

**ΑΛΛΑΓΕΣ ΣΤΗΝ ΑΛΛΟΜΕΤΡΙΚΗ ΑΥΞΗΣΗ ΤΩΝ ΙΧΘΥΔΙΩΝ ΤΟΥ
ΜΕΛΑΝΟΥΡΙΟΥ (*OBLADA MELANURA*) ΚΑΤΑ ΤΗΝ ΕΓΚΑΤΑΣΤΑΣΗ ΤΟΥΣ
ΣΤΗΝ ΠΑΡΑΚΤΙΑ ΖΩΝΗ**

**Νικόλαος Νικολιουδάκης, Σωτήριος Κυπαρίσσης, Γεώργιος Κουμουνδούρος,
Στυλιανός Σωμαράκης**

*Πανεπιστήμιο Πατρών, Τμήμα Βιολογίας,
26500 Ρίο, Πάτρα. e-mail: nnikolioud@upatras.gr*

ΠΕΡΙΛΗΨΗ

Το στάδιο της μεταμόρφωσης στα νάρια χαρακτηρίζεται από έντονες αλλαγές στη μορφολογία, την αύξηση, τη συμπεριφορά και το ενδιαίτημα. Στην εργασία αυτή, αναλύονται τα πρότυπα αλλομετρικής αύξησης των ιχθυδίων του μελανουριού (*Oblada melanura*) κατά την εγκατάσταση και μεταμόρφωσή τους στην παράκτια ζώνη. Το μέσο μήκος (*SL*) μεταμόρφωσης (18,55 mm) εκτιμήθηκε από την αλλαγή στην πολυπαραγοντική αλλομετρία και συγκρίθηκαν στη συνέχεια οι επιμέρους αλλομετρικές εξισώσεις 13 μορφομετρικών χαρακτήρων σε σχέση με το τυπικό μήκος για τα στάδια πριν και μετά τη μεταμόρφωση. Αρχικά δίνεται έμφαση στην αύξηση χαρακτήρων του πρόσθιου μέρους του σώματος και ιδιαίτερα του κεφαλιού, ενώ στα μεταμορφωμένα ιχθυδία δίνεται έμφαση στην ενίσχυση της ουράς. Τα αποτελέσματα αυτά συζητούνται σε σχέση με τις αλλαγές στις οικολογικές απαιτήσεις κατά τη μετάβαση από τον πελαγικό στον παράκτιο βενθικό τρόπο διαβίωσης των ιχθυδίων.

**CHANGES IN ALLOMETRIC GROWTH OF *OBLADA MELANURA* SETTLERS
DURING SETTLEMENT IN THE COASTAL ZONE**

Nikolioudakis N., Kyparissis S., Koumoundouros G., Somarakis S.

ABSTRACT

During metamorphosis, fish undergo major changes in morphology, growth followed by shifts in behaviour, and habitat use. In this study, the patterns of the allometric growth of settlers of the saddled seabream (*Oblada melanoura*) were analysed. The average length at metamorphosis (18.55 mm) (*SL*) was estimated from the change in multivariate allometry and, subsequently, allometric equations of 13 morphometric characters on standard length were compared for the stages before and after metamorphosis. Initially, growth of characters at the anterior part of the body is emphasized, especially cephalic traits, whereas in fish that completed metamorphosis, emphasis is on the optimization of the locomotory apparatus. Results are discussed in terms of the ecological demands of fish during their transition from the pelagic to the benthic/coastal existence.

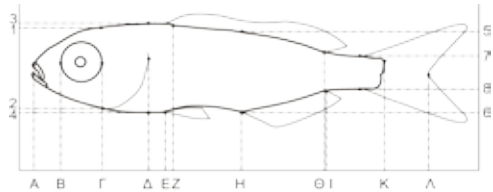
Keywords: morphology, growth, allometry, *Oblada melanura*, metamorphosis, saddled seabream

