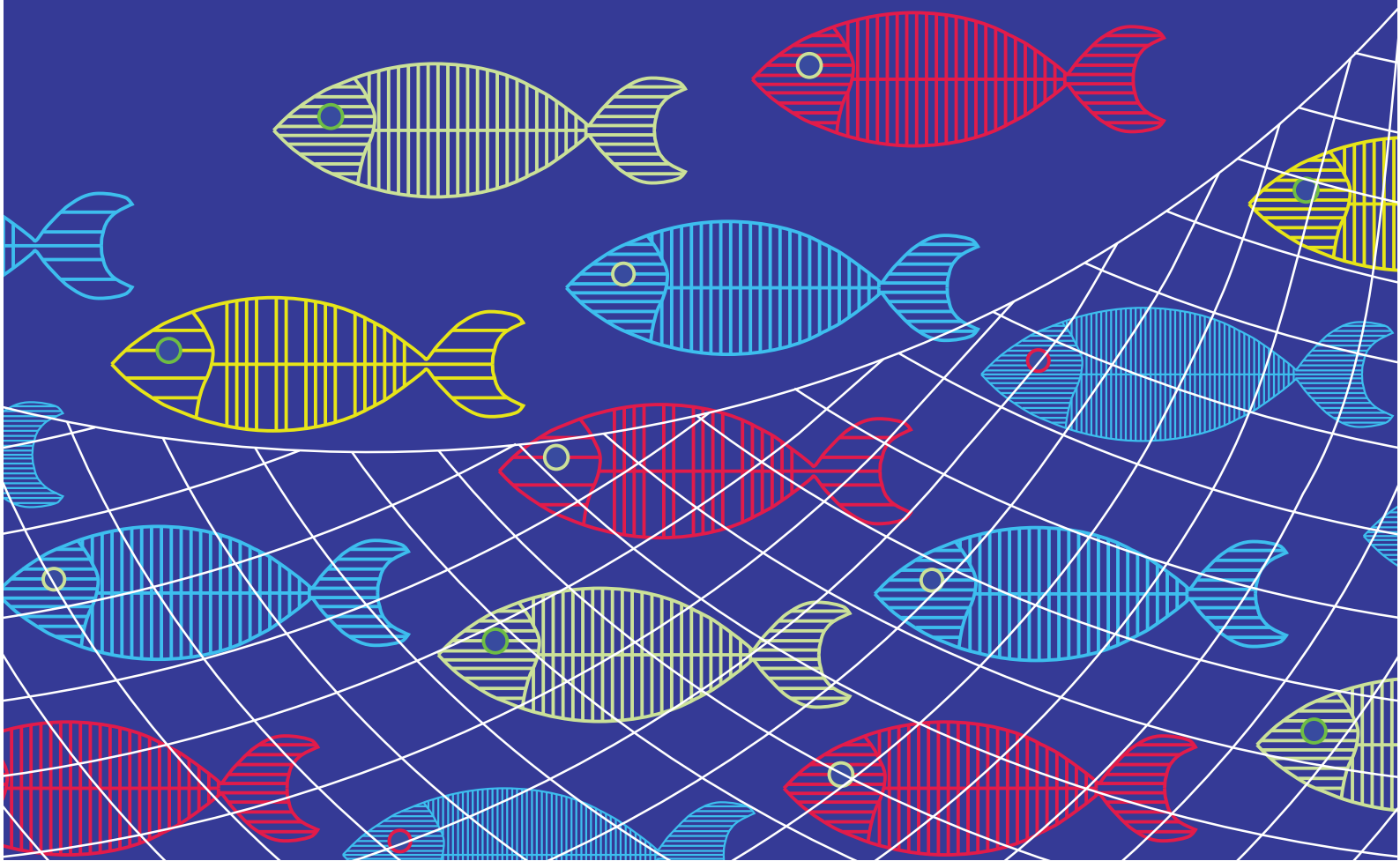


Κωνσταντίνος Ι. Στεργίου - Αθανάσιος Χ. Τσίκληρας

Αλιευτική βιολογία και αλιεία



Ελληνικά Ακαδημαϊκά Ηλεκτρονικά
Συγγράμματα και Βοηθήματα
www.kallipos.gr

HEALLINK
Σύνδεσμος Ελληνικών Ακαδημαϊκών Βιβλιοθηκών



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΕΠΙΧΕΙΡΗΣΙΑΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ
ΕΚΠΑΙΔΕΥΣΗ ΚΑΙ ΔΙΑ ΒΙΟΥ ΜΑΘΗΣΗ
επένδυση στην κοινωνία της γνώσης
ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ
Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



ΕΣΠΑ
2007-2013
ΕΥΡΩΠΑΪΚΟ ΚΟΙΝΩΝΙΚΟ ΤΑΜΕΙΟ

6. Ηλικία

Σύνοψη

Στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζονται οι τρόποι εκτίμησης της ηλικίας των ψαριών από σκελετικές δομές και κατά μήκος συνθέσεις, η αξιολόγηση της εγκυρότητας της εκτίμησης της ηλικίας, οι σχέσεις ακτίνας σκελετικής δομής και σωματικού μήκους, διάφορες μέθοδοι για τον ανάδρομο υπολογισμό του μήκους ανά ηλικία, οι κλείδες ηλικίας-μήκους και η μακροβιότητα των ψαριών. Οι φοιτητές θα αποκτήσουν δεξιότητες σχετικά με την προσδιορισμό της ηλικίας των ψαριών.

