερους ρυθμούς ανάπτυξης, γεγονός που ενδεχομένως να οφείλεται στο ότι παρουσίασαν καλύτερη μετατρεψιμότητα τροφής κατά τη διάρκεια της επαναδιατροφής τους.
- ❖ Η υπέρ-αντιστάθμιση κατά την οποία τα άτομα που πέρασαν μία περίοδο νηστείας κατορθώνουν και ξεπερνάνε σε μέγεθος τα αντίστοιχα άτομα στα οποία η τροφή προσφέρονταν χωρίς διακοπή (Ali *et al.*, 2003).

Η πιθανή θετική εφαρμογή του φαινομένου της αντιστάθμισης στις ιχθυοκαλλιέργειες, εκτός της εξοικονόμησης της τροφής από τη διατροφή των ψαριών που συνεπάγεται σημαντική μείωση του κόστους παραγωγής, έχει ως άμεσο αποτέλεσμα και τη μείωση των επιπτώσεων της εκτροφής στο υδάτινο περιβάλλον.

Τα μέχρι τώρα στοιχεία από τη μελέτη του φαινομένου της ανάπτυξης αντιστάθμισης στα εκτρεφόμενα ψάρια, επικεντρώνονται στην επίδραση της θερμοκρασίας (Maclean and Metcalfe, 2001) ή της ποσότητας της τροφής (Zhu *et al.*, 2001) ή και της συχνότητας εναλλαγής ασιτίας – επαναδιατροφής (Quinton and Blake, 1990). Αξιολογούνται δε σε σχέση με το τελικό βάρος που αποκτούν τα ψάρια, μετά την επαναδιατροφή τους, σε σχέση με αυτό των ατόμων στα οποία η παροχή της τροφής συνεχίζονταν κανονικά. Το φαινόμενο δεν έχει μελετηθεί στην τσιπούρα, ούτε ως προς την επίδραση της θερμοκρασίας, ούτε και ως προς την ποσότητα της προσφερόμενης τροφής όπως επίσης και για τα χρονικά διαστήματα εναλλαγής ασιτίας ή περιορισμένης διατροφής – επαναδιατροφής.

Το γεγονός αυτό καθώς και ο γενικότερος προβληματισμός που υπάρχει στον κλάδο των ιχθυοκαλλιεργειών στη χώρα μας αλλά και παγκόσμια, σχετικά με την ανάγκη μείωσης του κόστους παραγωγής, οδήγησε στο σχεδιασμό της παρούσας εργασίας δεδομένου ότι η τσιπούρα αποτελεί το κυριότερο είδος που εκτρέφεται σε πλωτούς ιχθυοκλωβούς στη χώρα μας.

1.4 Αύξηση αντιστάθμισης στα ψάρια

Ο όρος ``αύξηση αντιστάθμισης`` χρησιμοποιήθηκε αρχικά για τα θηλαστικά και στη συνέχεια περιέλαβε μία ομάδα κατοικίδιων ζώων (Wilson and Osbourn 1960). Στις δεκαετίες του 1970 και του 1980 οι εργασίες σε ψάρια ανέφεραν αρνητικά αποτελέσματα σχετικά με τους ρυθμούς αύξησης σε διαδοχικές περιόδους αστίας (Bilton and Robins 1973; Zivkov 1982). Λίγες εργασίες με αυτό το θέμα εμφανίζονται μέχρι τις αρχές της δεκαετίας του 1990 όταν το θέμα τράβηξε την προσοχή ειδικά σε σχέση με την υδατοκαλλιέργεια. Η αύξηση αντιστάθμισης έχει μελετηθεί σε σημαντικό αριθμό ειδών ψαριών όπως φαίνεται και στον Πίνακα 3 σύμφωνα με τους Ali *et al.*, (2003).

Πίνακας 3: Η αύξηση αντισιτάθμισης σε διάφορα είδη ψαριών σύμφωνα με τους Ali et al., (2003)

Είδη ψαριών	Μέθοδος/Πειραματικό Πρωτόκολλο	Εξαρθούμενος Παράγοντας	Αντιστάθμιση	Μετρήσιμος Μετρητέος	Αναφορά
Clupeidae					
<i>Clupea harengus</i> (Herring)	Group-housed, posthatch larvae	Food supply	FC	Length, soluble protein	Pedersen et al. (1990)
<i>C. harengus</i>	Group-housed, posthatch larvae	Food supply	AC	Length	Pedersen (1993)
<i>C. harengus</i>	Natural population, back-calculation	None	PC	Length	Moorres and Winters (1982)
Salmonidae					
<i>Salmo salar</i> (Atlantic salmon)	Group-housed, mature vs. immature pair	None	FC	Length	Skilbrei (1990)
<i>S. salar</i>	Group-housed	Food supply	PC	Mass	Thoupe et al. (1990)
<i>S. salar</i>	Group-housed, juveniles	Food supply	FC	Lipid content	Metcalle and Thorpe (1992)
<i>S. salar</i>	Group-housed, presadults	Food supply	PC	Mass	Reimers et al. (1993)
<i>S. salar</i>	Group-housed	Temperature	PC	Mass	Mortensen and Damsgård (1993)
<i>S. salar</i>	Group-housed	Salinity	FC	Mass	Damsgård and Arnesen (1998)
<i>S. salar</i>	Natural population, back-calculation	None	PC	Length	Nicieza and Braña (1993a,b)
<i>S. salar</i>	Group-housed, juvenile	None	PC	Length	Nicieza et al. (1994a)
<i>S. salar</i>	Group-housed	Food supply, temperature	FC, PC	Length, mass	Nicieza and Metcalfe (1997)
<i>S. salar</i>	Group-housed, juveniles	Food supply	FC	Lipid content	Bull and Metcalfe (1997)
<i>S. salar</i>	Group-housed, juveniles	Temperature	FC	Length	Maclean and Metcalfe (2001)
<i>S. salar</i>	Group-housed, juveniles	Food supply	PC, FC	Length, lipid content	Morgan and Metcalfe (2001)
<i>S. salar</i>	Group-housed, postsmolt	Food supply	PC, FC	PC, FC	Johansen et al. (2001)
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (rainbow trout)	Group-housed	Food supply	PC, FC, OvC	Body components	Weatherley and Gill (1981)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Dobson and Holmes (1984)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Smith (1987)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed, cycles of deprivation and refeeding	Food supply	FC	Mass	Kindschi (1988)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed	Food supply	PC	Mass, body components	Quinton and Bleke (1990)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed	Food supply	FC, PC	Mass	Teskeredjic et al. (1995)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Jobling and Koskela (1996)
<i>O. mykiss</i>	Group-housed	H ₂ O ₂ prophylactic treatment	FC	Mass	Spears and Aisenault (1997)
<i>Oncorhynchus kisutch</i> (Coho salmon)	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Damsgård and Dill (1998)
<i>Oncorhynchus nerka</i> (Sockeye salmon)	Group-housed	Food supply	PC, FC	Mass	Bliton and Robins (1973)

Πίνακας 3: Η αύξηση αντιστάθμισης σε διάφορα είδη ψαριών σύμφωνα με τους Ali *et al.*, (2003) (συνέχεια)

Είδη Ψαριών	Μέθοδος/Πειραματικό Πρωτόκολλο	Εξαρτούμενος Παράγοντας	Αντιστάθμιση	Μετρήσιμα Μεγέθη	Αναφορές
<i>Salvelinus alpinus</i> (Arctic char)	Individually housed	Food supply	FC	Mass	Migliavs and Jobling (1989a,b)
<i>S. alpinus</i>	Group-housed, cycles of deprivation and refeeding	Food supply	FC	Mass	Jobling <i>et al.</i> (1983)
<i>S. alpinus</i>	Group-housed	Temperature	FC	Mass	Mortensen and Damsgård (1993)
First feeding Coregonid larva	Group-housed	Food supply		Mass	Debrowski <i>et al.</i> (1986)
Channidae					
<i>Plecotus brachyomus</i>	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Koppe <i>et al.</i> (1993)
Cyprinidae					
<i>Cyprinus carpio</i> (carp), <i>Leuciscus cephalus</i> , <i>Alburnus alburnus</i> , <i>Rutilus rutilus</i> (roach) <i>Carassius auratus</i> (goldfish)	Natural populations, back-calculation		PC, FC	Length	Zivkov (1992)
<i>Cyprinus carpio</i> , <i>Leuciscus cephalus</i> , <i>Rutilus rutilus</i> , <i>Abramis brama</i>	Natural populations, back-calculation			Length	Zivkov (1996)
<i>Cyprinus carpio</i>	Group-housed; protein or energy deprived	Food supply	NC	Mass	Schwarz <i>et al.</i> (1985)
<i>Tor pultora</i>	Group-housed				Tandon and Johal (1983a)
<i>Labo rohita</i> , <i>Cirrhina mrigala</i> , <i>Catla catla</i>	Group-housed				Tandon and Johal (1983b)
<i>Cyprinus carpio</i>	Group-housed				Johal and Tandon (1986)
<i>Cyprinus carpio</i>	Group-housed	Food supply		Mass	Bastrop <i>et al.</i> (1991)
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (rudd), <i>Leuciscus cephalus</i> (chub)	Group-housed	Food supply		Mass	Wieser <i>et al.</i> (1992)
<i>Chalcalburnus chalcoides merlo</i> (Danubian bleak)	Individually housed	Food supply	NC, FC	Mass	Russell and Wootton (1992)
<i>Phoxinus phoxinus</i> (European minnow)					
<i>Phoxinus phoxinus</i>	Individually housed	Food supply	FC	Mass	Zhu <i>et al.</i> (2001)
<i>Rutilus rutilus</i>	Group-housed	Food supply		Mass, enzyme concentrations	Mendez and Wieser (1999)
<i>Carassius auratus gibelio</i> (Gibel carp)	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Qian <i>et al.</i> (2000)
<i>C. auratus gibelio</i>	Individually housed	Food supply	FC	Mass	Xie <i>et al.</i> (2001)
<i>Abramis brama</i>	Group-housed	Food supply			Raikova-Petrova and Zivkov (1998)

Πίνακας 3: Η αύξηση αντιστάθμισης σε διάφορα είδη ψαριών σύμφωνα με τους Ali *et al.*, (2003)(συνέχεια)

Είδη Ψαριών	Μέθοδος/Πειραματικό Πρωτόκολλο	Εξαρτημένος Παράγοντας	Αποτέλεσμα	Μεταβλητές Μετροβλητή	Αναφορά
Ictaluridae					
<i>Ictalurus punctatus</i> , Channel catfish	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Kim and Lovell (1995)
<i>I. punctatus</i>	Group-housed, cycles of deprivation	Food supply	FC	Mass	Gaylord and Gatlin (2001)
<i>I. punctatus</i>	Group-housed, cycles of deprivation	Food supply	NC	Mass	Gaylord <i>et al.</i> (2001)
<i>Heterobranchius longifilis</i> (African catfish)	Group-housed, single deprivation and cyclic deprivation	Food supply	PC, FC	Mass	Luquet <i>et al.</i> (1995)
Cyprinodontidae					
<i>Cyprinodon nevaehensis</i>	Group-housed				Gerking and Raush (1979)
Gadidae					
<i>Gadus morhua</i> (Atlantic cod)	Natural population				Beacham (1981)
<i>G. morhua</i>	Group-housed, cycles of deprivation and single deprivation	Food supply	NC, FC	Mass	Jobling <i>et al.</i> (1994)
Gasterosteidae					
<i>Gasterosteus aculeatus</i> (three-spined stickleback)	Full-compensation	Food supply	FC	Mass	Zhu <i>et al.</i> (2001)
Cichlidae					
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Group-housed	Temperature		Gonad size	Chmielevskii (1994)
<i>O. mossambicus</i>	Group-housed				Chmielevskii (1998)
<i>O. mossambicus</i>	Group-housed				Chmielevskii (1996)
<i>O. mossambicus</i>	Group-housed	Food supply	FC	Mass	Christensen and McLean (1998)
<i>O. niloticus</i>	Group-held, juveniles	Density	FC	Mass	Vera-Cruz and Mair (1994)
<i>O. niloticus</i>	Group-housed	Density	FC	Mass	Basiao <i>et al.</i> (1998)
<i>O. mossambicus</i> × <i>O. niloticus</i> hybrids	Group-housed in sea water	Food supply	PC, FC	Mass	Wang <i>et al.</i> (2002)
Sparidae					
<i>Pagrus pagrus</i>	Group-held, demand feeders		FC	Mass	Rueda <i>et al.</i> (1998)
Carcharhinidae					
<i>Trichiurus japonicus</i>	Natural population			Length	Haweel <i>et al.</i> (1996)
Centropomidae					
<i>Lates calcarifer</i>		Oxygen concentration		Mass	Arenyakanaoa <i>et al.</i> (1996)
Anarhichadidae					
<i>Anarhichas minor</i>	Group-housed			Mass	Foss and Inmsland (2002)
Percichthyidae					
Golden perch, <i>Macquaria ambigua</i>	Group-housed	Food supply		Lipid, protein	Collins and Anderson 1995

Πίνακας 3: Η αύξηση αντιστάθμισης σε διάφορα είδη ψαριών σύμφωνα με τους Ali *et al.*, (2003) (συνέχεια)

Είδη ψαριών	Μέθοδος Πειραματικό Πρωτόκολλο	Εξαρτήματα Πειράματος	Ανιστάθμιση	Μετρήσιμα Μεγεθάρη	Αναφορά
Percidae					
<i>Perca flavescens</i> Yellow perch	Individually housed; cycles of deprivation and refeeding Group-housed	Food supply	FC, FC	Mass	Hayward and Wang (2001)
<i>Stizostedion luciperca</i> (pike-perch)					Zivkov and Raljkova-Petrova (1991)
Centrarchidae					
<i>Lepomis cyanellus</i> x <i>L. macrochirus</i> (hybrid sunfish)	Individually housed; cycles of deprivation and refeeding Group-housed; cycles of deprivation and feeding	Food supply Food supply	OVC, FC, PC PC	Mass Mass	Hayward <i>et al.</i> (1997) Whittedge <i>et al.</i> (1988) Hayward <i>et al.</i> (2000)
Pomatomidae					
<i>Pomatomus saltatrix</i>	Group-housed		PC		Buckel <i>et al.</i> (1998)
Pleuronectidae					
<i>Pleuronectes americanus</i> (Winter flounder)	Group-housed			Length	Chambars <i>et al.</i> (1988)
<i>R. americanus</i>	Group-housed, pre- and postmetamorphid			Length	Bertram <i>et al.</i> (1993).
<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Group-housed	Food supply			Björnsson <i>et al.</i> (1992)
<i>Pleuronectes asper</i> (Alaska yellowfin sole)	Group-housed	Food supply	PC	Mass	Paul <i>et al.</i> (1995)

Ένας δυσανάλογος αριθμός εργασιών για την αύξηση αντιστάθμισης επικεντρώθηκε σε έξι είδη σαλμονιδών ενώ για τα κυπρινοειδή ήταν λιγότερες, αλλά υπάρχουν στοιχεία για δεκατρία άλλα είδη. Η απουσία αναφορών είναι πολύ μεγάλη για τα θαλασσινά είδη. Επίσης, υπάρχουν αποδείξεις ενδο-ειδικής παραλλαγής στην αύξηση αντιστάθμισης, έτσι ώστε είδη που έχουν παρόμοια γεωγραφική κατανομή, συμπεριφορά και διαιτολόγιο να έχουν διαφορετική ικανότητα και διαφορετικούς μηχανισμούς αντιστάθμισης (Sogard and Olla 2002).