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Πολλά είδη ψαριών με ιδιαίτερη σημασία για την παράκτια αλιεία και τις ιχθυοκαλλιέργειες (πχ Sparidae), εγκαθίστανται ως ιχθυοσύμφορες στην παράκτια ζώνη. Η πλειονότητα των βενθοπελαγικών ιχθύων χαρακτηρίζονται από ένα αρχικό ιχθυονυμφικό στάδιο που διαβιεί, τρέφεται και αναπτύσσεται στο ανώτατο στρώμα της στήλης του νερού, μέχρι να εγκατασταθεί (settlement) στο υπόστρωμα και να μεταμορφωθεί (metamorphosis) τελικά σε νεαρό άτομο (Fuiman, 2002). Το στάδιο της μεταμόρφωσης χαρακτηρίζεται από έντονες αλλαγές στη μορφολογία, την αύξηση, τη συμπεριφορά και το ενδιαίτημα, οι οποίες είναι καθοριστικές για την επιβίωση των ατόμων και συνεπώς για τη δομή και τη δυναμική του πληθυσμού στον οποίο πρόκειται να ενσωματωθούν (Fuiman, 2002). Στην παρούσα εργασία πραγματοποιείται η ανάλυση του προτύπου αλλομετρικής αύξησης του μελανουριού (*Oblada melanura*) (Linnaeus, 1758) κατά τη φάση της εγκατάστασης - μεταμόρφωσης, με σκοπό να εντοπιστούν αλλαγές στη λειτουργική μορφολογία που να σχετίζονται με αλλαγές στις οικολογικές απαιτήσεις των ιχθυδίων.

ΥΛΙΚΑ ΚΑΙ ΜΕΘΟΔΟΙ

Τον Ιούλιο του 2005, 177 ιχθυΐδια μελανουριού συλλέχθηκαν στην παράκτια περιοχή νοτιώς των εκβολών του Αχελώου με χρήση κυκλικού δίχτυου κατόπιν υποβρύχιου εντοπισμού. Τα ιχθυΐδια μεταφέρθηκαν ζωντανά στο εργαστήριο, αναισθητοποιήθηκαν και φωτογραφήθηκαν με χρήση ψηφιακής φωτογραφικής μηχανής. Από τις ψηφιακές φωτογραφίες μετρήθηκαν 16 μορφομετρικοί χαρακτήρες (Σχήμα 1, Πίνακας 1). Η αλλομετρική αύξηση κάθε χαρακτήρα σε σχέση με το τυπικό μήκος (SL) διερευνήθηκε με την προσαρμογή της αλλομετρικής εξίσωσης $\log(Y) = \log(a) + b \log(SL)$, όπου Y : οι τιμές του κάθε χαρακτήρα, b : ο συντελεστής αλλομετρίας και a : η σταθερά της αλλομετρικής εξίσωσης

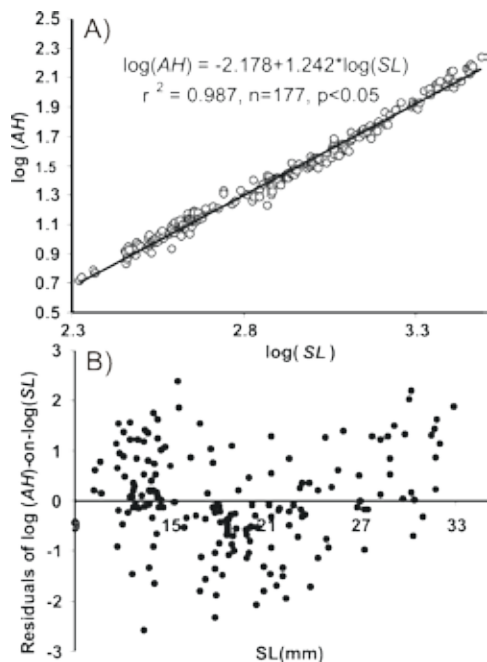


Σχήμα 1. *Oblada melanura*. Μορφομετρικοί χαρακτήρες που μετρήθηκαν. A-B: SN, B-Γ: E, A-Δ: H, A-E: Plvc, A-Z: PrD, A-H: PrA, A-Θ: PoD, A-I: PoA, A-K: SL, A-L: FL, Δ-H: MB, H-K: PB, 1-2: HH, 3-4: OpH, 5-6: AH, 7-8: CpH (βλ. Πίνακα 1 για επεξηγήσεις αποστάσεων).