Εισαγωγή

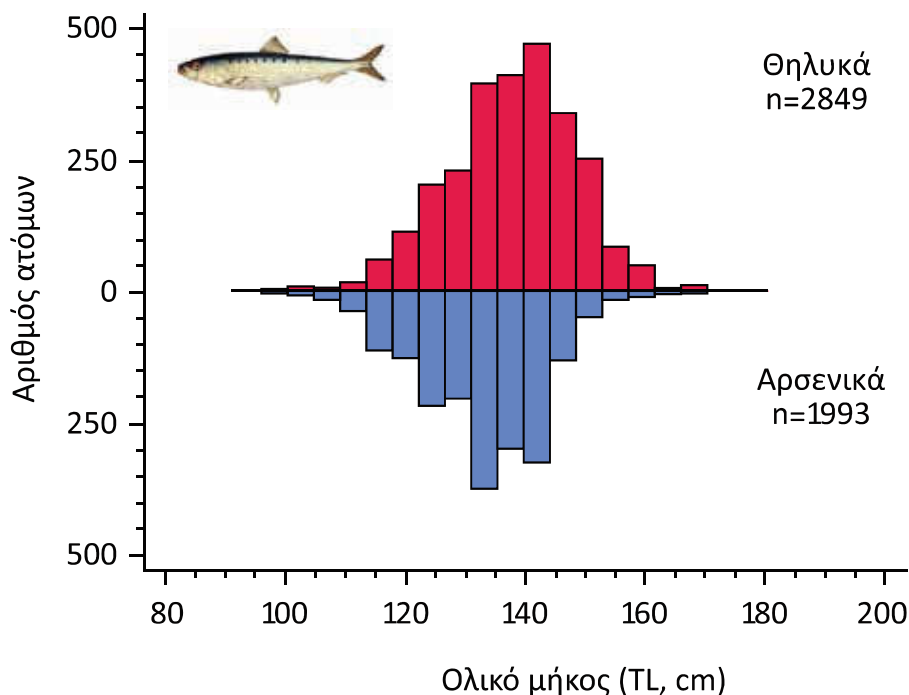
Η γνώση της ηλικίας των ψαριών είναι σημαντικό εργαλείο στην αλιευτική έρευνα, καθώς τα ηλικιακά δεδομένα των εκμεταλλεύσιμων πληθυσμών είναι βασική δημογραφική συνιστώσα για τη μελέτη της πληθυσμιακής δυναμικής τους. Η ηλικιακή σύνθεση των πληθυσμών αποτελεί τη βάση για τον υπολογισμό του ρυθμού αύξησης, της θνησιμότητας και της παραγωγικότητας, γεγονός που την καθιστά ίσως τη σημαντικότερη βιολογική παράμετρο (Campana 2001). Η ηλικιακή σύνθεση ενός αποθέματος δείχνει και το βαθμό στον οποίο η αλιεία επηρεάζει κάθε ηλικιακή κλάση και επιτρέπει την εξαγωγή συμπερασμάτων για τη διαχείριση των αποθεμάτων και την επιβολή περιοριστικών μέτρων στην αλιευτική δραστηριότητα. Η ηλικιακή σύνθεση (μαζί με την κατά μήκος σύνθεση) των αποθεμάτων αποτελεί δείκτη περιγραφής της καλής περιβαλλοντικής κατάστασης της θάλασσας στην Οδηγία για τη Θαλάσσια Στρατηγική (Κεφάλαιο 5). Στον δείκτη αυτόν δίνεται έμφαση στην παρουσία ατόμων μεγάλης ηλικίας (και μήκους) στο απόθεμα.

6.1. Προσδιορισμός ηλικίας

Για τον προσδιορισμό της ηλικίας στους θαλάσσιους οργανισμούς χρησιμοποιούνται κατά κύριο λόγο η ανάλυση συχνοτήτων μηκών ή αλλιώς η κατά μήκος πληθυσμιακή σύνθεση ενός πληθυσμού (Pauly 1987, De Vries & Frie 1996) και η αποτύπωση της περιοδικότητας της αύξησης σε σκελετικές δομές όπως οι ωτόλιθοι, οι σπόνδυλοι, οι άκανθες, οι ακτίνες και τα λέπια στα ψάρια και το κέλυφος στα δίθυρα (Bagenal 1974, Casselman 1987, Campana 2001).

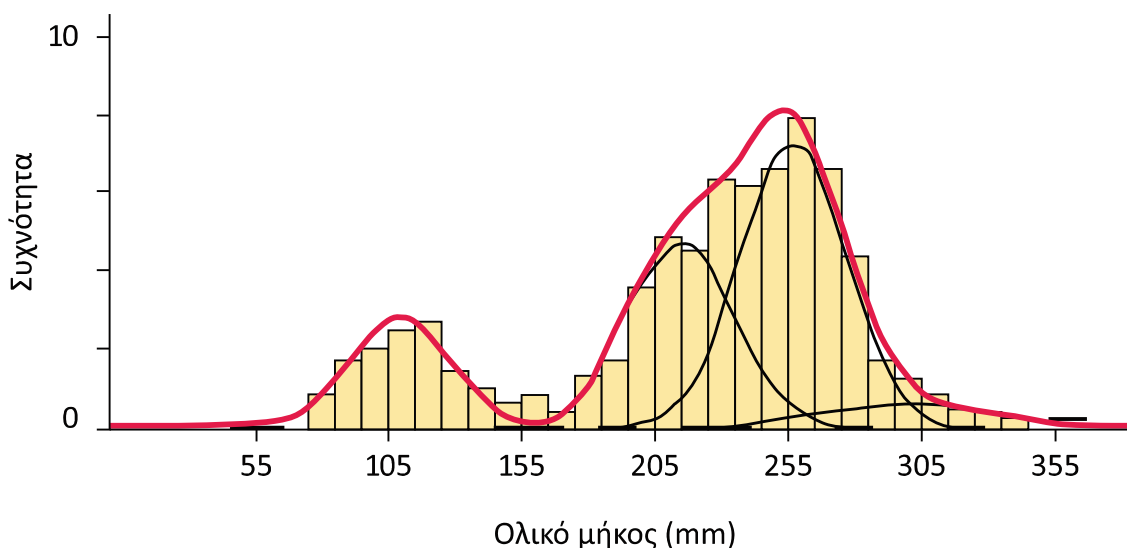
6.1.1. Κατά μήκος πληθυσμιακή σύνθεση

Για τον προσδιορισμό της ηλικίας με τη χρήση συχνοτήτων μηκών της κατά μήκος πληθυσμιακής σύνθεσης (Εικόνα 6.1) συλλέγονται μεγάλα δείγματα (>5000 άτομα) αντιπροσωπευτικά ολόκληρου του εύρους μηκών του πληθυσμού, τα οποία σε γενικές γραμμές δείχνουν κατανομές με πολλά μέγιστα (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 6.1. Κατά μήκος σύνθεση των θηλυκών και αρσενικών ατόμων σαρδέλας *Sardina pilchardus* στον Κόλπο Καβάλας την περίοδο 2000-2002 (τροποποιημένη από Tsikliras & Koutrakis 2013).