Πλήρης ή μερική αντιστάθμιση έχει αναφερθεί και από πολλούς άλλους ερευνητές όπως, Weatherley and Gill, 1981: Dobson and Holmes, 1984: Miglavs and Jobling, 1989a,b: Russel and Wootton, 1992: Jobling *et al.*, 1994: Nicieza and Metcalfe, 1997: Saether and Jobling, 1999: Zhu *et al.*, 2001: Xie *et al.*, 2001: van Dijk *et al.*, 2002: Foss and Imsland, 2002: Zhu *et al.*, 2003. Όμως ταυτόχρονα στη βιβλιογραφία αναφέρονται και περιπτώσεις όπου δε σημειώθηκε αύξηση αντιστάθμισης ίσως λόγω της παρατεταμένης περιόδου ασιτίας π.χ. οκτώ εβδομάδες (Bilton and Robins 1973), ή ακόμα και περιπτώσεις όπου η αύξηση αντιστάθμισης σημειώθηκε μετά την πάροδο μεγάλου χρονικού διαστήματος (Alvarez, 2002) κυρίως σε ψυχρόφιλα είδη ψαριών.

Σε μια περίπτωση αναφέρεται και υπέρ-αύξηση αντιστάθμισης, κατά την οποία τα ψάρια αφού ανέκαμψαν πλήρως, στη συνέχεια ξεπέρασαν τα άτομα μάρτυρες (Hayward *et al.*, 1997) (Πίνακας 3).

1.5 Σκοπός και στόχοι της παρούσας μελέτης

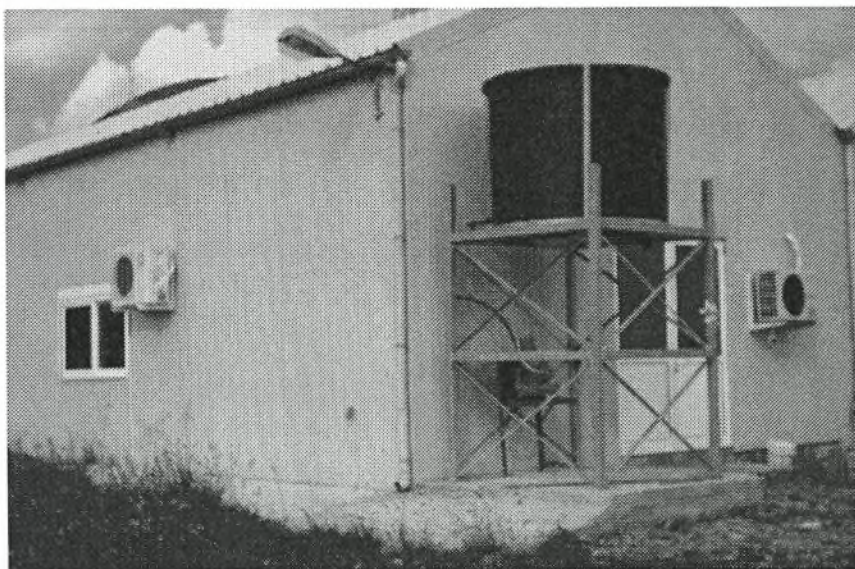
Σκοπός της παρούσης εργασίας ήταν:

- α) η διερεύνηση του φαινομένου της αύξησης αντιστάθμισης στην τσιπούρα (*S. aurata*) που αντιπροσωπεύει ένα εκ των δύο πλέον εμπορικών ειδών που εκτρέφονται σε ενιατικές συνθήκες στην Ελλάδα, και
- β) η εκτίμηση της διάρκειας των διαστημάτων ασιτίας – επαναδιατροφής στο ρυθμό ανάπτυξης της τσιπούρας.

Για το σκοπό αυτό διατηρήθηκε σταθερή η θερμοκρασία εκτροφής καθώς και η προσφερόμενη ποσότητα τροφής, εκτιμήθηκε όμως η επίδραση της διάρκειας των διαστημάτων ασιτίας – επαναδιατροφής στο ρυθμό ανάπτυξής της.

2. ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Τα πειράματα πραγματοποιήθηκαν (για χρονικό διάστημα οκτώ εβδομάδων) στις εγκαταστάσεις του εργαστηρίου Υδατοκαλλιεργειών του τμήματος Γεωπονίας Ζωικής Παραγωγής και Υδάτινου Περιβάλλοντος του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας (Εκ. 3) κατά το χρονικό διάστημα 26/2/2005 έως 23/4/2005. Η χρονική διάρκεια του πειράματος ήταν οκτώ (8) εβδομάδες και χρησιμοποιήθηκαν άτομα τσιπούρας ηλικίας ενός (1) έτους περίπου που μεταφέρθηκαν από τους ιχθυοκλωβούς της μονάδας πάχυνσης ΙΧΘΥΟ Α.Ε που βρίσκεται στο Δίαυλο των Ωρεών. Αμέσως μετά τη μεταφορά τους οι τσιπούρες τοποθετήθηκαν στις δεξαμενές αποστείρωσης όπου παρέμειναν σε διάλυμα Nitrofurandom 20 p.p.m για διάστημα εικοσιτεσσάρων (24) ωρών. Στη συνέχεια εγκλιματίστηκαν στις συνθήκες του εργαστηρίου για περίπου 2 εβδομάδες σε 12 κυλινδροκωνικές δεξαμενές. Κάθε δεξαμενή περιείχε 500 l θαλασσινού νερού και στα ψάρια προσφέρονταν καθημερινά τροφή. Το όλο σύστημα περιελάμβανε μηχανικό, χημικό και βιολογικό φίλτρο ώστε να υπάρχει πλήρης καθαρισμός του επανακυκλοφορούμενου νερού.



Εικόνα 3: Εξωτερική άποψη του Εργαστηρίου Υδατοκαλλιεργειών

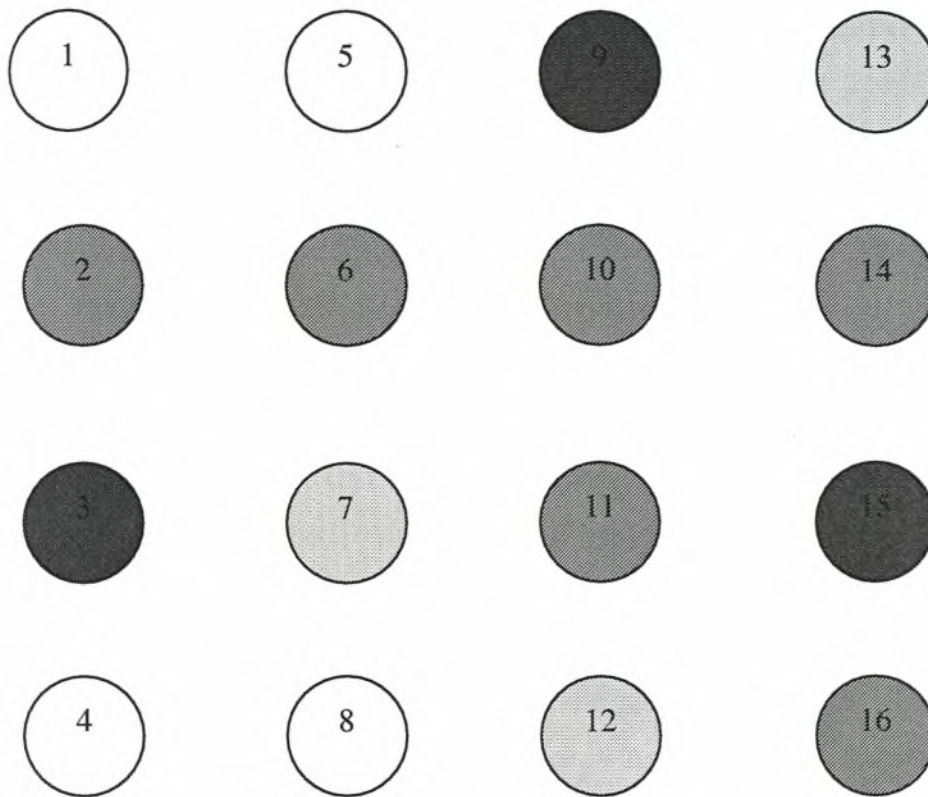
2.1 Πειραματικός σχεδιασμός

Μία ημέρα προτού ξεκινήσει το πείραμα, 164 ψάρια ζυγίστηκαν με ακρίβεια πρώτου δεκαδικού ψηφίου οπότε προέκυψε μέσο βάρος $110,9 \pm 20$ g (max 161,5 g & min 47,7 g). Ταυτόχρονα ελήφθη και το μήκος των ατόμων σε cm με ακρίβεια πρώτου δεκαδικού ψηφίου οπότε προέκυψε μέσο μήκος $18,4 \pm 1,12$ cm (max 21,1 cm & min 15 cm). Στη συνέχεια τα ψάρια χωρίστηκαν τυχαία σε τέσσερις (4) μεταχειρίσεις και κάθε μεταχείριση κατέλαβε τρεις δεξαμενές (3 δεξαμενές / μεταχείριση), ώστε το πείραμα να εκτελεσθεί εις τριπλούν.

Οι μεταχειρίσεις (Σχ. 5) που προέκυψαν ήταν:

- i) των μαρτύρων M, η οποία ταΐζονταν καθημερινά επί οκτώ (8) εβδομάδες,
- ii) η A, με μία (1) εβδομάδα ασιτία και επτά (7) τάισμα,
- iii) η B, με δύο (2) εβδομάδες ασιτία και έξι (6) τάισμα και
- iv) η G, με τρεις (3) εβδομάδες ασιτία και πέντε (5) τάισμα.

Στη διάρκεια της εβδομάδας που προσφέρονταν τροφή, αυτή περιοριζόταν στις πέντε (5) από τις επτά (7) ημέρες της εβδομάδας ώστε σε κάθε ζύγισμα των ατόμων να προηγείται μία ημέρα νηστείας. Για το ζύγισμα των ατόμων χρησιμοποιήθηκε ζυγαριά PRECISA 310M. Η αναισθητοποίηση των ψαριών γινόταν με τη χρήση φαινοξυαιθυλο-αλκοόλης. Τα ψάρια ανένηπταν έπειτα από κάθε χειρισμό και τοποθετούνταν στις δεξαμενές τους. Οι θνησιμότητες καταγράφονταν ημερησίως.



Σχήμα 5: Σχηματική παράσταση της διάταξης των μεταχειρίσεων των ψαριών που πειραματισθήκαμε

Μεταχειρίσεις

6-11-14 M: Μάρτυρες (καθημερινό τάισμα)

9-12-15 A: Μία (1) εβδομάδα αστία και επτά (7) εβδομάδες τάισμα

7-12-13 B: Δύο (2) εβδομάδες αστία και έξι (6) εβδομάδες τάισμα

2-10-10 G: Τρεις (3) εβδομάδες αστία και πέντε (5) εβδομάδες τάισμα

Στα ψάρια προσφέρονταν τροφή 2 φορές την ημέρα (08.00 και 15.00). Οι ιχθυοτροφές ήταν σύμπηκτα (pellets) διαμέτρου 4,5 mm της εταιρίας Biomar, τύπου Ecolife 15. Η σύσταση των ιχθυοτροφών ήταν η ακόλουθη: 45% πρωτεΐνη, 16% λίπη, 20,3% υδατάνθρακες, 1,6% κυτταρίνη, και 8,3% τέφρα. Η προσφερόμενη ποσότητα τροφής ήταν αυτή που πρότεινε μέσα από τους πίνακες εκτροφής της η Biomar (συναρτήσει της θερμοκρασίας και του μεγέθους των ψαριών) και αναπροσαρμοζόταν στη βιομάζα της κάθε δεξαμενής όπως αυτή προέκυπε μετά από κάθε εβδομαδιαίο ζύγισμα όλων των ατόμων.