της (Shea, 1985). Οι συντελεστές αλλομετρίας συγκρίθηκαν με τη μονάδα ($b=1$, ισομετρία) με την εφαρμογή *t-test*. Συγκρίσεις των συντελεστών αλλομετρίας μεταξύ διαφορετικών ομάδων ατόμων πραγματοποιήθηκαν με ανάλυση συνδιασποράς (ANCOVA). Οι μορφομετρικοί χαρακτήρες αναλύθηκαν στη συνέχεια με ανάλυση κυρίων συνιστωσών (PCA) (Shea, 1985). Σύμφωνα με τη θεωρία της πολυπαραγοντικής αλλομετρίας (Shea, 1985), όταν η PCA πραγματοποιείται σε λογαριθμικά μετασχηματισμένες τιμές των χαρακτήρων και χρησιμοποιείται ο πίνακας συνδιασπορών (covariance matrix), η 1^η κύρια συνιστώσα (PC1) εσωκλείει την πληροφορία της συνολικής (πολυπαραγοντικής) αλλομετρίας, ενώ η 2^η κύρια συνιστώσα (PC2) εμπεριέχει την πληροφορία της διακύμανσης του σχήματος που δε σχετίζεται με την αλλομετρική αύξηση.

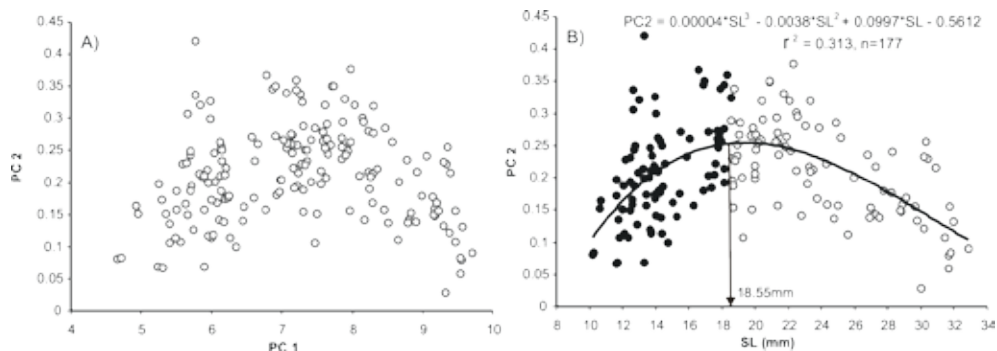
ΑΠΟΤΕΛΕΣΜΑΤΑ

Η προσαρμογή των αλλομετρικών εξισώσεων για κάθε μορφομετρικό χαρακτήρα σε σχέση με το SL έδειξε ότι οι υπολειμματικές τιμές (residuals) των γραμμικών παλινδρομήσεων δεν κατανέμονταν ομοιόμορφα σε σχέση με τις αναμενόμενες τιμές ή τις τιμές του SL, αλλά επιδείκνυαν μια τάση (π.χ. το AH, Σχήμα 2). Κατ' αναλογία η



Σχήμα 2. (Α) Αλλομετρική σχέση μεταξύ AH και SL, (Β) Διάγραμμα υπολειμματικών τιμών της σχέσης αυτής σε σχέση με το SL.

ανάλυση κυρίων συνιστωσών έδειξε ότι οι τιμές της PC2 δεν ήταν ανεξάρτητες σε σχέση με την PC1 (Σχήμα 3Α) αλλά εμφάνιζαν τάση αύξησης αρχικά και ως ενός σημείου, ενώ μειώνονταν στη συνέχεια. Η συσχέτιση της PC2 με το SL και η προσαρμογή ενός τριωνύμου (Σχήμα 3Β) έδειξε ότι το σημείο αλλαγής στην τάση των τιμών της PC2 ήταν στην τιμή 18,55 mm. Η τιμή αυτή προσδιορίστηκε από τη δεύτερη παράγωγο του τριωνύμου και φαίνεται να σχετίζεται με την ολοκλήρωση της μεταμόρφωσης (ολοκλήρωση του σχηματισμού των λεπιών και απόκτηση του τελικού χρωματικού προτύπου των ενηλίκων) (Σχήμα 3). Οι χαρακτηριστικές που είχαν μεγαλύτερη συμμετοχή στη διακύμανση των τιμών της PC2 σχετίζονταν με μετρήσεις του κεφαλιού (SN) ή του οπίσθιου μέρους του σώματος (AH, CrH) (Πίνακας 1). Με βάση την προσδιορισθείσα τιμή των 18,55 mm, τα άτομα χωρίστηκαν σε δύο ομάδες (Ομάδα 1 και 2, πριν και μετά τη μεταμόρφωση αντίστοιχα) και οι αλλομετρικές εξισώσεις κάθε χαρακτήρα σε σχέση με το SL εξετάστηκαν για κάθε