Προκειμένου να διασφαλιστεί η αντιπροσωπευτικότητα του δείγματος συλλέγονται πολλά τυχαία υπό-δείγματα τα οποία σταθμίζονται με την ποσότητα που αντιπροσωπεύουν (π.χ. μέγεθος – βάρος αλιεύματος). Η εκτίμηση της ηλικίας βασίζεται στην υπόθεση ότι κάθε ένα από τα μέγιστα αποτελείται από τα κυρίαρχα μήκη κάθε ηλικιακής κλάσης (Casselman 1987). Αυτή η μέθοδος (Εικόνα 6.2), που συχνά ονομάζεται Petersen από τον πρώτο που την χρησιμοποίησε (Petersen 1891), είναι χρήσιμη για είδη που ζουν λίγα χρόνια ή για τα πρώτα χρόνια της ζωής ειδών που ζουν πολλά χρόνια. Έχει δε περιορισμένη εφαρμογή σε είδη με μικρή αύξηση που ζουν περισσότερο από δέκα χρόνια (Bond 1996). Επίσης, χρησιμοποιείται για οργανισμούς στους οποίους δεν μπορεί να εφαρμοστεί άλλος τρόπος εκτίμησης ηλικίας (π.χ. δεκάποδα καρκινοειδή).



Εικόνα 6.2. Ανάλυση της συνολικής κατα μήκος σύνθεσης ενός υποθετικού αποθέματος στις επιμέρους κανονικές κατανομές μηκών, κάθε μια από τις οποίες θεωρείται ότι αποτελεί μια ηλικιακή κλάση.

Η αποτελεσματικότητα της μεθόδου αυτής επηρεάζεται αρνητικά από παράγοντες που αυξάνουν τη διασπορά της αύξησης μεταξύ των ατόμων (Casselman 1987), και για τον λόγο αυτόν δεν πρέπει να χρησιμοποιείται σε πληθυσμούς που δεν παρουσιάζουν ομοιόμορφη αύξηση μεταξύ των ατόμων τους. Η

ανομοιόμορφη αύξηση μεταξύ των ατόμων μιας γενεάς ή ενός πληθυσμού είναι φυσιολογική αλλά ενισχύεται από την εκτεταμένη αναπαραγωγική περίοδο που παρατηρείται σε πολλά είδη (Tsikliras et al. 2010). Όταν εμφανίζεται ισχυρή αλληλοεπικάλυψη μεταξύ των ηλικιακών κλάσεων, είναι αναγκαίες πρόσθετες πληροφορίες σχετικές με τη βιολογία του οργανισμού ή επιπλέον δειγματοληψίες (Macdonald 1987).

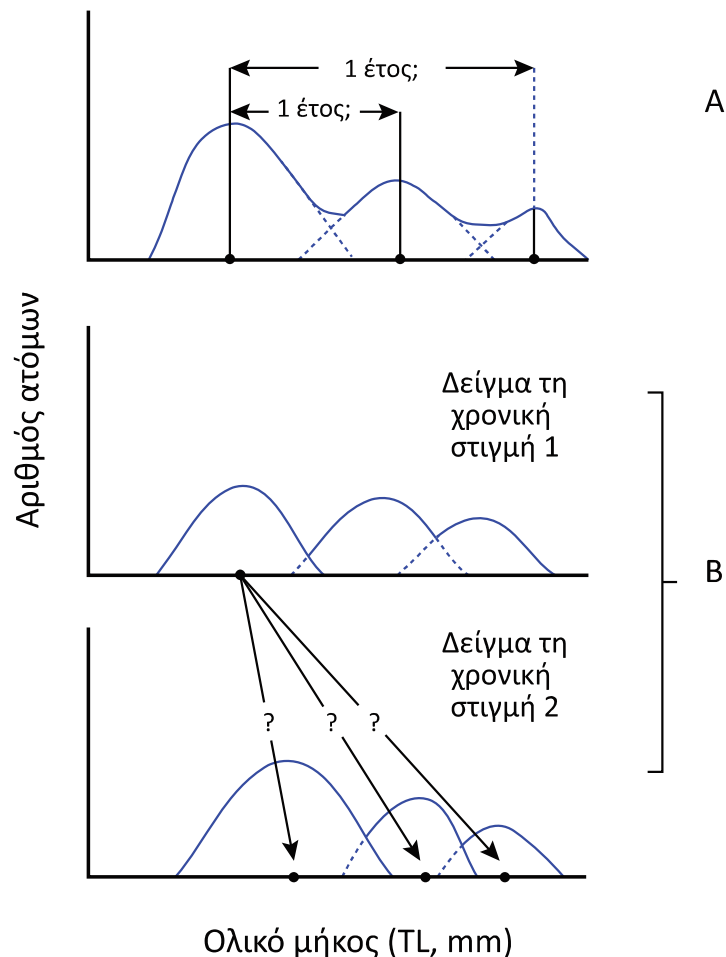
Προϋπόθεση για τη χρήση της μεθόδου ανάλυσης συχνοτήτων μηκών είναι η στενή αναπαραγωγική περίοδος, η περιορισμένη χρονικά είσοδος των νεαρών ατόμων στον αλιεύσιμο πληθυσμό και η μη-επιλεκτική δειγματοληψία (Casselman 1987). Οι παραπάνω προϋποθέσεις απαιτούνται για να ελαχιστοποιηθεί η αλληλοεπικάλυψη μεταξύ των ηλικιακών κλάσεων (Macdonald 1987). Αν και η μέθοδος αυτή δεν απαιτεί την ανάγνωση ηλικίας από σκελετικές δομές, εντούτοις η ερμηνεία των αποτελεσμάτων της είναι πολύ πιο αξιόπιστη αν διασταυρωθεί με ηλικιακά δεδομένα από ανάγνωση σκελετικών δομών (Sparre et al. 1989). Πρόκειται για μια ανεξάρτητη μέθοδο εκτίμησης της ηλικίας που μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να επιβεβαιώσει την εκτίμηση της ηλικίας από τις σκελετικές δομές. Χρειάζεται όμως ιδιαίτερη προσοχή, γιατί ενδεχόμενη λάθος εκτίμηση ενός μέγιστου μπορεί να οδηγήσει σε λανθασμένο προσδιορισμό όλων των ηλικιακών κλάσεων.