Το θαλασσίνο νερό (αλατότητας ~25 psu) ήταν από την ευρύτερη περιοχή του Παγασητικού Κόλπου και ανακυκλώνονταν κατά τη διάρκεια της ημέρας (6,5 m³/h) περνώντας με τη βοήθεια αντλιών από μηχανικό, χημικό και βιολογικό φίλτρο και στη συνέχεια από υπεριώδη ακτινοβολία (U.V). Η μέση θερμοκρασία του νερού κατά τη διάρκεια του πειράματος ήταν 20,4 °C (max 22,5 °C & min 18,3 °C). Οι τιμές του διαλυμένου οξυγόνου στο νερό, οι οποίες καταγράφονταν κάθε μέρα (Οξυγονόμετρο Hanna hi 9143) μετά το δεύτερο τάισμα, ήταν πάντοτε πάνω από 5 p.p.m. Σε κάθε δεξαμενή υπήρχαν δύο πέτρες αέρα για τον διασκορπισμό του παρεχόμενου αέρα από τους δύο αεροσυμπιεστές, έτσι ώστε να μην υπάρχει περίπτωση μη οξυγόνωσης του νερού λόγω βλάβης κάποιου από τους δύο. Η αλατότητα καθώς και το pH του νερού μετριόταν εβδομαδιαίως (Αλατόμετρο WTW LF 330 και pH-όμετρο Metrohm). Η αμμωνία κυμάνθηκε σε χαμηλές τιμές (τεστ NH₃/NH₄ TETRATEST). Τα ψάρια εκτέθηκαν σε φυσική φωτοπερίοδο. Για τον υπολογισμό της μετατρεψιμότητας της τροφής (F.C.R.) χρησιμοποιήθηκε ο τύπος :

$$F.C.R. = \frac{\text{Προσφερόμενη Τροφή}}{\text{Αύξηση Βιομάζας}}$$

Για τον υπολογισμό του ειδικού ρυθμού αύξησης (S.G.R) χρησιμοποιήθηκε ο τύπος:

$$S.G.R. = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t} \times 100$$

όπου: t = χρόνος σε ημέρες,

W_2 = το τελικό βάρος σε g

W_1 = το αρχικό βάρος σε g

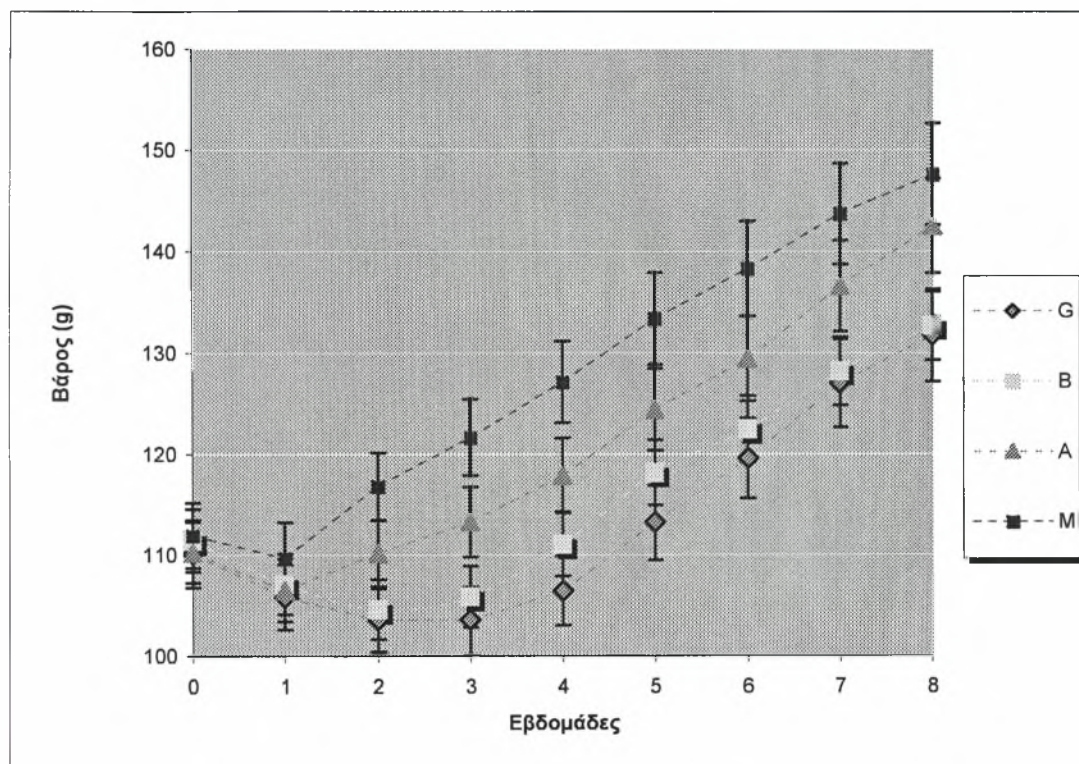
2.2 Στατιστική Επεξεργασία

Για τη στατιστική ανάλυση χρησιμοποιήθηκαν τα κριτήρια ANOVA και ANCOVA, όπως επίσης και το t-κριτήριο για τη σύγκριση των κλίσεων των ευθειών με τα λογισμικά πακέτα Excel και Minitab, ως επίπεδο σημαντικότητας επελέγη το $\alpha=0,05$ ($P<0,05$).

3. ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

3.1 Εξέλιξη της αύξησης

Στο Σχήμα 6 και στον Πίνακα 4 φαίνεται η εξέλιξη της αύξησης βάρους όλων των πειραματικών μεταχειρίσεων



Σχήμα 6: Εξέλιξη της αύξησης όλων των πειραματικών μεταχειρίσεων των ψαριών.

Δίνονται οι μέσοι όροι της κάθε μεταχείρισης:



Οι κάθετες μπάρες αντιπροσωπεύουν το τυπικό σφάλμα.

Πίνακας 4: Εξέλιξη της αύξησης όλων των πειραματικών μεταχειρίσεων (μέσος όρος (\bar{x}) \pm τυπικό σφάλμα (s.e)) καθώς και τα ποσοστά μεταβολής (%) του μέσου βάρους των ατόμων των μεταχειρίσεων σε σχέση με τους μάρτυρες.

Εβδομάδα	0		1		2		3		4	
	$\bar{x} \pm s.e$	n	$\bar{x} \pm s.e$	%	$\bar{x} \pm s.e$	%	$\bar{x} \pm s.e$	%	$\bar{x} \pm s.e$	%
Ομάδα										
M	111,96 \pm 3,21	41	109,7 \pm 3,49		116,79 \pm 3,33		121,65 \pm 3,74		127,1 \pm 4,04	
A	110,25 \pm 3,01	40	106,51 \pm 3,09		110,16 \pm 3,27	94,32	113,30 \pm 3,48	93,14	117,85 \pm 3,68	92,72
B	111,45 \pm 3,1	41	107,1 \pm 3,00	97,63	104,61 \pm 2,96		105,86 \pm 3,04	87,02	111,09 \pm 3,17	87,40
G	110 \pm 3,36	42	105,8 \pm 3,21	96,44	103,56 \pm 3,13	88,67	103,51 \pm 3,32		106,48 \pm 3,47	83,78

Εβδομάδα	5		6		7		8	
	$\bar{x} \pm s.e$	n	$\bar{x} \pm s.e$	%	$\bar{x} \pm s.e$	%	$\bar{x} \pm s.e$	%
Ομάδα								
M	133,38 \pm 4,56	28	138,31 \pm 4,66		143,72 \pm 4,96		147,62 \pm 5,03	
A	124,38 \pm 4,04	29	129,43 \pm 4,22	93,58	136,59 \pm 4,5	95,04	142,55 \pm 4,68	96,57
B	118,17 \pm 3,22	30	122,47 \pm 3,25	88,55	128,18 \pm 3,38	89,19	132,66 \pm 3,4	89,87
G	113,19 \pm 3,71	33	119,59 \pm 3,96	86,47	126,99 \pm 4,37	88,36	131,77 \pm 4,57	89,26

Το μέσο βάρος των ατόμων σε όλες τις μεταχειρίσεις στην τελική δειγματοληψία παρουσίασε στατιστικά σημαντική διαφορά (ANOVA, $F=2,97$, $P<0,05$, $n=118$) υπέρ των μαρτύρων.

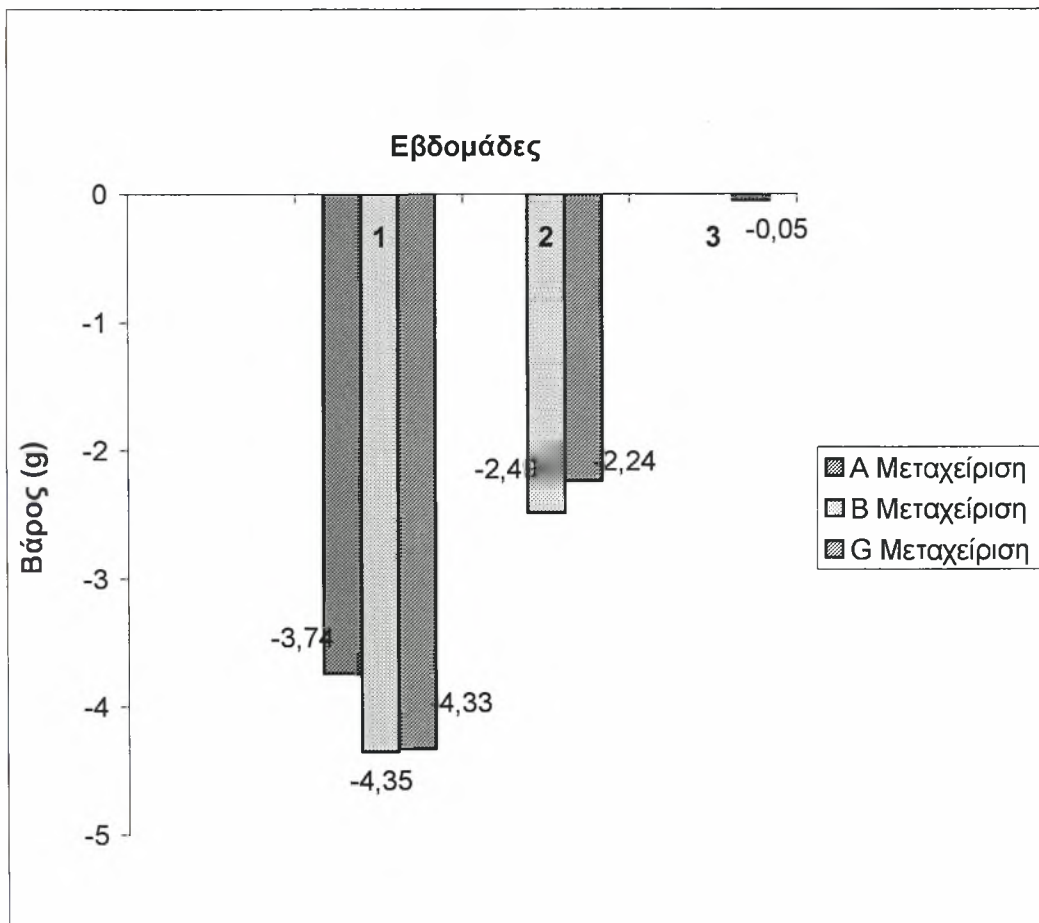
Η αύξηση του βάρους των ψαριών για κάθε μεταχείριση σε σχέση με το χρόνο και καθ' όλη τη διάρκεια του πειράματος αποδόθηκε με γραμμικές εξισώσεις (Πίν. 5). Οι μέσοι ρυθμοί αύξησης δε διέφεραν μεταξύ των ομάδων (ANCOVA, $F=0,89$, $P>0,05$, $n=1190$).

Πίνακας 5. Γραμμικές εξισώσεις που συνδέουν τις μεταβλητές βάρους (Y σε g) με τον χρόνο (X σε εβδομάδες) για κάθε μεταχείριση.

M	$Y=103,11+4,94X$	$r=0,24$	$n=288$
A	$Y= 99,67+4,34X$	$r=0,48$	$n=280$
B	$Y=100,43+3,08X$	$r=0,39$	$n=298$
G	$Y= 98,24+3,06X$	$r=0,33$	$n=324$

3.2 Απώλειες μέσου βάρους

Οι απώλειες μέσου βάρους για κάθε μεταχείριση και για όλες τις εβδομάδες της ασιτίας δίνεται στο Σχήμα 7. Παρατηρείται μια τάση σταδιακής μείωσης του βάρους ανά εβδομάδα κυρίως στις μεταχειρίσεις Β και Γ οι οποίες έμειναν χωρίς τροφή για παραπάνω από μία εβδομάδα.



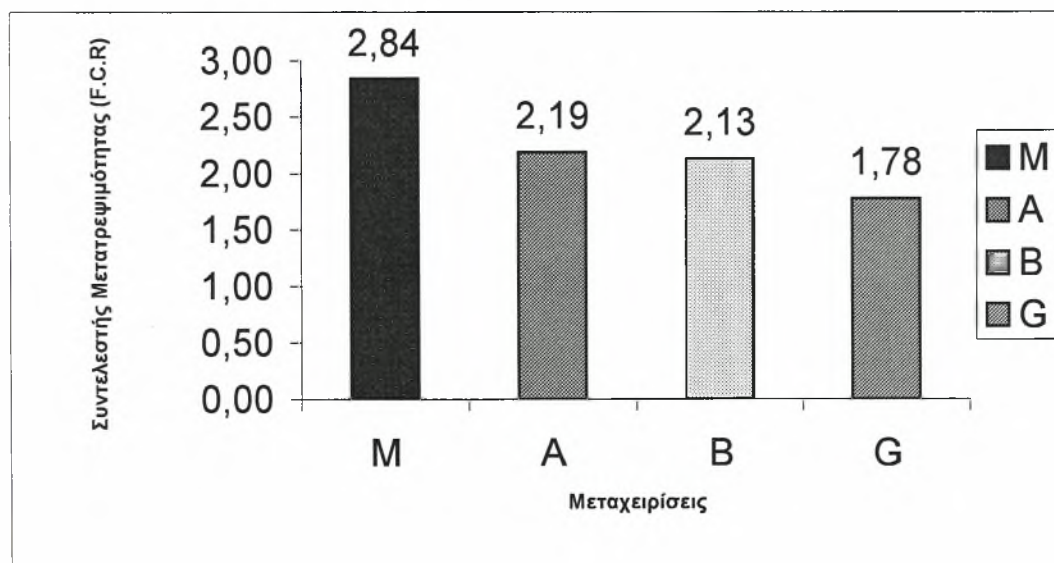
Σχήμα 7: Απώλειες μέσου βάρους ατόμων κάθε μεταχείρισης την περίοδο ασιτίας

3.3 Τιμές του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R)

Για όλες τις μεταχειρίσεις εκτιμήθηκε η μεταβολή του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R). Τα αποτελέσματα δίνονται στον Πίνακα 6 ενώ στο Σχήμα 8 φαίνεται η γραφική τους παράσταση.