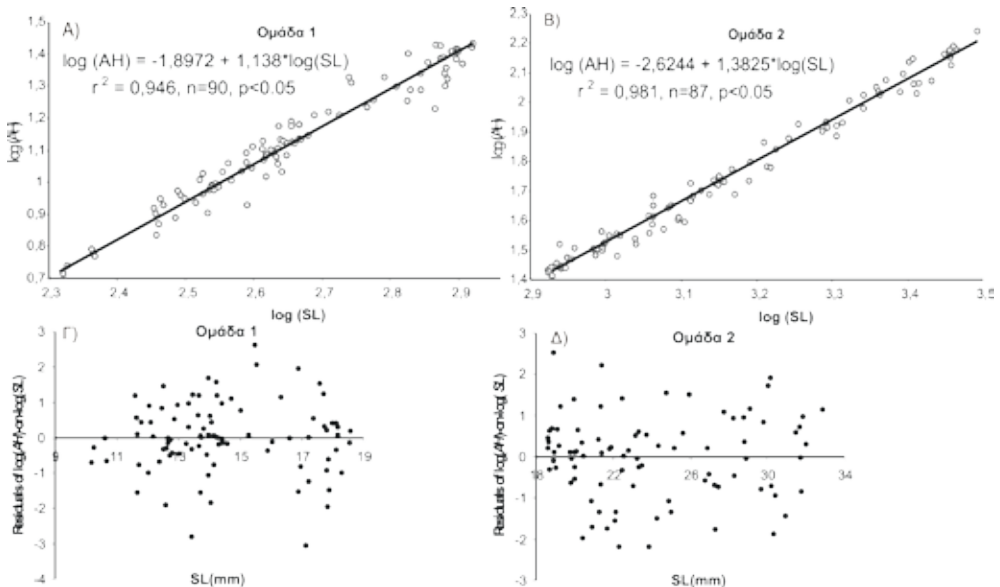


Σχήμα 3. (Α) Διάγραμμα της PC2 σε σχέση με την PC1, και (Β) της PC2 με το SL με την προσαρμογή τριωνύμου για την εύρεση του μέσου μήκους κατά το οποίο επιδεικνύεται μεταβολή του προτύπου αλλομετρικής αύξησης. ●: μη μεταμορφωμένα άτομα, ○: μεταμορφωμένα άτομα.

Πίνακας 1. «Βάρος» (loading) της κάθε μεταβλητής στις δύο πρώτες κύριες συνιστώσες (PC1 και PC2).

Μορφομετρικός χαρακτήρας	PC1	PC2	Μορφομετρικός χαρακτήρας	PC1	PC2
SL: τυπικό μήκος	0,999	0,004	PoA: μεταεδρικό μήκος	0,999	-0,007
FL: μεσουραίο μήκος	0,999	-0,006	Pinc: προκοιλιακό μήκος	0,998	0,034
SN: μήκος ρύγχους	0,981	0,154	MB: μήκος μέσου τμήματος σώματος	0,994	-0,024
E: διάμετρος ματιού	0,994	0,038	RB: μήκος ουράς	0,991	-0,015
H: μήκος κεφαλής	0,996	0,06	HH: ύψος κεφαλής πίσω από το μάτι	0,998	-0,007
PrD: προραχιαίο μήκος	0,997	0,046	OpH: ύψος πίσω από το βραγχιακό επικάλυμμα	0,998	-0,021
PoD: μεταραχιαίο μήκος	0,999	0,000	AH: ύψος στην έδρα	0,995	-0,067
PrA: προεδρικό μήκος	0,999	0,016	CpH: ύψος ουραίου μίσχου	0,982	-0,135
			Συνολική διακύμανση (%)	99.050	0.340

Σχήμα 4. (Α) Αλλομετρική σχέση του AH σε σχέση με το SL για την ομάδα 1, και (Β) για την ομάδα 2. (Γ) Διάγραμμα υπολειματικών τιμών (residuals) της σχέσης αυτής σε σχέση με το SL για την ομάδα 1, και (Δ) για την ομάδα 2, αντίστοιχα.