Όπως αναφέρθηκε στην εισαγωγή (Κεφάλαιο 1), η αλιευτική επιστήμη θεμελιώθηκε στις αρχές του προηγούμενου αιώνα και οι μελέτες των αποθεμάτων του Ατλαντικού γάδου *Gadus morhua* και της ρέγκας *Clupea harengus* στη Βόρεια Θάλασσα θεωρήθηκαν υποδειγματικές για την εξέλιξή της (Gulland 1983, Pauly 1987). Η ανάπτυξη και η εξάπλωση της αλιευτικής επιστήμης στις αναπτυσσόμενες χώρες άρχισε μετά τον 2^ο Παγκόσμιο Πόλεμο. Όμως, πολλές από τις μεθόδους που εφαρμόστηκαν σε είδη των εύκρατων και υποαρκτικών οικοσυστημάτων δεν μπορούσαν να εφαρμοστούν σε είδη των τροπικών και υποτροπικών οικοσυστημάτων, γιατί οι ετήσιοι δακτύλιοι στις σκελετικές δομές των ψαριών στα οικοσυστήματα αυτά δεν είναι ευκρινείς, καθώς οι εποχικές αλλαγές της θερμοκρασίας δεν είναι τόσο έντονες στις τροπικές και υποτροπικές περιοχές (Qasim 1973, Longhurst & Pauly 1987). Έτσι, πριν από την ανακάλυψη των ημερήσιων δακτυλίων στις σκελετικές δομές των τροπικών και υποτροπικών ψαριών (Pannella 1971, 1980), η αλιευτική έρευνα στις περιοχές αυτές στηριζόταν αποκλειστικά στην ανάλυση στοιχείων μήκους. Η ανάλυση της κατά μήκος σύνθεσης παραμένει ακόμα και σήμερα η πλέον διαδεδομένη μέθοδος για τον προσδιορισμό της ηλικίας των τροπικών ψαριών, όταν δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί η μέθοδος των σκελετικών δομών, είτε για οικονομικούς λόγους, είτε λόγω της περιορισμένης εποχικότητας της αύξησης (Tesch 1971, Sparre et al. 1989, Wootton 1998). Σημαντικό πλεονέκτημα της μεθόδου της κατά μήκος πληθυσμιακής σύνθεσης είναι ότι δεν είναι απαραίτητο να θανατωθεί, ούτε να παραμορφωθεί ο οργανισμός για την εφαρμογή της. Αρκεί η αναισθητοποίησή του και η μέτρηση του μήκους του, μετά την οποία ο οργανισμός μπορεί να απελευθερωθεί στο περιβάλλον.

Μέθοδος Petersen

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, από την κατά μήκος σύνθεση ενός ιχθυοπληθυσμού σε μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή είναι δυνατή η αναγνώριση των κορυφών ή των μέσων μηκών που αντιστοιχούν σε σχετικές ηλικίες. Το γεγονός αυτό επιτρέπει την εκτίμηση της κάθε ηλικίας και του μέσου μήκους σε κάθε ηλικία.

Η μέθοδος Petersen (Petersen 1891) βρήκε μεγάλη εφαρμογή στην αρχή του προηγούμενου αιώνα στον βόρειο Ατλαντικό (βλέπε ανασκόπηση από Thompson 1942). Ο Thompson (1942) ήταν τόσο σίγουρος για την αποτελεσματικότητα και υπεροχή της μεθόδου αυτής, ώστε δεν αποδεχόταν τα αποτελέσματα του Lea (1911, 1913) που αφορούσαν τη βιολογία της ρέγκας *Clupea harengus* στη Βόρεια Θάλασσα και είχαν προκύψει από την ανάγνωση της ηλικίας στα λέπια (Pauly 1987). Σύμφωνα με τον Pauly (1987), η διαμάχη ανάμεσα στους Thompson και Lea καθυστέρησε την ανάπτυξη της αλιευτικής επιστήμης στην Ευρώπη για δέκα τουλάχιστον χρόνια και συνέβαλε σημαντικά στην επιφυλακτικότητα των ερευνητών σχετικά με τη μεθόδολογία που στηρίζεται αποκλειστικά σε μήκη. Παρ' όλα αυτά σήμερα, με την ανάπτυξη των ηλεκτρονικών υπολογιστών, οι μέθοδοι εκτίμησης παραμέτρων της δυναμικής των ιχθυοαποθεμάτων αποκλειστικά από στοιχεία μήκους έχουν αναπτυχθεί σημαντικά και χρησιμοποιούνται από πολλούς ερευνητές στις παρακάτω κύριες περιπτώσεις (Pauly & Morgan 1987, Sparre et al. 1989): (α) όταν δεν υπάρχουν άλλες πληροφορίες για τη βιολογία ενός είδους και (β) για την επαλήθευση των εκτιμήσεων που προκύπτουν από την ανάγνωση των σκελετικών κατασκευών, επειδή αυτή συνοδεύεται συνήθως από αβεβαιότητα ως προς την ορθή εκτίμηση της ηλικίας και συνεπώς της αύξησης και (γ) για υδρόβιους οργανισμούς χωρίς σκελετικές δομές στις οποίες θα μπορούσε να είχε αποτυπωθεί η αύξηση. Η μέθοδος Petersen παρουσιάζεται γραφικά στην Εικόνα 6.3, όπου φαίνεται ότι όταν η αντιστοίχιση κορυφών σε σχετικές ηλικίες, που είναι υποκειμενική, δεν είναι σωστή, τότε τα μέσα μήκη ανά ηλικία δεν θα ανταποκρίνονται στην πραγματικότητα.