Πίνακας 6: Τιμές του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R) σε όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις

	M	A	B	G
Συντελεστής μετατρεψιμότητας (F.C.R)	2,84	2,19	2,13	1,78



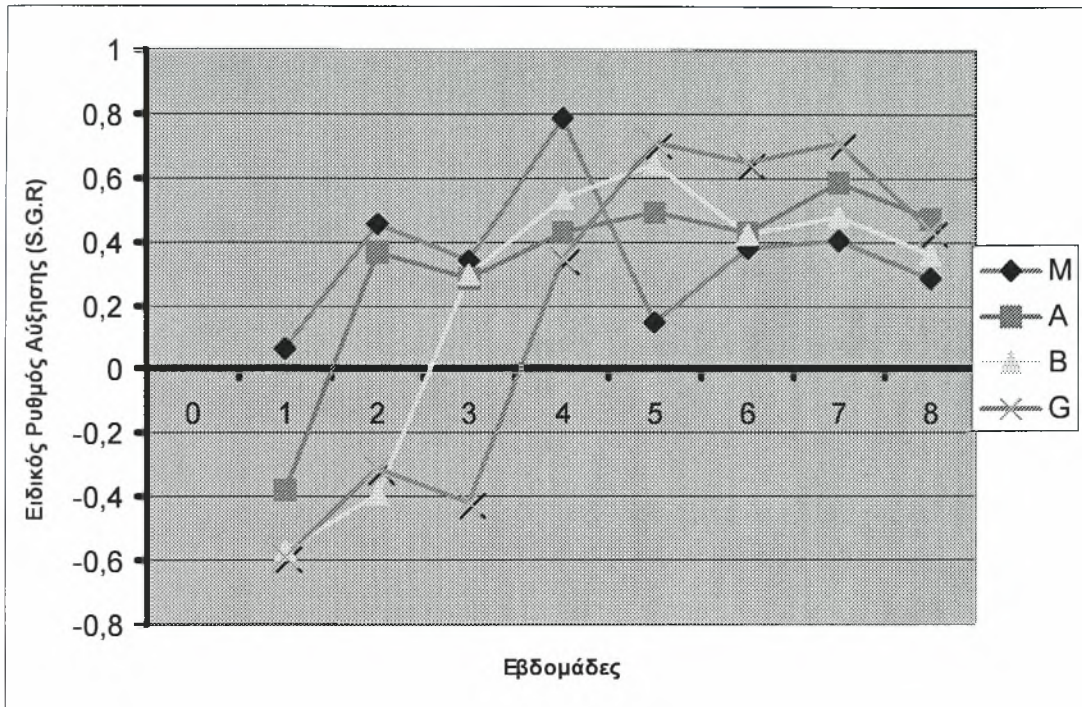
Σχήμα 8: Γραφική παράσταση των τιμών του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R) σε όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις

3.4 Μεταβολές του ειδικού ρυθμού αύξησης (S.G.R)

Στον Πίνακα 7 δίνονται οι μεταβολές του ειδικού ρυθμού αύξησης (S.G.R) ενώ στην Σχήμα 9 φαίνεται η γραφική παράσταση των μεταβολών για όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις.

Πίνακας 7: Τιμές του ειδικού ρυθμού αύξησης (S.G.R) για όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις των ψαριών.

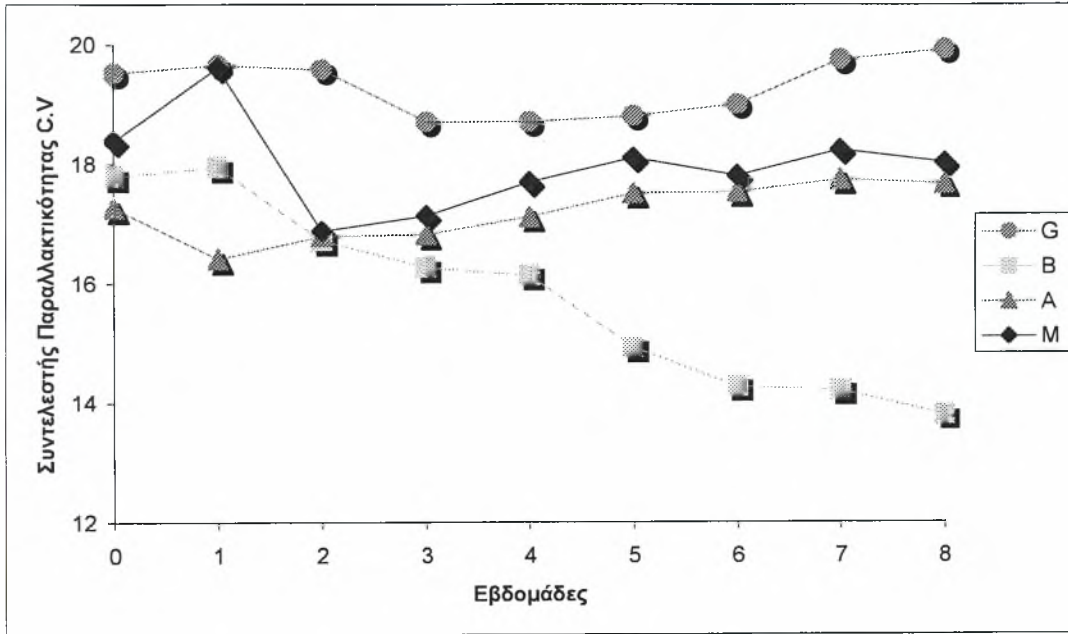
	Ειδικός Ρυθμός Αύξησης (S.G.R)			
	Μάρτυρας (Μ)	Μεταχείριση Α	Μεταχείριση Β	Μεταχείριση Γ
Εβδομάδες	Δεξαμενές 6,11,14	Δεξαμενές 3,9,15	Δεξαμενές 7,12,13	Δεξαμενές 2,10,16
1	0,06	-0,38	-0,57	-0,58
2	0,45	0,37	-0,39	-0,31
3	0,34	0,29	0,30	-0,42
4	0,79	0,43	0,54	0,35
5	0,15	0,49	0,64	0,71
6	0,38	0,43	0,42	0,65
7	0,40	0,59	0,48	0,71
8	0,28	0,47	0,36	0,44



Σχήμα 9: Γραφική παράσταση των τιμών του ειδικού ρυθμού αύξησης (S.G.R) για όλες τις πειραματικές μεταχειρίσεις των ψαριών

3.5 Εξέλιξη του συντελεστή παραλλακτικότητας του βάρους (C.V)

Τα αποτελέσματα της εξέλιξης παραλλακτικότητας του βάρους των ψαριών φαίνονται στο Σχήμα 10.



Σχήμα 10: Εξέλιξη του συντελεστή παραλλακτικότητας του βάρους (C.V.) για όλες τις μεταχειρίσεις των ψαριών

4. ΣΥΖΗΤΗΣΗ

4.1 Διερεύνηση του φαινομένου της αύξησης αντιστάθμισης

Στα ψάρια ο όρος αύξηση αντιστάθμισης χρησιμοποιείται συχνά για να περιγράψει τη μεταβολή των ρυθμών αύξησης του μήκους και του βάρους. Επίσης η σχετική αναλογία των συστατικών του σώματος μπορεί να διαφοροποιηθεί αναλόγως των περιβαλλοντικών συνθηκών (Ali *et al.*, 2003). Η αντιστάθμιση μπορεί επίσης να εξετασθεί σε σχέση με την ανάπτυξη διαφορετικών ιστών, οργάνων ή βασικών συστατικών του σώματος. Η επίδραση των διατροφικών συνθηκών στη συγκρότηση του σώματος και στη φυσιολογία των τελέοστεων είναι αρκετά κατανοητή (Jobling, 1993).

Στην παρούσα εργασία οι παράμετροι που μελετήθηκαν προκειμένου να διερευνηθεί το φαινόμενο της αντιστάθμισης ήταν το βάρος και το μήκος. Παρόλο που παρατηρήθηκαν μεταβολές στο βάρος, το μήκος των οργανισμών δε φάνηκε να μεταβάλλεται σε συνάρτηση με την ασιτία ή την επαναδιατροφή. αφού η μείωση του βάρους συχνά δεν σχετίζεται καθόλου ή σχετίζεται αμελητέα με τη μείωση του μήκους. Η επίδραση της περιορισμένης προσφοράς τροφής στη διαμόρφωση της αύξησης του βάρους και του μήκους μπορεί να διαφέρει σημαντικά. Παρόμοια αποτελέσματα έχουν αναφερθεί κι από άλλους ερευνητές (Ali *et al.*, 2003).

4.2 Παράγοντες που επηρεάζουν την αύξηση αντιστάθμισης στα ψάρια

Στις περισσότερες μελέτες με ψάρια, η αύξηση αντιστάθμισης προκλήθηκε μετά από μια περίοδο ολικής ή μερικής μείωσης της τροφής. Οι συνέπειες της αλλαγής της ποιότητας της τροφής, επίσης, επηρέασαν την εκδήλωση της αντιστάθμισης. Επίσης, έχει προκληθεί αύξηση αντιστάθμισης, μετά από μια περίοδο ασυνήθιστα χαμηλών για την εποχή θερμοκρασιών, οι οποίες μείωσαν το ρυθμό κατανάλωσης τροφής του νεαρού *Salmo salar* (Nicieza and Metcalfe, 1997; Maclean and Metcalfe, 2001) και του *Gadus morhua* (Purchase and Brown, 2001). Το ίδιο παρατηρήθηκε και κατά τη διάρκεια πειράματος με άρρωστες ιριδιζουσες πέστροφες *Oncorhynchus mykiss* με υπεροξειδίο του υδρογόνου. Ιχθύδια σολομών του Ατλαντικού εμφάνισαν την αύξηση αντιστάθμισης έπειτα από μια περίοδο μειωμένης ανάπτυξης, που είχε σχέση με τη μετακίνησή τους από γλυκό σε θαλασσινό νερό (Damsgard and Arnesen, 1998). Το *Anarhichas minor* εκδήλωσε την αύξηση αντιστάθμισης, όταν ξαναγύρισε σε κανονικά οξυγονωμένο νερό, έπειτα από την παραμονή του για εβδομηνταπέντε ημέρες σε υποξικές συνθήκες (Foss and Imsland, 2002).

4.3 Επίδραση του πρωτοκόλλου ταΐσματος και της διάρκειας της ασιτίας στην εκδήλωση του φαινομένου της αύξησης αντιστάθμισης

Κατά την πρώτη βδομάδα του παρόντος πειράματος καταγράφηκε μείωση του βάρους των ατόμων και στις τρεις μεταχειρίσεις που ήταν σε ασιτία (Α, Β και Γ) ενώ η διακύμανση του βάρους τους ήταν μικρή. Στους μάρτυρες παρατηρήθηκε μείωση του μέσου βάρους την πρώτη εβδομάδα του πειράματος λόγω των συμπτωματικών θνησιμοτήτων που καταγράφηκαν και που περιελάμβαναν μεγάλα ψάρια σε όλες τις μεταχειρίσεις. Μείωση του βάρους παρατηρήθηκε σε όλες τις μεταχειρίσεις ασιτίας όλες τις εβδομάδες. Από την έναρξη της επαναδιατροφής σε όλες τις μεταχειρίσεις και μέχρι το τέλος του πειράματος, το βάρος των ατόμων αυξανόταν ταυτόχρονα με μικρή αύξηση της διακύμανσης. Τα άτομα που ελάμβαναν συνεχώς τροφή (μάρτυρες), παρουσίασαν τη μεγαλύτερη αύξηση σωματικού βάρους, ακολουθούμενα από αυτά που ανήκαν στις μεταχειρίσεις Α, Β και Γ αντίστοιχα. Το μέσο βάρος των ατόμων που ανήκαν στη μεταχείριση Γ προσέγγισε την τελευταία εβδομάδα την τιμή του σωματικού βάρους των ατόμων που ανήκαν στη μεταχείριση Β.

Οι όμοιοι ρυθμοί αύξησης μεταξύ των μαρτύρων και των υπολοίπων μεταχειρίσεων του παρόντος πειραματισμού αποτελούν σαφή ένδειξη μερικής αντιστάθμισης.

Οι πειραματικές εργασίες που αναφέρονται στη βιβλιογραφία πάνω στην αύξηση αντιστάθμισης με στέρηση τροφής μπορούν να ταξινομηθούν σε αρκετές κατηγορίες. Σε πειράματα έχουν χρησιμοποιηθεί και μεμονωμένα ψάρια αλλά και ομαδοποιημένα σαν μονάδα επαναληψιμότητας. Η στέρηση της τροφής είναι είτε μερική, είτε ολική. Υπάρχει μια ή και περισσότερες περιόδους στέρησης τροφής και η επαναδιατροφή εναλλάσσεται σε κύκλους. Αυτή η ποικιλότητα που εμφανίζεται στις μεθοδολογίες έχει οδηγήσει σε πολλά αποτελέσματα.

Καθαρή μαρτυρία της αύξησης αντιστάθμισης είτε ως μερική είτε ως πλήρης, έχει εμφανιστεί σε πειράματα με μεμονωμένα ψάρια που εκτέθηκαν σε μια μοναδική περίοδο στέρησης τροφής. Πλήρης αντιστάθμιση η οποία ακολούθησε μία ή δύο εβδομάδες πλήρους ασιτίας επειεύχθη από δύο μεγέθη του φοξίνου, *Phoexinus phoexinus*, (Russell and Wootton, 1992; Zhu *et al.*, 2001), του χρυσόψαρου, *Carassius auratus gibelio*, (Xie *et al.*, 2001) και προσεγγίστηκε στο αγκαθερό, *Gasterosteus aculeatus*, (Zhu *et al.*, 2003). Σε αυτά τα πειράματα τα άσιτα ψάρια έφτασαν το βάρος των μαρτύρων μετά από δύο έως τέσσερις εβδομάδες επαναδιατροφής.

Στην παρούσα εργασία η επαναδιατροφή των ατόμων σε όλες τις μεταχειρίσεις έγινε όταν τα άτομα έφτασαν στο 97,09%, 89,57% και 85,09% για τις μεταχειρίσεις Α, Β και Γ, αντίστοιχα. Στη συνέχεια σε όλες τις μεταχειρίσεις παρατηρήθηκε μερική αντιστάθμιση. Οι Zhu *et al.*, (2003) αναφέρουν ότι όταν δύο ομάδες του *Gasterosteus aculeatus* έχασαν βάρος και έφτασαν το 80% του βάρους των μαρτύρων με διαφορετικά πρωτόκολλα μείωσης της τροφής, ταΐστηκαν *ad libitum* πέτυχανε την πλήρη αντιστάθμιση σε μάζα και λίπος. Η ανάκαμψη ήταν περίπου παρόμοια και για τις δύο ομάδες. Είναι πιθανόν η διάρκεια του παρόντος πειραματισμού να ευθύνεται για τη μερική αντιστάθμιση, δηλαδή αν το πείραμα είχε μεγαλύτερη διάρκεια να παρατηρούσαμε πλήρη αντιστάθμιση.

Στους φοξίνους, τέσσερις ημέρες στέρησης τροφής δεν ήταν αρκετές ώστε να προκαλέσουν ανιχνεύσιμη αντίδραση αντιστάθμισης (Russell and Wootton, 1992) και ύστερα από μια εβδομάδα στέρησης η αντίδραση ήταν μικρή αλλά επαρκής, ώστε να αποδοθεί το βάρος που χάθηκε (Zue *et al.*, 2001).