Πίνακας 2. Παράμετροι των αλλομετρικών εξισώσεων των μορφομετρικών χαρακτήρων που μελετήθηκαν (Y) σε σχέση με το SL, χωριστά εκτιμημένοι για τις ομάδες 1 & 2. b: συντελεστής αλλομετρίας. a: σταθερά της αλλομετρικής εξίσωσης. r^2 συντελεστής προσδιορισμού, tp στατιστική συνάρτηση ελέγχου ισομετρίας ($H_0: b = 1$). Fp: στατιστική συνάρτηση ελέγχου ισότητας μεταξύ των b των δύο ομάδων

Y	Ομάδα 1				Ομάδα 2				
	b	log a	r^2	tp	b	log a	r^2	tp	Fp
FL	0,996	0,127	0,994	0,571	1,011	0,082	0,997	2,200*	2,440
SN	1,110	-2,849	0,889	2,683*	0,846	-2,083	0,886	4,709*	24,950*
E	1,022	-2,157	0,958	0,997	0,923	-1,880	0,954	3,503*	9,750*
H	1,069	-1,313	0,974	3,833*	0,933	-0,913	0,977	4,466*	32,230*
PrD	1,103	-1,183	0,980	9,437*	0,953	-0,745	0,985	3,916*	52,160*
PoD	1,020	0,260	0,992	2,222*	1,033	-0,299	0,998	8,250*	1,540
PrA	1,137	-0,884	0,989	11,416*	1,067	-0,684	0,992	6,700*	18,50*
PoA	1,001	-0,203	0,989	0,100	1,031	-0,289	0,998	7,750*	6,12*
Plvc	1,070	-1,184	0,981	4,693	0,965	-0,883	0,984	2,582*	25,92*
MB	1,217	-1,884	0,958	8,029*	1,210	-1,870	0,963	8,400*	0,030
PB	0,800	-0,370	0,956	11,111*	0,880	-0,624	0,970	7,500*	12,210*
HH	1,090	-1,719	0,974	4,736*	1,130	-1,847	0,982	7,831*	2,840
OpH	1,230	-2,024	0,965	9,266*	1,257	-2,119	0,984	15,117*	0,850
AH	1,138	-1,897	0,946	4,928*	1,380	-2,624	0,981	18,095*	47,590*
CpH	0,879	-2,130	0,797	2,574*	1,118	-2,819	0,925	3,464*	16,940*

*p < 0,05 Ομάδα 1: n = 90, Εύρος SL = 10,17–18,55 mm, Ομάδα 2: n = 87, Εύρος SL = 18,55–32,86mm

ομάδα ξεχωριστά. Αυτή τη φορά, η προσαρμογή των αλλομετρικών εξισώσεων έδειξε ότι οι υπολειμματικές τιμές (residuals) των γραμμικών παλινδρομήσεων κατανέμονταν τυχαία σε σχέση με τις αναμενόμενες τιμές ή τις τιμές του SL (π.χ. AH, Σχήμα 4). Από τον έλεγχο ισομετρίας του κάθε μορφομετρικού χαρακτήρα, διαπιστώθηκε αλλομετρική αύξηση για όλους τους χαρακτήρες και στις δυο Ομάδες, πλην των FL, E, PoA και Plvc στην Ομάδα 1 ($p < 0,05$) (Πίνακας 2). Τέλος, από τη σύγκριση των συντελεστών αλλομετρίας μεταξύ των δύο ομάδων, διαπιστώθηκε ότι αυτοί διέφεραν στατιστικά σημαντικά (ANCOVA) ($p < 0,05$) σε όλες τους χαρακτήρες εκτός από τους FL, PoD, MB, HH, και OpH (Πίνακας 2).