Εικόνα 6.3. Βασικές αρχές των μεθόδων ανάλυσης κατά μήκος συνθέσεων. (A) Εφαρμογή της μεθόδου Petersen σε μια κατά μήκος σύνθεση, όπου είναι φανερό ότι κάποιος πρέπει να υποθέσει το χρονικό διάστημα ανάμεσα στις διαδοχικές κορυφές μηκών που αντιστοιχούν σε διαδοχικές ηλικίες. (B) Εφαρμογή της ανάλυσης των προοδευτικών κορυφών σε κατά μήκος συνθέσεις που αντιστοιχούν σε δυο διαδοχικά χρονικά διαστήματα. Στην περίπτωση αυτή το πρόβλημα είναι η αναγνώριση των κορυφών που σχετίζονται μεταξύ τους.

Πρέπει να τονιστεί ότι στη βιβλιογραφία υπάρχει μεγάλη σύγχυση σχετικά με την ορολογία που αφορά τις μεθόδους ανάλυσης των κατά μήκος συνθέσεων. Έτσι ο όρος “μέθοδος Petersen” αφορά την ανάλυση της κατά μήκος σύνθεσης των ατόμων ενός δείγματος σε μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή. Η ανάλυση μιας κατά μήκος σύνθεσης μπορεί να γίνει με το μάτι, όπως ακριβώς εφαρμόστηκε από τον Petersen, αλλά και με πιο σύγχρονες μαθηματικές μεθόδους (π.χ. Harding 1949, Gassie 1954, Bhattacharya 1967, Abramson 1970, Schnute & Fournier 1980, για ανασκόπηση της βιβλιογραφίας βλέπε Pauly & Morgan 1987) μεγαλύτερης ακρίβειας και αξιοπιστίας. Η πιο διαδεδομένη μέθοδος είναι η Bhattacharya (Bhattacharya 1967).

Μέθοδος Bhattacharya

Σύμφωνα με την παραμετρική μέθοδο Bhattacharya (Bhattacharya 1967), η κατά μήκος σύνθεση των ατόμων ενός δείγματος μιας συγκεκριμένης χρονικής στιγμής αναλύεται σε επιμέρους κανονικές κατανομές που αντιστοιχούν σε διαδοχικές ηλικίες (με την προϋπόθεση ότι η κατανομή των μηκών σε κάθε ηλικία είναι κανονική). Ο διαχωρισμός μιας κατά μήκος σύνθεσης σε επιμέρους κανονικές κατανομές επιτυγχάνεται με το γράφημα της σχέσης των λογαρίθμων των συχνοτήτων των διαδοχικών κλάσεων μήκους (Εικόνα 6.4). Σε μαθηματικούς όρους, αν $f(x)$ είναι ο αριθμός των παρατηρήσεων (συνήθως αναφέρεται ως συχνότητα) της κλάσης μήκους με μέσο μήκος x , τότε σύμφωνα με τη μέθοδο αυτή υπολογίζεται το $b_i(x)$:

$$b_i(x) = \ln \frac{f(x+1)}{f(x)}$$

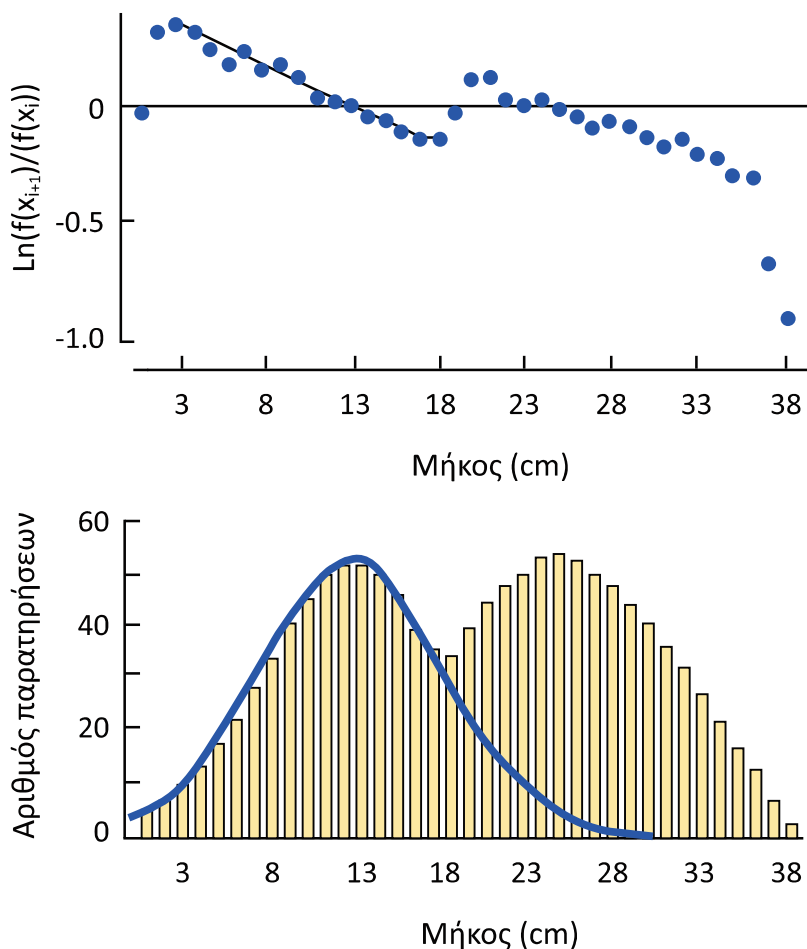
6.1

και στη συνέχεια γίνεται το γράφημα του $b_i(x)$ με το μέσο μήκος της κλάσης x . Μια κανονική κατανομή