Σε μια πρωτοποριακή εργασία από τους Miglavs και Jobling (1989a,b) σε μεμονωμένα ψάρια *Salvelinus alpinus* ηλικίας ενός έτους περιορίστηκε για οκτώ εβδομάδες η τροφή σε επίπεδα συντήρησης. Κατά την επαναδιατροφή τα στερημένα τροφής ψάρια εμφάνισαν την αντίδραση της αντιστάθμισης, αλλά δεν πέτυχαν να φτάσουν τα ψάρια μάρτυρες, πριν αυτή μειωθεί εκ νέου. Οι φοξίνοι που τράφηκαν σε

επίπεδο συντήρησης για δεκαέξι ημέρες πέτυχαν πλήρη αντιστάθμιση, όταν τράφηκαν έως κορεσμού, αλλά η αντίδραση της αντιστάθμισης σταμάτησε νωρίτερα απ' ό,τι σε άτομα τα οποία στερήθηκαν πλήρως την τροφή για δεκαέξι ημέρες (Russell and Wootton, 1992).

Τα αποτελέσματα μιας περιόδου στέρησης τροφής σε ομαδοποιημένα ψάρια ποικίλουν και ανάλογα με το είδος του ψαριού. Ο κόκκινος σολομός *Oncorhynchus nerka* παρουσίασε αύξηση αντιστάθμισης έπειτα από μία έως τρεις εβδομάδες ασιτίας και έφτασε σε παρόμοια βάρη με τους μάρτυρες μετά από οκτώ εβδομάδες ταΐσματος *ad libitum*. Όταν η ασιτία αυξήθηκε στις τέσσερις εβδομάδες, οι ρυθμοί θνησιμότητας ήταν υψηλοί και τα επιζώντα ψάρια δεν ήταν σε θέση να φτάσουν σε βάρος τους μάρτυρες (Bilton and Robins, 1973).

Άτομα ιριδιζουσας πέστροφας αρχικού βάρους περίπου 10 g, παρουσίασαν αύξηση αντιστάθμισης, η οποία προέκυψε μετά από μια περίοδο δεκατριών εβδομάδων ασιτίας (Weatherley and Gill, 1981). Οι Dombson και Holmes (1984) επίσης ανέφεραν αύξηση αντιστάθμισης στην ιριδιζουσα πέστροφα μετά από τρεις εβδομάδες πλήρους ασιτίας ακολουθούμενες από τρεις εβδομάδες ταΐσματος. Οι Nicieza και Metcalfe (1997) προκάλεσαν την αύξηση αντιστάθμισης σε ομαδοποιημένους σολομούς του Ατλαντικού με δύο τρόπους. Στην πρώτη ομάδα (α) περιόρισε την ποσότητα τροφής. Στη δεύτερη (β) ομάδα, προκάλεσε τη μείωση της προσλαμβανόμενης τροφής με τη μείωση της θερμοκρασίας. Δηλαδή οι θερμοκρασίες ήταν ασυνήθιστα μικρές για την εποχή και έτσι μειώθηκε η κατανάλωση τροφής από τα ψάρια. Με την επαναφορά της πρόσληψης τροφής *ad libitum* και της θερμοκρασίας σε κανονικές τιμές, τα ψάρια που βρισκόνταν σε χαμηλές θερμοκρασίες ανέπτυξαν μικρότερο βάρος από αυτό των ψαριών στα οποία είχε μειωθεί η τροφή. Τα ψάρια της πρώτης ομάδας εμφάνισαν πλήρη αντιστάθμιση μέσα σε τριανταμία εβδομάδες, ενώ τα ψάρια της δεύτερης ομάδας εμφάνισαν μερική αντιστάθμιση μία εβδομάδα αργότερα από αυτά της πρώτης ομάδας. Υπάρχει ένδειξη ανάπτυξης την οποία μπορούν να προκαλέσουν με διαφορετικούς τρόπους περιοδοί έλλειψης τροφής ή εφαρμογή χαμηλών θερμοκρασιών. Στα ιχθύδια του σολομού του

Ατλαντικού μια περίοδος τριών εβδομάδων ασυνήθιστων για την εποχή χαμηλών θερμοκρασιών στις αρχές του καλοκαιριού προκάλεσε πλήρη αντιστάθμιση, η οποία όμως δεν φάνηκε παρά στις αρχές του επόμενου φθινοπώρου (Maclean and Metcalfe, 2001).

Άξιο παρατήρησης είναι το γεγονός ότι συγγενή είδη μπορεί να παρουσιάσουν διαφορετικές τάσεις κατά την εκδήλωση αύξησης αντιστάθμισης. Σε αντίθεση με το σολομό του Ατλαντικού, δύο εργασίες με την πέστροφα του ποταμού *Salmo trutta* απέτυχαν να αποδείξουν την αύξηση αντιστάθμισης. Συγκεκριμένα, ψάρια ηλικίας ενός έτους, τα οποία είχαν στερηθεί μερικώς τροφή μεταξύ Ιουνίου και Νοεμβρίου, απέτυχαν να εμφανίσουν αύξηση αντιστάθμισης, όταν ταϊστήκαν μέχρι κορεσμού από τον Νοέμβριο μέχρι το Μάρτιο. Σε αυτήν την περίπτωση οι μικρές θερμοκρασίες την περίοδο του χειμώνα και η συσχετιζόμενη περιορισμένη ποσότητα προσφερόμενης τροφής μπορεί να περιορίσει τις δυνατότητες εντοπισμού του φαινομένου της αντιστάθμισης. Ιχθύδια ηλικίας 0+ της *Salmo trutta* στα οποία προσφέρθηκαν μειωμένες ποσότητες τροφής για ένα μήνα, δεν εμφάνισαν αύξηση αντιστάθμισης μετά την απελευθέρωσή στην περιοχή προέλευσής τους, ακόμα και μετά από δύο συνεχόμενα έτη (Alvarez, 2002).

Στα κυπρινοειδή, οι Wieser *et al.*, (1992) παρατήρησαν μία αντίστροφη σχέση μεταξύ του μήκους της περιόδου ασιτίας και της επακόλουθης αύξησης αντιστάθμισης τριών ειδών ομαδοποιημένων νεαρών κυπρινοειδών (*Scardinius erythrophthalmus*, *Leusiscus cephalus* και *Chalcalburnus chalcoides mento*). Το νεαρό τσιρόνι *Rutilus rutilus* έδειξε αύξηση αντιστάθμισης σε θερμοκρασία από 4 έως 33 °C αφού έμεινε νωρίτερα σε πλήρη ασιτία για τρεις εβδομάδες και ακολούθως ταϊστηκε *ad libitum* (van Dijk *et al.*, 2002). Ακόμα και από τους 4 έως τους 12 °C το τσιρόνι έδειξε αντίδραση αντιστάθμισης αν και, πριν από την περίοδο της ασιτίας, δεν έδειξε να αυξάνεται σε αυτές τις μικρές θερμοκρασίες. Ένα παράδειγμα όπου δεν παρατηρήθηκε το φαινόμενο είναι αυτή των Schwarz *et al.*, (1985) στον κυπρίνο *Cyprinus carpio*. Τα θαλασσινά είδη έχουν κι αυτά την ικανότητα της αύξησης αντιστάθμισης. Ο μπακαλιάρος του Ατλαντικού έδειξε πλήρη αντιστάθμιση όταν ταϊστηκε

μέχρι κορεσμού για δέκα ημέρες έπειτα από οκτώ εβδομάδες χωρίς τροφή (Jobling *et al.*, 1994). Οι μπακαλιάροι εμφάνισαν τους μεγαλύτερους ρυθμούς αύξησης κατά την περίοδο της επανασίτισης. Στα *Pleuronectiformes* παρατηρήθηκε και πλήρης και μερική αντιστάθμιση. (Saether and Jobling, 1999). Το *Anarchichas minor* παρουσίασε αύξηση αντιστάθμισης, όταν επέστρεψε σε κανονικές συγκεντρώσεις οξυγόνου, έπειτα από παραμονή εβδομηνταπέντε ημερών σε συνθήκες υπό-οξικές (Foss and Imsland, 2002). Το πείραμα διακόπηκε μετά από είκοσι μία ημέρες παραμονής των ψαριών σε κανονικές συνθήκες οξυγόνου και έτσι δεν έγινε ξεκάθαρο εάν η αύξηση αντιστάθμισης διαρκούσε και παραπέρα.

Εργασίες, όπου μεμονωμένα ψάρια εκτέθηκαν σε κύκλους αστίας – επαναδιατροφής, έδωσαν τις πιο τρανταχτές αποδείξεις για την ύπαρξη αύξησης αντιστάθμισης στα τελέοστεα. Οι περισσότερες χρησιμοποίησαν καθορισμένες περιόδους αστίας και επανασίτισης. Ωστόσο, σε μελέτη του υβριδίου *Lepomis cyanellus* x *L. macrochirus* ηλικίας 0+, καθορίστηκαν περίοδοι στέρησης δύο, τεσσάρων, έξι, δέκα ή δεκατεσσάρων ημερών, αλλά οι μετέπειτα περίοδοι στέρησης καθορίζονταν από την διάρκεια της υπερφαγικής αντίδρασης που ακολουθούσε κάθε περίοδο στέρησης (Hayward *et al.*, 1997). Με αυτό το πρωτόκολλο κάποιες ομάδες ψαριών που εκτίθονταν σε κυκλικές φάσεις ταΐσματος και στέρησης τροφής αναπτύχθηκαν περισσότερο, απ' ότι οι μάρτυρες που ταΐζονταν *ad libitum* καθημερινά σε χρονικό διάστημα εκατό πέντε ημερών. Η υπέρ – αντιστάθμιση παρατηρήθηκε ειδικά στα ψάρια της ομάδας με τη διήμερη στέρηση και είναι η πρώτη ισχυρή απόδειξη ύπαρξης της. Παρόμοια πρωτόκολλα εφαρμόστηκαν και στο *Perca flavescens* και απέτυχαν να προκαλέσουν υπέρ-αντιστάθμιση (Hayward and Wang, 2001), αν και στα αρσενικά, τα οποία ήταν σε μεταχείριση δώδεκα ημερών στέρησης τροφής, παρατηρήθηκε πλήρης αντιστάθμιση. Αποτυχία υπέρ-αντιστάθμισης είχαμε, επίσης, σε ομάδες δέκα ατόμων ανά δεξαμενή του υβριδίου *Lepomis* (Hayward *et al.*, 2000) σε αντίθεση με ομαδοποιημένα ιχθύδια του γατόψαρου, τα οποία

στερούνταν τροφή σε κύκλους μιας, δύο ή τριών ημερών και έπειτα γίνονταν υπερφαγικά (Chatakondi and Yant, 2001).

Σε παρόμοια εργασία επιβλήθηκε πρωτόκολλο με τέσσερις κύκλους μιας εβδομάδας πλήρους ασιτίας και δύο εβδομάδων ταΐσματος έως κορεσμού, σε μεμονωμένα άτομα *Phoexinus phoexinus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Cyprinus carpio* και του Κινέζικου μακρύρυγχου γατόψαρου *Leiocassis longirostris* (Wu *et al.*, 2003). Στο τέλος του πειράματος τα *Gasterosteus aculeatus* πέτυχαν πλήρη αντιστάθμιση αλλά τα υπόλοιπα (κυπρίνοι, γατόψαρα και φοξίνοι) έδειξαν μόνο μερική αντιστάθμιση. Τέτοια πρωτόκολλα μπορούν να αξιολογήσουν την ικανότητα των ψαριών να ξεχωρίσουν τις επιδράσεις εναλλασσόμενων περιόδων με μεγάλη και μικρή διαθεσιμότητα τροφής. Όταν τα *Gasterosteus aculeatus* εκτέθηκαν σε ασιτία μιας, δύο ή έξι ημερών ακολουθούμενη από δύο ημέρες διατροφής έως κορεσμού για πενήντα έξι ημέρες, τα ψάρια έδειξαν μερική αντιστάθμιση που αυξανόταν κατά τη διάρκεια του πειράματος. Τα ψάρια της μεταχείρισης με τις δύο ημέρες ασιτία είχαν σχεδόν την ίδια ανάπτυξη με τους μάρτυρες, αν και ταΐζονταν με τη μισή συχνότητα (Ali and Wootton, 2001).

Η μερική αντιστάθμιση έχει και αυτή αναφερθεί για ομαδοποιημένα ψάρια που βρίσκονται σε κύκλους ασιτίας – επαναδιατροφής. Ο *Arctic charr* παρουσίασε μερική αντιστάθμιση έπειτα από ασιτία μιας, μιάμισης και τριών εβδομάδων και επαναδιατροφή για το ίδιο χρονικό διάστημα σε πείραμα διάρκειας είκοσι τεσσάρων εβδομάδων. Έπειτα από έξι εβδομάδες απεριόριστου ταΐσματος στο τέλος του πειράματος δεν υπήρχε καμία σημαντική διαφορά στα μέσα βάρη των άσιτων ψαριών, ανεξάρτητα από τον τρόπο ταΐσματος, αν και ήταν μικρότερα από τους μάρτυρες που ταΐζονταν καθημερινά κατά τη διάρκεια του πειράματος (Jobling *et al.*, 1993). Σε αντίθεση με τα παραπάνω, ομαδοποιημένοι μπακαλιάροι σε μεταχείριση με τρεις εβδομάδες ταΐσμα και τρεις εβδομάδες ασιτία, δεν έδειξαν καμιά αύξηση αντιστάθμισης (Jobling *et al.*, 1994). Συχνά, συμμετρικοί κύκλοι

στέρησης τροφής και επαναδιατροφής φανερώνουν αύξηση αντιστάθμισης (Christensen and McLean, 1998).

Η ανακολουθία των αποτελεσμάτων με ομαδοποιημένα ψάρια φαίνεται σε εργαστηριακή μελέτη με γατόψαρα. Μετά από τρεις κύκλους που περιελάμβαναν τρεις ημέρες ασιτίας και έντεκα ταΐσματος έως κορεσμού, τα ψάρια σε ασιτία παρουσίασαν πλήρη αντιστάθμιση στο τέλος της έκτης εβδομάδας του πειράματος (Gaylord and Gatlin, 2001). Σε άλλο πείραμα με καναλίσια γατόψαρα και με τρεις, πέντε ή επτά ημέρες ασιτίας σε κύκλο δεκατεσσάρων ημερών δεν εμφανίστηκε αύξηση αντιστάθμισης, ακόμα και σε αυτά τα ψάρια με το μικρότερο επίπεδο στέρησης τροφής (Gaylord *et al.*, 2001).