ΣΥΖΗΤΗΣΗ

Από την ανάλυση της αλλομετρικής αύξησης που πραγματοποιήθηκε διαπιστώνεται ότι η ανάπτυξη των ιχθυονυμφών του μελανουριού μετά την εγκατάστασή τους στην παράκτια ζώνη παρουσιάζει δύο διακριτές φάσεις: μία πριν και μία μετά την ολοκλήρωση της μεταμόρφωσης. Τα μεταμορφωμένα ιχθύδια (με ολοκληρωμένο το σχηματισμό των λεπιών και το τελικό χρωματικό πρότυπο των ενηλίκων) διέφεραν στην αλλομετρική αύξηση του συνόλου των μορφομετρικών χαρακτήρων που εξετάστηκαν σε σχέση με τα μη μεταμορφωμένα άτομα. Η PCA επέτρεψε τον προσδιορισμό του μέσου μήκους μεταμόρφωσης στα 18,55mm. Σύμφωνα με το Shea (1985), η PC1 εμπεριέχει τη διακύμανση του μέσου σχήματος του σώματος που οφείλεται στην οντογενετική διαβάθμιση (ontogenetic scaling), ενώ η PC2 αντανακλά διαφορές στο

σχήμα που οφείλονται σε αποκλίσεις στην αυξητική πορεία και αντανακλώνονται σαν αλλαγές στους συντελεστές b και a των αλλομετρικών εξισώσεων. Κατά τη μεταμόρφωση έχουμε σημαντικές αλλαγές στην αλλομετρία (Πίνακας 2) που σχετίζονται με μήκη του πρόσθιου (SN, E, H, PrD, Plvc) και με μήκη και ύψη του οπίσθιου μέρους του σώματος (PoA, PB, AH, CrH). Ιδιαίτερα, η αλλομετρική αύξηση χαρακτήρων όπως το μήκος του ρύγχους, η διάμετρος του ματιού, το μήκος της κεφαλής, το προραχιαίο μήκος και το προκοιλιακό μήκος, αλλάζει από θετική σε αρνητική ενώ το αντίθετο συμβαίνει με το ύψος του ουραίου μίσχου. Άλλοι χαρακτήρες της ουράς, όπως το μήκος της ουράς και το ύψος στην έδρα αυξάνουν σημαντικά τους συντελεστές της αλλομετρικής τους αύξησης. Φαίνεται δηλαδή, ότι κατά τη μεταμόρφωση έχουμε αλλαγή στις προτεραιότητες αύξησης του ουραίου σε σχέση με το πρόσθιο τμήμα του σώματος. Η έμφαση στην ανάπτυξη χαρακτήρων του κεφαλιού όπως του ρύγχους, του ματιού και του βραγχιακού θαλάμου σχετίζεται με την τελειοποίηση των μηχανισμών της θρέψης, των αισθήσεων και της αναπνοής (Fuiman, 1983). Η ανάπτυξη των μηχανισμών αυτών κατά τα αρχικά στάδια της εγκατάστασης είναι ιδιαίτερης σημασίας δεδομένης της μετάβασης των ιχθυονυμφών από πελαγικό σε βενθικό τρόπο διαβίωσης, ο οποίος έχει αυξημένες απαιτήσεις στην αναζήτηση και

σύλληψη της τροφής (αλλαγή από πελαγικές λείες που κολυμπούν ελεύθερα στη στήλη του νερού σε βενθικές λείες που είναι κρύβονται ή προσκολλώνται στο υπόστρωμα) (Fuiman, 2002). Η έμφαση στην ανάπτυξη της ουράς, ιδιαίτερα του ύψους του ουραίου τμήματος του σώματος, αυξάνει την προωθητική δύναμη και την ικανότητα κολύμβησης σε ένα περιβάλλον με έντονο υδροδυναμισμό όπως είναι η παράκτια ζώνη (Fuiman, 2002).

ΕΥΧΑΡΙΣΤΙΕΣ

Ευχαριστούμε το Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο (ΕΚΤ), Επιχειρησιακό Πρόγραμμα Εκπαίδευση και Αρχική Επαγγελματική Κατάρτιση (ΕΠΕΑ-ΕΚ II), και ειδικότερα το Πρόγραμμα ΠΥΘΑ-ΓΟΡΑΣ II, για την χρηματοδότηση του ανωτέρου έργου.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- FUIMAN, L., 1983. Growth gradients in fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 23: 117-123.
- FUIMAN, L., 2002. *Fishery Science. The unique contribution of early life stages.* Oxford, Blackwell Science Ltd, 336p.
- SHEA B., 1985. Bivariate and multivariate growth allometry: statistical and biological considerations. *Journal of Zoology*, 206: 367-390.