εμφανίζεται ως μια σειρά τιμών που σχηματίζουν ευθεία με αρνητική κλίση (Εικόνα 6.4) στις οποίες προσαρμόζεται η γραμμική εξίσωση:

$$b_i(x) = a + bx$$

6.2

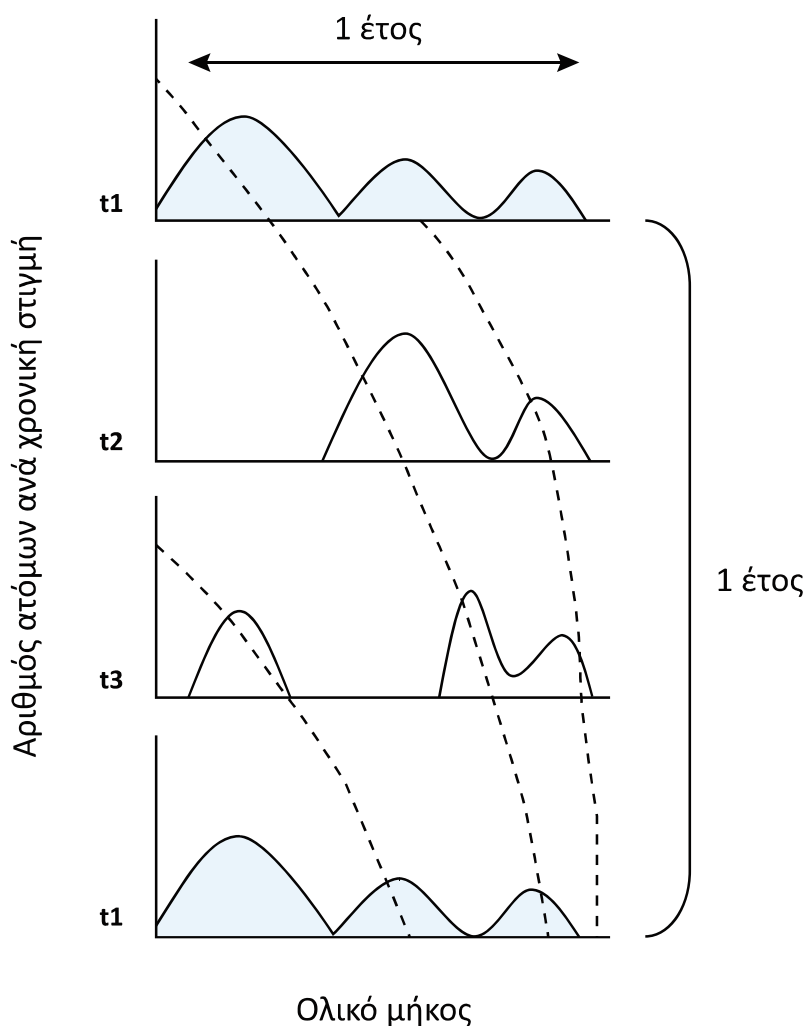


Εικόνα 6.4. Διαχωρισμός μιας υποθετικής κατά μήκος σύνθεσης σε συνισταμένες κανονικές κατανομές με τη μέθοδο *Bhattacharya*.

Το πρόγραμμα στατιστικό αλιευτικό λογισμικό FISAT περιλαμβάνει ένα πρόγραμμα για την εφαρμογή της μεθόδου *Bhattacharya*. Ο χρήστης επιλέγει τα διαδοχικά σημεία τα οποία θεωρεί ότι αποτελούν μια κανονική κατανομή και το πρόγραμμα παρέχει τις εκτιμήσεις του μέσου μήκους και της τυπικής απόκλισης της κατανομής. Στη συνέχεια, από τα ζευγάρια τιμών των μέσων μηκών και της υποθετικής ηλικίας υπολογίζονται οι παράμετροι αύξησης με μια από τις μεθόδους που περιγράφονται στο Κεφάλαιο 7.

Ανάλυση προοδευτικών κορυφών

Η μέθοδος της **ανάλυσης προοδευτικών κορυφών** (*Modal Progression Analysis*) χρησιμοποιείται για την ανάλυση πολλών κατά μήκος συνθέσεων που αντιστοιχούν σε διαφορετικές χρονικές στιγμές (Εικόνα 6.5). Σύμφωνα με τη μέθοδο αυτή, η μελέτη της αύξησης στηρίζεται στη μετατόπιση των κορυφών της κατά μήκος σύνθεσης στη διάρκεια του χρόνου (Longhurst & Pauly 1987, Gayanilo et al. 2005). Συγκεκριμένα, αναγνωρίζονται οι κορυφές που αντιστοιχούν σε σχετικές ηλικίες για όλες τις χρονικές στιγμές. Η αναγνώριση αυτή γίνεται με τη μέθοδο *Petersen* ή κάποια παραλλαγή της. Στη συνέχεια, αναγνωρίζονται οι κορυφές που αντιστοιχούν στην ίδια γενεά. Έτσι επιτρέπεται η παρακολούθηση της καμπύλης αύξησης ή της αύξησης σε μήκος ανάμεσα στις δύο κορυφές τη συγκεκριμένη χρονική περίοδο. Οι παράμετροι αύξησης υπολογίζονται, στη συνέχεια, σύμφωνα με κάποια από τις γνωστές μεθόδους που αναφέρθηκαν παραπάνω. Για τη μέθοδο αυτή το κρίσιμο σημείο δεν είναι η αντιστοίχιση των σχετικών ηλικιών σε διάφορες κορυφές μηκών, όπως συμβαίνει με τη μέθοδο *Petersen*, αλλά το πώς συνδέονται στο χρόνο οι κορυφές που αντιστοιχούν στην ίδια γενεά (Εικόνα 6.5).