Η συχνότητα της παροχής τροφής μπορεί να έχει αποφασιστική επίδραση στην ανάπτυξη του ψαριού. Αν οι περίοδοι της ασιτίας είναι μικρές και υπάρχει επάρκεια τροφής ανάμεσα στις περιόδους ασιτίας, εκδηλώνεται με την προσφορά τροφής μια υπερφαγική αντίδραση που μπορεί να εμποδίσει αξιόλογη μείωση της αύξησης. Έτσι, ο τύπος της αύξησης με το συνεχόμενο τάισμα και την παροδική ασιτία είναι ουσιαστικά δυοδιάκριτος. Σε αυτήν την περίπτωση, η λόγω συμπεριφοράς αντιστάθμιση συμβαίνει προτού ο περιορισμός της τροφής προκαλέσει μια αξιοπρόσεκτη ελάττωση της αύξησης. Αυτό είχε περιγραφεί σε ανήλικα άτομα *Gasterosteus aculeatus* με περιόδους ασιτίας τριών ημερών (Ali and Wootton, 1998). Καμία διαφορά δεν παρατηρήθηκε στην αύξηση, στη μετατρεψιμότητα της τροφής και στη σύνθεση του σώματος σε μεταχειρίσεις ομάδων ιριδιζουσας πέστροφας, που κάποιες τρέφονταν καθημερινά και κάποιες τρέφονταν τρεις φορές την εβδομάδα. Αυτές όμως που ταΐζονταν μία ή δύο φορές την εβδομάδα ήταν σαφώς μικρότερες από τους μάρτυρες.

Η αύξηση αντιστάθμισης μπορεί να μην εκδηλώνεται, εάν ο περιορισμός της τροφής ξεπεράσει κάποιο όριο (Wilson and Osbourne, 1960: Ryan, 1990). Για παράδειγμα ιχθύδια σολωμού που ήταν σε ασιτία για μία έως τρεις εβδομάδες έφτασαν σε βάρος τους μάρτυρες, ενώ αυτά που παρέμειναν χωρίς τροφή για μεγαλύτερο χρονικό διάστημα όχι (Bilton and Robins, 1973). Σχεδόν όλες οι εργασίες που αναφέρονται

στην ποσότητα της προσφερόμενης τροφής βρήκαν ότι η υπερφαγία έχει σημαντική συμβολή στην επιτάχυνση της ανάπτυξης. Ωστόσο ένας σημαντικός αριθμός εργασιών ερευνά άλλες μεταβλητές, που δεν μπόρεσαν να δείξουν τη σημαντική συμβολή τους στην αύξηση αντιστάθμισης. Οι μεταβλητές αυτές, όταν ανιχνεύονται, έχουν μικρή συμβολή σε σχέση με τον παράγοντα της υπερφαγίας. Φαίνεται επομένως ότι, η υπερφαγία είναι ο κύριος μηχανισμός που εμπλέκεται στην εμφάνιση του φαινομένου της αντιστάθμισης, αν και κάποιο ρόλο μπορούν να παίξουν οι ελαττωμένες τιμές μετατρεψιμότητας ή η προσαρμογή της συμπεριφοράς των οργανισμών στις περιβαλλοντικές συνθήκες.

4.4 Απώλεια βάρους και αύξηση αντιστάθμισης

Στο πείραμα που πραγματοποιήσαμε παρατηρήθηκε μια τάση σταδιακής μείωσης του ρυθμού απώλειας βάρους ανά εβδομάδα κυρίως στις μεταχειρίσεις Β και Γ οι οποίες έμειναν άσιτες για παραπάνω από μία εβδομάδα. Αυτό πιθανόν να οφείλεται σε επιβράδυνση του μεταβολισμού λόγω της συνεχιζόμενης έλλειψης τροφής.

Οι ρυθμοί μεταβολισμού των ψαριών μπορεί να μειωθούν κατά τη διάρκεια της στέρησης της τροφής. Ο Brown (1946) ανέφερε ότι, όταν η ποσότητα της τροφής που δίνεται στη *Salmo trutta* μειωθεί στα επίπεδα συντήρησης, αρχικά το ψάρι κάνει βάρος, αλλά γρήγορα προσαρμόζεται στο χαμηλότερο επίπεδο κατανάλωσης ενέργειας και έπειτα, κερδίζει σε βάρος. Παρόμοια αποτελέσματα παρατηρήθηκαν και για την τιλάπια *Oreochromis sp.* που συνηγορούν στο ότι γίνεται ρύθμιση του μεταβολισμού. Έπειτα από μια περίοδο προσαρμογής, ο ρυθμός μεταβολισμού ρυθμίστηκε σε φυσιολογικά επίπεδα. Η απώλεια βάρους ήταν μεγαλύτερη την αρχική εβδομάδα της ασιτίας, αλλά ελαττώνονταν τις επόμενες εβδομάδες. Σε αυτές τις εργασίες ο μεταβολισμός στην αρχική περίοδο της ασιτίας ήταν μεγαλύτερος απ' ό τι την μεταγενέστερη περίοδο, που συμπεριλάμβανε και την προσαρμογή στην ασιτία. Εν τούτοις οι Wieser *et al.*, (1992) πρότειναν 4 φάσεις αντίδρασης στον περιορισμό τροφής και της επακόλουθης επανασίτισης:

i) τη φάση της καταπόνησης, που χαρακτηρίζεται από ένα καθεστώς υπερ-ενεργητικότητας (π.χ αναζήτηση τροφής),

ii) τη φάση της αλλαγής με τη συνεχιζόμενη στέρηση της τροφής, τη μείωση του κανονικού ρυθμού της αναπνοής όπως και της κινητικότητας, καθώς και την εξασθένιση της ζωτικότητας κάποιων κύριων γλυκολυτικών και γενογλυκολυτικών ενζύμων, που βρίσκονται στους μύες και που βοηθούν στην κολύμβηση,

iii) τη φάση της προσαρμογής με τη σταθεροποίηση του μεταβολισμού σε χαμηλά επίπεδα. Αν συνεχίζει να παραμένει ο οργανισμός σε στέρηση τροφής τότε γίνεται μια αυξημένη αντικατάσταση των λιπιδίων από πρωτεΐνες,

iv) τη φάση της αποκατάστασης όπου γίνεται απότομη αύξηση των επιπέδων κατανάλωσης οξυγόνου, αλλά και της αύξησης με την αύξηση αντιστάθμισης να έχει απόλυτη σχέση με την περίοδο της αστίας.

Εκτός αυτού, έχει περιγραφεί μια ρύθμιση του μεταβολισμού σε συνθήκες διατροφικής καταπόνησης (έλλειψη δηλαδή τροφής). Σε ιχθύδια κυπρινοειδών οι ρυθμοί μεταβολισμού μπορούν να μειωθούν κατά 30-40%, ύστερα από δύο ημέρες σέρησης τροφής σε σχέση με πρόσφατη ιδιαίτερη σίτιση (Wieser *et al.*, 1992).

Η κατανάλωση της ενέργειας κατά τη διάρκεια της αστίας των ψαριών μπορεί να μειωθεί με την ελάττωση της κινητικότητας τους (Wieser *et al.*, 1992). Ο περιορισμός της κινητικότητας, κατά την επανασίτιση, θα μπορούσε να συνεισφέρει στην αύξηση αντιστάθμισης, με την αύξηση της αναλογίας της ενέργειας, που είναι διαθέσιμη για το σκοπό αυτό. Επίσης, η υπερφαγία συχνά σχετίζεται με υψηλότερα επίπεδα δραστηριότητας για την αναζήτηση τροφής. Έτσι, με την εικόνα κόστους-κέρδους μόνο η μείωση μιας δραστηριότητας, που δεν σχετίζεται με τη διατροφή, μπορεί να θεωρηθεί σαν ωφέλιμη-αντισταθμιστική ενέργεια. Αν και η κολυμβητική δραστηριότητα δεν μετρήθηκε απ' ευθείας, οι Wieser *et al.*, (1992) βρήκαν ότι, τόσο οι συνηθισμένοι όσο και οι μέσοι ρυθμοί μεταβολισμού αυξάνονται με την επανασίτιση, δείχνοντας έτσι, ότι και η δραστηριότητα έχει αυξηθεί. Τα νεαρά τσιρόνια εμφάνισαν μειωμένη κολυμβητική δραστηριότητα έπειτα από 3 εβδομάδες αστίας, αλλά αυτή επανήλθε στα κανονικά επίπεδα, μόλις άρχισε η επαναδιατροφή τους (van Dijk *et al.*, 2002). Στο *Anaploroma fimbria* η αύξηση αντιστάθμισης φαίνεται να διευθετείται από μια μεταβολή στον τρόπο καταμερισμού της ενέργειας, με τη μείωση της φυσιολογικής δραστηριότητας για κολύμβηση. Η αντισταθμιστική ικανότητα αυτών των ειδών έχει μειωθεί και αυτό ερμηνεύεται σαν αποτέλεσμα των υψηλών ρυθμών κατανάλωσης τροφής των ψαριών που δεν μπορεί να ξεπερασθεί. Στην ίδια εργασία τα *Theraga chalcagamma* εμφάνισαν μια αντισταθμιστική αντίδραση με την αύξηση των ρυθμών κατανάλωσης τροφής, σε σχέση με τους μάρτυρες (Sogard and Olla, 2002).

4.5 Συντελεστής μετατρεψιμότητας τροφής (F.C.R.) και αύξηση αντιστάθμισης

Στον παρόντα πειραματισμό στη μεταχείριση των μαρτύρων παρατηρήθηκε η μεγαλύτερη τιμή του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R) σε σχέση με τις άλλες ομάδες. Ενώ μεταξύ των ομάδων A & B οι διαφορές είναι πάρα πολύ μικρές, οι διαφορές μεταξύ των μεταχειρίσεων A & G καθώς και αυτές μεταξύ των B & G είναι μεγάλες, γεγονός πολύ σημαντικό εάν μεταφερθεί στη διαχείριση μιας μονάδας πάχυνσης. Λαμβάνοντας υπόψη την ανάγκη συμπίεσης του κόστους παραγωγής στις εντατικής μορφής ιχθυοκαλλιέργειες, είναι πιθανόν μια μείωση του συντελεστή μετατρεψιμότητας (F.C.R.) σε εντατική εκτροφή τσιπούρας, να οδηγήσει σε μείωση της απαιτούμενης ποσότητας τροφής σε κάθε κύκλο παραγωγής και με την ίδια τελική παραγόμενη βιομάζα.

Οι Dobson και Holmes (1984) πρότειναν, ότι η αύξηση αντιστάθμισης στα ψάρια μπορεί να είναι γνώρισμα αποτελεσματικότερης χρήσης της τροφής. Μελέτες σε μεμονωμένα ψάρια απέδειξαν βελτιωμένο συντελεστή μετατρεψιμότητας, βασισμένες στην αύξηση του βάρους και στην ποσότητα της τροφής που καταναλώθηκε κατά την επανασίτιση του *Arctic charr*, του *Phoexinus phoexinus* και του *Gasterosteus aculeatus* (Miglavns and Jobling 1989a,b; Russell and Wootton, 1992; Jobling *et al.* 1994; Zhu *et al.*, 2001). Η αποδοτικότητα της μετατρεψιμότητας της τροφής και η χρησιμοποίηση ενέργειας και πρωτεϊνών των επανασιτιζόμενων έως κορεσμού ψαριών, ήταν ανώτερη απ' ότι σε ομάδες μαρτύρων του *Piractus brachyomus*.

Στην ιριδιζουσα πέστροφα, μια εργασία απέδειξε, ότι η αύξηση αντιστάθμισης προκλήθηκε ολοκληρωτικά από την αξιοποίηση της προσφερόμενης τροφής, χωρίς υπερφαγική αντίδραση (Boujard *et al.* 2000). Σε αντίθεση, οι Hayward *et al.* (1997) αναφέρουν ορισμένες διαφορές στην αξιοποίηση της προσφερόμενης τροφής μεταξύ των μεταχειρίσεων και των μαρτύρων σε κύκλους ασιτίας και επανασίτισης στο υβρίδιο *Lepomis*. Τα ψάρια που ήταν σε μεταχείριση με κύκλο δεκατεσσάρων ημερών ασιτίας, εμφάνισαν υψηλή αξιοποίηση της προσφερόμενης τροφής με την αύξηση αντιστάθμισης που συνέβη κατά

την επανασίτιση. Στο γατόψαρο δεν υπήρξε καμιά διαφορά ανάμεσα στις μεταχειρίσεις και τους μάρτυρες κατά τη διάρκεια πειράματος δεκαοκτώ εβδομάδων. Ομοίως και στην ιριδιζουσα πέστροφα, δεν παρατηρήθηκε διαφορά σε μεταχειρίσεις και μάρτυρες, έπειτα από την επαναδιατροφή για επτά εβδομάδες ή σε κυπρίνο, που η δίαιτα του ήταν φτωχή σε πρωτεΐνες ή ενεργειακό περιεχόμενο, κατά την περίοδο της στέρησης της τροφής.

Εάν η αξιοποίηση της προσφερόμενης τροφής ήταν υψηλότερη κατά τη διάρκεια της αύξησης αντιστάθμισης, αυτό μπορεί να αποδειχτεί συγκρίνοντας την ανάπτυξη μεταξύ των επαναδιατρεφόμενων ψαριών με τους μάρτυρες, όταν και οι δύο ομάδες ταΐζονται με πανομοιότυπους ρυθμούς. Εξ' αιτίας της πιθανής αντίστροφης σχέσης μεταξύ των ρυθμών πρόσληψης τροφής και του συντελεστή μετατρεψιμότητας, η αξιολόγηση της συνεισφοράς της καλύτερης μετατρεψιμότητας της τροφής στην αύξηση αντιστάθμισης απαιτεί επαρκή έλεγχο των ρυθμών πρόσληψης τροφής.