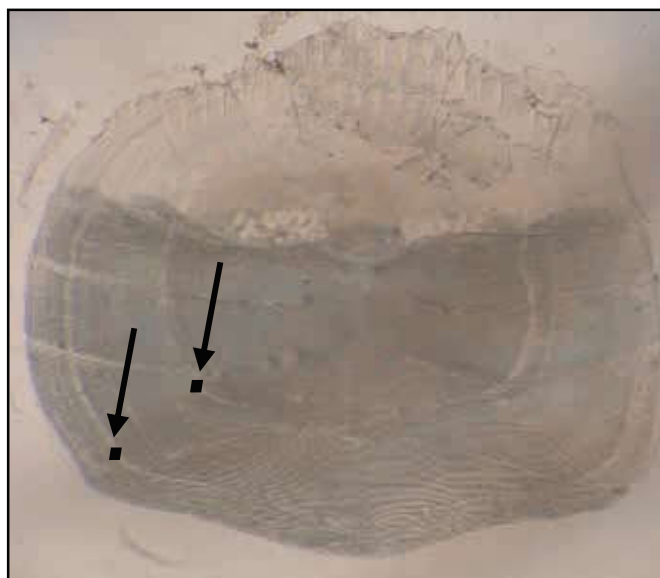


Εικόνα 6.5. Εφαρμογή της ολοκληρωμένης μεθόδου σε υποθετικές κατά μήκος συνδέσεις. Η αντιστοίχιση σχετικών ηλικιών στην τρίτη κορυφή του δείγματος της χρονικής στιγμής t_1 επιβεβαιώνεται από την ανάλυση προοδευτικών κορυφών, που δείχνει μια καμπύλη αύξησης να περνά από τις κύριες κορυφές τις χρονικές στιγμές t_2 , t_3 και από την τρίτη κορυφή τη χρονική στιγμή t_1 μετά από ένα χρόνο.

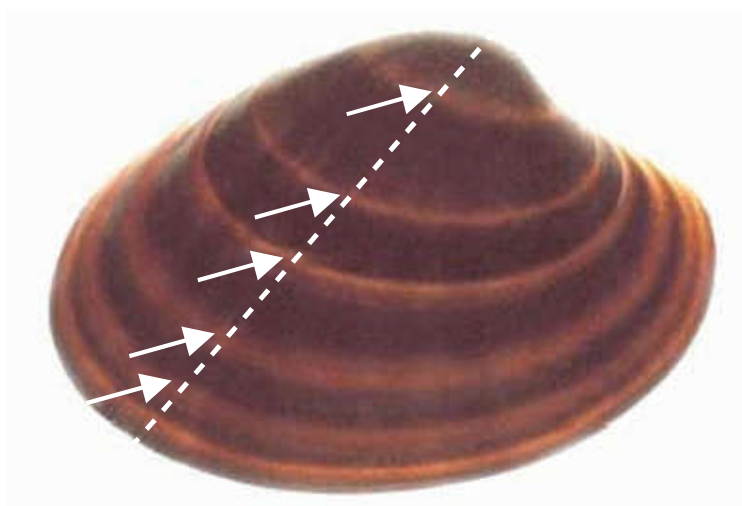
6.1.2. Σκελετικές δομές

Ένα χαρακτηριστικό γνώρισμα της αύξησης πολλών θαλάσσιων οργανισμών είναι η περιοδικότητά της, που αποτυπώνεται κατά τη διάρκεια του χρόνου στις σκελετικές δομές με τη μορφή δακτυλίων ή ζωνών (Bagenal 1974, Summerfelt & Hall 1987). Συνήθως, η αύξηση είναι γρηγορότερη τη θερμή περίοδο και πιο αργή την ψυχρή περίοδο. Αυτό αποτυπώνεται στις σκελετικές δομές με μια ξεχωριστή ζώνη που ονομάζεται δακτύλιος (De Vries & Frie 1996). Έτσι, κάθε σκελετική δομή που παρουσιάζει δακτυλίους με γνωστή περιοδικότητα μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον υπολογισμό της ηλικίας.

Στα ψάρια χρησιμοποιούνται συχνότερα τα λέπια (Εικόνα 6.6) και οι ωτόλιθοι (Πλαίσιο 6.1), ενώ άλλες σκελετικές δομές, όπως οι ακτίνες των πτερυγίων (Rien & Beamesderfer 1994), οι άκανθες (McFarlane & Beamish 1987), οι σπόνδυλοι (Martin & Cailliet 1988), τα νευρικά τόξα (McFarlane et al. 2002), τα δόντια και διάφορα άλλα οστά (Sharma & Borgström 2007) χρησιμοποιούνται περιστασιακά (De Vries & Frie 1996). Ανάλογες σκελετικές δομές (κέλυφος) χρησιμοποιούνται και στα δίθυρα (Leontarakis & Richardson 2004) που σχηματίζουν ετήσιους δακτυλίους (Εικόνα 6.7). Η ερμηνεία της ηλικίας βασίζεται στην υπόθεση ότι οι ετήσιοι δακτύλιοι σχηματίζονται σε σταθερή συχνότητα και ότι η απόσταση μεταξύ τους είναι ανάλογη της αύξησης (Campana & Neilson 1985). Οι ηλικιακές κλάσεις καθορίζονται με βάση των αριθμό των δακτυλίων αφού έχει πρώτα επιβεβαιωθεί ο σχηματισμός ενός δακτύλιου κάθε έτος, όταν δηλαδή οι δακτύλιοι είναι ετήσιοι.



Εικόνα 6.6. Λέπι φρίσσας *Sardinella aurita* με δύο ετήσιους δακτύλιους (βέλη). Το δείγμα αλιεύτηκε στο βόρειο Αιγαίο το 2000.