4.6 Επίδραση περιβαλλοντικών παραγόντων

Τα αποτελέσματα της παρούσης εργασίας εμφανίζουν σταθερή τάση της παραλλακτικότητας του βάρους για όλες τις μεταχειρίσεις εκτός από τη μεταχείριση Β στην οποία παρατηρήθηκε μείωση της διασποράς των μεγεθών γύρω από το μέσο όρο κατά την επαναδιατροφή. Παρόμοια αποτελέσματα έχουν αναφερθεί και σε άλλες εργασίες γιατί είναι γνωστό ότι η ιχθυοφόρτιση και οι περιβαλλοντικοί παράγοντες έχουν επίσης συνέπειες πάνω στην αύξηση αντιστάθμισης. Σε ιχθύδια της τλάπιας *Oreochromis niloticus* η μείωση της αύξησης που προκλήθηκε από συνωστισμό των ατόμων, εξαφανίστηκε με το που επέστρεψαν τα ψάρια σε κανονικές ιχθυοφορτίσεις. Το πρότυπο της αντιστάθμισης μπορεί να διαφέρει ανά άτομο και να εξαρτάται από τη συμπεριφορά τους και τη σωματική τους κατάσταση (Jobling and Koskela, 1996). Σε ομάδες ιριδιζουσας πέστροφας που προσφέρονταν μειωμένες ποσότητες τροφής, η πρόσληψη της δε γίνονταν ισόποσα από όλα τα άτομα. Η επικράτηση της ιεραρχίας πιθανόν προκαλεί αυτήν την παραλλακτικότητα με τη ρύθμιση της πρόσβασης σε αυτήν. Το αποτέλεσμα είναι μια εντελώς ασύμμετρη ανάπτυξη ανάμεσα στα ελλιπώς σιτιζόμενα ψάρια. Όταν στις πέστροφες προσφέρθηκε επαρκής ποσότητα τροφής, έγιναν υπερφαγικές. Η αύξηση αντιστάθμισης ήταν μεγαλύτερη σε πέστροφες μικρότερης ανάπτυξης στις παραπάνω συνθήκες. Αυτό αποδεικνύει ότι, σε συνθήκες ύπαρξης επαρκούς ποσότητας τροφής, η προϋπάρχουσα επικράτηση των μεγαλύτερων μεγεθών χαλαρώνει και τα άτομα, με τα μικρότερα μεγέθη στα οποία η ανάπτυξη τους είχε κατασταλεί, μπορούν να εμφανίσουν υψηλούς ρυθμούς πρόσληψης τροφής (Jobling and Koskela, 1996).

4.7 Αύξηση αντιστάθμισης και σύσταση του σώματος

Ο τύπος της αύξησης αντιστάθμισης μπορεί να επηρεάσει διαφορετικά τα συστατικά του σώματος. Σε εργασία των Quinton και Blake (1990) με ιριδιζουσες πέστροφες αναφέρεται ότι τόσο κατά την βραχεία (τρεις εβδομάδες) όσο και κατά την μακράς διάρκειας (δεκατρείς εβδομάδες) ασιτία, οι πέστροφες τελικά χρησιμοποίησαν το περιπλαγχνικό λίπος. Η μακράς διάρκειας ασιτία μείωσε, επίσης, σημαντικά και την ξηρά μάζα του εντέρου. Σε άλλη εργασία με ιριδιζουσες πέστροφες αναφέρεται ότι η επαναδιατροφή που ακολούθησε μια περίοδο ασιτίας, σχετίστηκε με την απότομη επαναφορά σε κανονικά μεγέθη των οργάνων των ψαριών και συγκεκριμένα της καρδιάς, του συκωτιού, του εντέρου και των γονάδων (Weatherley and Gill, 1981). Στην παρούσα εργασία δεν υπήρξε η δυνατότητα εξέτασης της σωματικής σύνθεσης των ψαριών σε συνδυασμό με την αύξηση αντιστάθμισης. Αυτό όμως θα αποτελέσει αντικείμενο μελέτης επόμενης ερευνητικής εργασίας στο Εργαστήριο πολύ σύντομα.

4.8 Αύξηση αντιστάθμισης και ιχθυοκαλλιέργειες - Μελλοντικές κατευθύνσεις της έρευνας

Οι αντισταθμιστικές αλλαγές στην όρεξη και στην αύξηση των ψαριών μετά από διάστημα περιορισμού της τροφής φαίνεται να είναι σημαντικός μοχλός για την ανάπτυξη βελτιστοποιημένου τρόπου ταΐσματος στις ιχθυοκαλλιέργειες.

Η επιβολή σταθερών περιόδων ασιτίας ή περιορισμού τροφής στα εκτρεφόμενα ψάρια μπορεί να οδηγήσει σε οφέλη (οικονομικά και περιβαλλοντικά) λόγω της εκδήλωσης του φαινομένου της αύξησης αντιστάθμισης. Ωστόσο δεν είναι ξεκάθαρο το πρωτόκολλο που θα πρέπει να χρησιμοποιηθεί σε επίπεδο παραγωγής για το κάθε εκτρεφόμενο είδος. Για να επιτευχθεί αυτό θα πρέπει να απαντήσει η έρευνα σε μια σειρά ερωτημάτων πολύ σημαντικών όπως π.χ. να προκαθοριστεί μέχρι ποιο σημείο πρέπει να μειωθεί το βάρος του σώματος (στην περίοδο του περιορισμού της τροφής), μέχρι να αρχίσει η επαναδιατροφή (Schwarz *et al.* 1985). Τα πρωτόκολλα θα πρέπει να καθορίζουν το εύρος της μείωσης της αύξησης, που προκαλεί την αύξηση αντιστάθμισης, καθώς και το βαθμό της αντιστάθμισης που θα επιτευχθεί. Οι περισσότερες εργασίες με θέμα την αύξηση αντιστάθμισης στα ψάρια, έχουν εξετάσει τις αντιδράσεις στον περιορισμό της τροφής, τη θερμοκρασία ή την ιχθυοφόρτιση του πληθυσμού.

Η μελέτη της αύξησης αντιστάθμισης, όπως εμφανίζεται στη διεθνή βιβλιογραφία βασίζεται σχεδόν ολοκληρωτικά σε εργαστηριακά πειράματα. Γνωρίζουμε ελάχιστα για την επίδραση, τις συνέπειες και τη σημασία της στους φυσικούς πληθυσμούς. Μόνο δύο εργασίες έχουν εξετάσει τη γεωγραφική της ποικιλιότητα (Purchase and Brown, 2001; Schultz *et al.*, 2002) και αυτές οδήγησαν σε διαφορετικά συμπεράσματα. Οι πληθυσμοί, πράγματι, εμφανίζουν αντισταθμιστικές αντιδράσεις, αλλά δεν είναι απαραίτητο αυτές να εξαρτώνται από τον τύπο της αύξησης αντιστάθμισης που συζητείται εδώ. Σε πολλές περιπτώσεις μπορεί απλά να αντιπροσωπεύουν την αντίδραση στην αυξημένη διαθεσιμότητα τροφής και να μην συμπεριλαμβάνει μεγαλύτερους ρυθμούς αύξησης από τους συνηθισμένους. Οι

περισσότερες από τις διαθέσιμες πληροφορίες βασίζονται σε πλάγιες μεθόδους, όπως τον προς τα πίσω υπολογισμό της αύξησης από τα λέπια ή τους στόλιθους και υπάρχει μια τάση για είδη συγγενή προς τα πιο εμπορικά είδη (Nicieza and Brana 1993a, b). Αυτό όμως δεν προσφέρει πειστική απόδειξη της επικράτησης των αληθινών αντιδράσεων αντιστάθμισης. Μελέτες που παρατηρούν την αύξηση μεμονωμένων και μαρκαρισμένων ψαριών κάτω από ελεγχόμενες και μη ελεγχόμενες συνθήκες, θα μπορούσαν να προσφέρουν αξιόλογες πληροφορίες για το εύρος και το κόστος της αύξησης αντιστάθμισης στη φύση.

Οποιοσδήποτε μηχανισμός και να λειτουργεί, η αύξηση αντιστάθμισης αντιπροσωπεύει μια χρονική περίοδο στη ζωή του οργανισμού, με ιδιαίτερο επίπεδο φαινοτυπικής πλαστικότητας και ποικιλότητας, το οποίο, συχνά, παραβλέπεται σε παρόμοιες μελέτες και θεωρητικές αναλύσεις της αύξησης και των στρατηγικών ανάπτυξης (Nicieza and Metcalfe, 1997). Αν εμφανίζεται σαν μια διαδεδομένη αντίδραση σε φυσικούς πληθυσμούς, θα μπορούσε να έχει σημαντικές επιπτώσεις για τη δυναμική των πληθυσμών, άρα και των κοινωνιών, εξ αιτίας της επιρροής της στους πληθυσμούς απέναντι στην περιβαλλοντική ποικιλότητα.

5. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Στην παρούσα εργασία έγινε μια πρώτη προσέγγιση του θέματος της αύξησης αντιστάθμισης στην εντατική εκτροφή της τοπούρας. Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το φαινόμενο της αύξησης αντιστάθμισης εκδηλώνεται στην εκτροφή της τοπούρας μετά από διάστημα πλήρους ασιτίας για μία, δύο και τρεις εβδομάδες. Ωστόσο παρατηρήθηκε μόνο μερική αντιστάθμιση με την έννοια των παρόμοιων ρυθμών αύξησης για όλες τις μεταχειρίσεις αλλά και με προσέγγιση τελικών μέσων βαρών στις μεταχειρίσεις που παρέμειναν άσιτες για δύο και τρεις εβδομάδες. Επίσης παρατηρήθηκαν καλύτερες τιμές του συντελεστή μετατρεψιμότητας της τροφής (F.C.R) των ατόμων που έμειναν σε ασιτία.

Η απουσία της πλήρους αύξησης αντιστάθμισης από τον παρόντα πειραματισμό μπορεί είτε να απεικονίζει ανεπαρκείς ρυθμούς ταΐσματος κατά την περίοδο επανασίτισης ή ότι το διάστημα ασιτίας έπρεπε να είναι μεγαλύτερο.

Σε κάθε περίπτωση πρόκειται για ένα ενδιαφέρον ερευνητικό πεδίο. Είναι πιθανόν μέσα από πρωτόκολλα διατροφής και έχοντας διερευνήσει τις φάσεις της περιόδου πάχυνσης στις οποίες το φαινόμενο της αντιστάθμισης εκδηλώνεται εντονότερα, να προσφέρουμε ένα εύχρηστο εργαλείο σε επίπεδο παραγωγού το οποίο θα αποδώσει εκτός από συμπίεση του κόστους παραγωγής και όφελος για το περιβάλλον.

6. ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- Ali, M. and Wootton, R.J. (1998). Do random fluctuations in the intervals between feeding affect growth rate in juvenile three-spined sticklebacks? *Journal of Fish Biology* **53**, 1006-1014.
- Ali, M. and Wootton, R.J. (2001). Capacity for growth compensation in juvenile three-spined sticklebacks experiencing food deprivation. *Journal of Fish Biology* **58**, 1531-1544.
- Ali, M., Nicieza, A. and Wootton, R.J. (2003). Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *FISH and FISHERIES* **4**, 147-190.
- Alvarez, D. (2002). *Implicaciones del comportamiento y fisiología individuales en el ciclo de vida y dinámica poblacional de la trucha común (Salmo trutta L.)*. Doctoral Thesis, University of Oviedo, Spain, 109 pages.
- Aranyakananda, P., Moore, N. and Singhagraiwan, T. (1996). Effect of feeding frequency on compensatory growth of Asian sea bass, *Lates calcarifer*. *Arri Newsletter* **3**, 11-13.
- Basiao, Z.U., Doyle, R.W. and Arago, A.L. (1996) A statistical power analysis of the 'internal reference' technique for comparing growth and growth depensation of tilapia strains. *Journal of Fish Biology* **49**, 277-286.
- Bastrop, R., Spangenberg, R. and Jürss, K. (1991). Biochemical adaptations of juvenile carp (*Cyprinus carpio* L.) to food deprivation. *Comparative Biochemistry and Physiology* **98**, 143-149.
- Beacham, T.D. (1981). Variability in growth during the first 3 years of life of cod (*Gadus morhua*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Zoology* **59**, 614-620.
- Bertram, D.F., Chambers, R.C. and Leggett, W.C. (1993) Negative correlations between larval and juvenile growth-rates in winter flounder- implications of compensatory growth for variation in size-at-age. *Marine Ecology Progress in Series* **96**, 209-215.
- Bilton, H.T. and Robins, G.L. (1973). The effects of starvation and subsequent feeding on survival and growth of Fulton Channel Sockeye Salmon fry (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **30**, 1-5.
- Björnsson, B., Sigurthorsson, G., Hemre, G.I. and Lie, O. (1992). Growth rate and feed conversion factor on young halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) fed six different diets. *Fiskeridirektoratets Skrifter Ernaering* **5**, 25-35.

- Boujard, T., Burel, C., Medale, F., Haylor, G. and Moisan, A. (2000). Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquatic Living Resources* **13**, 129-137.
- Brown, M.E. (1946). The growth of brown trout (*Salmo trutta* Linn.) II The growth of two-year-old trout at constant temperature of 11.5 °C. *Journal of Experimental Biology* **22**, 130-144.
- Buckel, J.A., Letcher, B.H. and Conover, D.O. (1998). Effects of a delayed onset of piscivory on the size of age-0 bluefish. *Transactions of American Fisheries Society* **127**, 576-587.
- Bull, C.D. and Metcalfe, N.B. (1997). Regulation of hyperphagia in response to varying energy deficits in over-wintering juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **50**, 498-510.
- Chambers, R.C. Leggett, W.C. and Brown, J.A. (1988) Variation in and among early life history traits of laboratory-reared winter flounder *Pseudopleuronectes americanus*. *Marine Ecology Progress in Series* **47**, 1-15.
- Chatakondi, N.G. and Yant, R.D. (2001). Application of compensatory growth to enhance production in channel catfish *Ictalurus punctatus*. *Journal of World Aquaculture Society* **32**, 278-285.
- Chmylevskii, D.A. (1994). Vliyanie ponizhennoj temperatury na on oogenez tilapii *Oreochromis mossambicus* 2. Vozdejstvie na ryb v vozraste dvadtsati dvukh sutok posle vylupleniya. *Voprosy Ikhtiologii* **34**, 675-680.
- Chmylevskii, D.A. (1996). The influence of a low temperature on the oogenesis of tilapia *Oreochromis mossambicus* 4. Effect on fish 106 days after their hatching. *Journal of Ichthyology* **36**, 615-620.
- Chmylevskii, D.A. (1998). The influence of low temperature on the growth of *Oreochromis mossambicus*. *Journal of Ichthyology* **38**, 86-92.
- Christensen, S.M. and McLean, E. (1998). Compensatory growth in Mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus*) fed a sub-optimal diet. *Ribarstvo* **56**, 3-19.
- Collins, A.L. and Anderson, T.A. (1995). The regulation of endogenous energy stores during starvation and refeeding in the somatic tissues of the golden perch. *Journal of Fish Biology* **47**, 1004-1015.
- Dabrowski, K. Takashima, F. and Strussmann, C. (1986). Does recovery growth occur in larval fish? *Bulletin of the of Japanese Society of Science* **52**, 1986.

- Damsgard, B. and Arnesen, A.M. (1998). Feeding, growth and social interactions during smolting and seawater acclimation in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture* **168**, 7-16.
- Damsgård, B. and Dill, L.M. (1998). Risk-taking behaviour in weight compensating coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Behavioural Ecology* **9**, 26-32.
- Department of Marketing & Institute of Aquaculture University of Stirling, (2004).
- Dobson, S.H. and Holmes, R.M. (1984). Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* **25**, 649-656.
- van Dijk, P.L.M. Staaks, G. and Hardewig, I. (2002). The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus*. *Oecologia* **130**, 496-504.
- Ferreri, C.P. and Taylor, W.W. (1996). Compensation in individual growth rates and its influence on lake trout population-dynamics in the Michigan waters of Lake Superior. *Journal of Fish Biology* **49**, 763-777.
- Foss, A. and Imsland, A.K. (2002). Compensatory growth in the spotted wolffish *Anarhichas minor* (Olafsen) after a period of limited oxygen supply. *Aquaculture Research* **33**, 1097-1101.
- Gaylord, T.G. and Gatlin, D.M. III (2001). Dietary protein and energy modifications to maximize compensatory growth of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Aquaculture* **194**, 337-348.
- Gaylord, T.G. MacKenzie, D.S. and Gatlin, D.M. III (2001). Growth performance, body composition and plasma thyroid hormone status of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) in response to short-term feed deprivation and refeeding. *Fish Physiology and Biochemistry* **24**, 73-79.
- Gerking, S.D. and Raush, R.R. (1979). Relative importance of size and chronological age in the life programme of fishes. *Ergebnis Limnologie* **1979**, 181-194
- Haweet, A. and Ozawa, T. (1996). Age and growth of ribbon fish *Trichiurus japonicus* in Kagoshima Bay, Japan. *Fisheries Science* **62**, 529-533.
- Hayward, R.S. and Wang, N. (2001). Failure to induce over-compensation of growth in maturing yellow perch. *Journal of Fish Biology* **59**, 126-140.

- Hayward, R.S. Notie, D.B. and Wang, N. (1997). Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *Transactions of American Fisheries Society* of **126**, 316-322.
- Hayward, R.S. Wang, N. and Noltie, D.B. (2000). Group holding impedes compensatory growth of hybrid sunfish. *Aquaculture* **183**, 299-305.
- <http://www.fao.org>
- Jobling, M. (1993). Bioenergetics: feed intake and energy partitioning. In: *Fish Ecophysiology* (eds J.C. Rankin and F.B. Jensen), Chapman & Hall, London, pp. 1-44.
- Jobling, M. and Koskela, J. (1996). Interindividual variations in feeding and growth in rainbow trout during restricted feeding and in subsequent period of compensatory growth. *Journal of Fish Biology* **49**, 658-667.
- Jobling, M. Jorgensen, E.H. and Siikavuopio, S.I. (1993). The influence of previous feeding regime on the compensatory growth response of maturing and immature Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* **43**, 409-419.
- Jobling, M. Meloy, O.H. dos Santos, J. and Christiansen, B. (1994). The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history. *Aquaculture International* **2**, 75-90.
- Johal, M.S. and Tandon, K.K. (1986). Phenomenon of growth compensation in *Cyprinus carpio*. *Indian Journal of Ecology* **13**, 350-352.
- Johansen, S.J.S. Ekli, M. Stanges, B. and Jobling, M. (2001). Weight gain and lipid deposition in Atlantic salmon, *Salmo salar*, during compensatory growth: evidence for lipostatic regulation? *Aquaculture Research* **32**, 963-974.
- Kim, M.K. and Lovell, R.T. (1995). Effect of feeding regimes on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish, *Ictalurus punctatus* in ponds. *Aquaculture* **135**, 285-293.
- Kindschi, G.A. (1988). Effect of intermittent feeding on growth of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Aquaculture and Fisheries Management* **19**, 213-215.
- Κλαουδάτος, Σπ. (2005). Υδατοκαλλιέργειες Ι. Πανεπιστημιακές παραδόσεις. Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας, 13-14.
- Koppe, W. Pockrandt, J. Meyer-Burgdorff, K.H. and Gunther, K.D. (1993). Effects of realimentation after a period of restricted feeding on food intake, growth and body composition in *Piaractus brachypomus* (Cuvier 1818), a South American characoid fish. In: *Fish Ecotoxicology and Ecophysiology* (eds T. Braunbeck, W. Hanke and H. Segner), VCH, New York, pp. 263-268.

- Luquet, P., Oteme, Z.J., and Cisse, A. (1995). Evidence for compensatory growth and its utility in the culture of *Heterobranchius-longifilis*. *Aquatic Living Resources* **8**, 389–394.
- Maclean, A. and Metcalfe, N.B. (2001). Social status, access to food and compensatory growth in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **58**, 1331-1346.
- Mendez, G. and Wieser, W. (1993). Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostei: Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes* **36**, 73–81.
- Metcalfe, N.B. and Thorpe, J.E. (1992). Anorexia and defended energy levels in over-wintering juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology* **61**, 175–181
- Miglavs, I. and Jobling, M. (1989a). The effect of feeding regime on proximate body composition and patterns of energy deposition in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* **35**, 1-11.
- Miglavs, I. and Jobling, M. (1989b). Effects of feeding regime on food consumption, growth rates and tissue nucleic acids in juvenile Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, with particular respect to compensatory growth. *Journal of Fish Biology* **34**, 947-957.
- Morgan, I.J. and Metcalfe, N.B. (2001). Deferred costs of compensatory growth after autumnal food shortage in juvenile salmon. *Proceedings of the Royal Society of London B* **268**, 295–301.
- Mortensen, A. and Damsgård, B. (1993). Compensatory growth and weight segregation following light and temperature manipulation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). *Aquaculture* **114**, 261–272.
- Moores, J.A. and Winters, G.H. (1982). Growth patterns in a Newfoundland Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) stock. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **39**, 454–461
- Νεοφύτου, Χ., (2001). Βιολογία Θαλάσσιων Οργανισμών. Πανεπιστημιακές παραδόσεις. Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας.
- Nicieza, A.G. and Brana, F. (1993a). Relationships among smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Northern Spain. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **50**, 1632-1640

- Nicieza, A.G. and Brana, F. (1993b). Compensatory growth and optimum size in one-year-old smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar*). In: *Production of juvenile Atlantic Salmon, Salmo salar, in Natural Waters* (eds R.J.Gibson and R.E.Cutting), *Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences No.118*, 225-237.
- Nicieza, A.G. and Metcalfe, N.B. (1997). Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: Responses to depressed temperature and food availability. *Ecology* **78**, 2385-2400.
- Nicieza, A.G., Reyes-Gavilán, F.G. and Braña, F. (1994a). Differentiation in juvenile growth and bimodality patterns between northern and southern-populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L). *Canadian Journal of Zoology* **72**, 1603-1610.
- Nutrient Requirements of Fish, (1993). Committee on Animal Nutrition, Board on Agriculture, National Research Council. National Academy Press. Washington.
- Paul, A.J., Paul, J.M. and Smith, R.L. (1995). Compensatory growth in Alaska yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, following food deprivation. *Journal of Fish Biology* **46**, 442-448.
- Pedersen, B.H. (1993). Growth and mortality in young larval herring (*Clupea harengus*); effect of repetitive changes in food availability. *Marine Biology* **117**, 547-550.
- Pedersen, B.H., Ugelstad, I. and Hjelmeland, K. (1990). Effects of transitory, low food supply in the early life of larval herring (*Clupea harengus*) on mortality, growth and digestive capacity. *Marine Biology* **107**, 61-66.
- Πράπας, Α. (2000). Πρακτικός Οδηγός Ιχθυοπαθολογίας Εκτρεφόμενων στην Ελλάδα ειδών και Οστρακόδερμων. Υπουργείο Γεωργίας, Γενική Δ/νση Αλιείας. Αθήνα.
- Purchase, C.F. and Brown, J.A. (2001). Stock-specific changes in growth rates, food conversion efficiencies, and energy allocation in response to temperature change in juvenile Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* **58**, 36-52.
- Qian, X., Cui, Y., Xiong, B. and Yang, Y. (2000). Compensatory growth, feed utilization and activity in gibel carp, following feed deprivation. *Journal of Fish Biology* **56**, 228-2232.
- Quinton, J.C. and Blake, R.W. (1990). The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Fish Biology* **37**, 33-41.
- Raikova-Petrova, G.N. and Zivkov, M.T. (1998). Growth self-regulation: a reason for the variability of fish condition indices. *International Revue of Hydrobiology* **83**, 599-602.

- Reimers, E., Kjørrefjord, G. and Stavostrand, M. (1993). Compensatory growth and reduced maturation in second sea winter farmed Atlantic salmon following starvation in February and March. *Journal of Fish Biology* **43**, 805–810.
- Ricker, W.E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada **191**, 1-382.
- Riska, B., Atchley, W.R. and Rutledge, J.J. (1984). A genetic-analysis of targeted growth in mice. *Genetics* **107**, 79-101.
- Rueda, F.M., Martinez, F.J., Zamora, S., Kentouri, M. and Divanach, P. (1998). Effect of fasting and refeeding on growth and body composition of red porgy, *Pagrus pagrus* L. *Aquaculture Research* **29**, 447–452.
- Russel, N.R. and Wootton, R.J. (1992). Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) following short term of food restriction. *Environmental Biology of Fishes* **34**, 277-285.
- Ryan, W.J. (1990). Compensatory growth in cattle and sheep. *Nutritional Abstract Review of Series B* **60**, 653-664.
- Saether, B.- S. and Jobling, M. (1999). The effects of ration level on feed intake and growth, and compensatory growth after restricted feeding, in turbot *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture Research* **30**, 647-653.
- Schultz, E.T., Lankford, T.E. and Conover, D.O. (2002). The covariance of routine and compensatory juvenile growth rates over a seasonality gradient in a coastal fish. *Oecologia* **133**, 501-509.
- Schwarz, F.J., Plank, J. and Kirchgessner, M. (1985). Effects of protein or energy restriction with subsequent realimentation on performance of carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture* **48**, 23-33.
- Skilbrei, O.T. (1990). Compensatory sea growth of male Atlantic salmon, *Salmo salar* L. which previously mature as parr. *Journal of Fish Biology* **37**, 425–435.
- Smith, R.R. (1987). Methods of controlling growth of steelhead. *Progressive Fish Culturist* **49**, 248–252.
- Sogard, S.M. and Olla, B.L. (2002). Contrasts in the capacity and underlying mechanisms for compensatory growth in two pelagic marine fishes. *Marine Ecology: Progress Series* **243**, 165-177.
- Speare, D.J. and Arsenault, G.J. (1997). Effects of intermittent hydrogen peroxide exposure on growth and columnaris disease prevention of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **54**, 2653–2658.

- Tandon, K.K. and Johal, M.S. (1983a). Study on age and growth of *Tor putitora* (Hamilton) as evidenced by scales. *Indian Journal of Fisheries* **30**, 171-175.
- Tandon, K.K. and Johal, M.S. (1983b). Occurrence of the phenomenon of growth compensation in Indian major carps. *Indian Journal of Fisheries* **30**, 180-182.
- Teskeredzic, Z., Teskeredzic, E., Tomec, M., Hacmanjek, M. and Mclean, E. (1995). The impact of restricted rationing upon growth food conversion efficiency and body-composition of rainbow-trout. *Water Science and Technology* **31**, 219-223.
- Thorpe, J.E., Talbot, C., Miles, M.S. and Keay, D.S. (1990). Control of maturation in cultured Atlantic salmon, *Salmo salar*, in pumped seawater tanks by restricted food intake. *Aquaculture* **86**, 315-326.
- Vera-Cruz, E.M. and Mair, G.C. (1994). Conditions for effective androgen sex reversal in *Oreochromis niloticus* (L.). *Aquaculture* **122**, 237-248.
- Wang, Y., Cui, Y., Yang, Y.X. and Cai, F.S. (2002). Compensatory growth in hybrid tilapia, *Oreochromis mossambicus* × *O. niloticus*, reared in seawater. *Aquaculture* **189**, 101-108.
- Weatherley, A.H. and Gill, H.S. (1981). Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* **18**, 195-208.
- Whitley, G.W., Hayward, R.S., Nolte, R.B. and Wang, N. (1998). Testing bioenergetics models under feeding regimes that elicit compensatory growth. *Transactions of the American Fisheries Society* **127**, 740-746.
- Wieser, W., Krumschnabel, G. and Ojwang-Okwor, J.P. (1992). The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. *Environmental Biology of Fishes* **33**, 63-71.
- Wilson, P.N. and Osbourn, D.F. (1960). Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds. *Biological Reviews* **35**, 324-363.
- Wu, L., Xie, S., Cui, Y. and Wootton, R.J. (2003). Effects of cycles of feed deprivation on growth and food consumption of immature three-spined sticklebacks and European minnows. *Journal of Fish Biology* **62**, 184-194.
- Xie, S., Zhu, X., Cui, Y., Lei, W., Yang, Y. and Wootton, R.J. (2001). Compensatory growth in the gibel carp following feed deprivation: temporal patterns in growth, nutrient deposition, feed intake and body composition. *Journal of Fish Biology* **58**, 999-1009.
- Zhu, X., Cui, Y., Ali, M. and Wootton, R.J. (2001). Comparison of compensatory growth responses of juvenile three-spined stickleback and minnow following similar food deprivation protocols. *Journal of Fish Biology* **58**, 1149-1165.

- Zhu, X., Wu, L., Cui, Y., Yang, Y. and Wootton, R.J. (2003). Compensatory growth in three-spined stickleback in relation to feed-deprivation protocols. *Journal of Fish Biology* **62**, 195-205.
- Zivkov, M.T. (1982). On the effect and nature of growth compensation of fish. *Vestnik Ceskoslovenske Spolecnosti Zoologicke* **46**, 142-160.
- Zivkov, M.T. (1996). Critique of proportional hypotheses and methods for back-calculation of fish growth. *Environmental Biology of Fishes* **46**, 309-320.
- Zivkov, M.T. and Raikova-Petrova, G.N. (1991). Growth compensation of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Batak and Ovcharitsa dams. *Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Science* **44**, 45-58.

ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ



004000089060