Εικόνα 6.7. Κέλυφος γυαλιστερής *Callista chione* με έξι δακτύλιους (βέλη). Το δείγμα αλιεύτηκε στο βόρειο Αιγαίο.

Στο βόρειο ημισφαίριο έχει επικρατήσει η χρήση της 1^{ης} Ιανουαρίου ως ημερομηνία γέννησης των ψαριών, ενώ στο νότιο η αντίστοιχη ημερομηνία είναι η 1^η Ιουνίου (Williams & Bedford 1974). Στην αλιευτική βιολογία δεν είναι απαραίτητη η σύμπτωση της πραγματικής και της καθορισμένης (για τις ανάγκες της ανάγνωσης) ημερομηνίας γέννησης και η παραπάνω παραδοχή συνήθως γίνεται για να είναι ευκολότερη η σύγκριση των αποτελεσμάτων μεταξύ των ερευνητών. Ωστόσο, είναι αναγκαίος ο καθορισμός μιας κοινής και συγκεκριμένης ημερομηνίας γέννησης για όλα τα άτομα ενός πληθυσμού στον οποίο γίνεται εκτίμηση της ηλικίας (Williams & Bedford 1974).

Ωτόλιθοι–λέπια: πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα

Οι **ωτόλιθοι** (otoliths) αποτελούνται από τρία ζεύγη μικρών οστών (sagittae, lapilli και asterisci) που βρίσκονται στον λαβύρινθο του εσωτερικού αυτιού του ψαριού και του δίνουν την ικανότητα να λαμβάνει ήχους, να αντιλαμβάνεται την βαρύτητα και την επιτάχυνση και να προσανατολίζεται (Bond 1996). Το μεγαλύτερο ζεύγος οστών (sagittae) είναι αυτό που συνήθως χρησιμοποιείται στον προσδιορισμό της ηλικίας, ενώ σε ελάχιστες περιπτώσεις χρησιμοποιείται κάποιο από τα άλλα δύο ζεύγη οστών (Campana & Neilson 1985). Πλήρως σχηματισμένοι ωτόλιθοι υπάρχουν στο ιχθυονυμφικό στάδιο αλλά μάλλον αρχίζουν να σχηματίζονται ήδη κατά την εμβρυακή φάση του ψαριού, καθώς είναι απαραίτητοι για τον προσανατολισμό των ιχθυονυμφών, μετά την εκκόλαψη (Williams & Bedford 1974).

Τα **λέπια** (scales) που χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό της ηλικίας στα ψάρια από το 1898

(Carlander 1987), είναι κερατινοειδείς προεξοχές του δέρματος που καλύπτουν και προστατεύουν το σώμα των περισσότερων ψαριών (Bond 1996). Συχνά, χρησιμοποιούνται στη συστηματική ταξινόμηση και τη μελέτη της φυσικής ιστορίας τους. Σχηματίζονται μετά τη μεταμόρφωση από αποθέσεις ιόντων ανόργανων στοιχείων, κυρίως ασβεστίου και μαγνησίου.

Τα λέπια πλεονεκτούν ως προς την ευκολότερη αφαίρεση και επεξεργασία τους, χωρίς επιπλέον να χρειάζεται να θυσιαστεί το ψάρι, ενώ μειονεκτούν ως προς τη δυσκολία ανάγνωσης μεγάλων ηλικιών (Jennings et al. 2001). Αντίθετα, το πλεονέκτημα των ωτόλιθων είναι η παρουσία ευδιάκριτων ημερησίων δακτυλίων (Pannella 1971) οι οποίοι, αν και υπάρχουν και στα λέπια, εντούτοις διακρίνονται δυσκολότερα λόγω του μικρού πάχους του λεπιού (Pannella 1974). Η χρήση των ωτόλιθων είναι προτιμότερη και εγκυρότερη σε είδη που ζουν πολλά χρόνια καθώς τα λέπια συνήθως υποτιμούν την ηλικία ειδών (και ατόμων) με μικρό ρυθμό αύξησης (Casselmann 1987). Επίσης, τα λέπια αναγεννιούνται αν καταστραφούν ή χαθούν, με αποτέλεσμα η ανάγνωση της ηλικίας που βασίζεται σε αναγεννημένα λέπια να περιέχει σφάλμα (De Vries & Frie 1996). Οι ωτόλιθοι σχηματίζονται νωρίτερα από τα λέπια στη ζωή του ψαριού και παρέχουν αντιπροσωπευτικότερη καταγραφή της αύξησης λόγω της σταθερότερης αποτύπωσης των δακτυλίων σε αυτούς από ότι στα λέπια (Campana & Neilson 1985).

Το μειονέκτημα των ωτόλιθων είναι η αλλομετρική τους αύξηση που προκαλεί συνωστισμό δακτυλίων στην άκρη τους, με αποτέλεσμα να δυσχεραίνεται η ανάγνωσή τους (Beamish & McFarlane 1987). Αξίζει να σημειωθεί ότι οι ωτόλιθοι αποτελούν συχνά το μοναδικό υπόλειμμα στο στομαχικό περιεχόμενο διάφορων οργανισμών, αλλά και σε απολιθώματα αρχαιολογικών χώρων (Fitch 1972), γεγονός που καθιστά δυνατή την αναγνώριση του είδους του απολιθωμένου ατόμου αλλά και τον προσδιορισμό της ηλικίας του από τις κλείδες μήκους σώματος-ακτίνας ωτόλιθου και τις κλείδες ηλικίας-μήκους που είναι διαθέσιμες για τα περισσότερα είδη (Echeverria 1987a).

6.2. Εγκυρότητα μεθόδων προσδιορισμού ηλικίας

Σε κάθε έρευνα στην οποία υπολογίζεται η ηλικία ενός οργανισμού είναι απαραίτητη η αξιολόγηση της εγκυρότητας της μεθόδου που χρησιμοποιείται για τον συγκεκριμένο πληθυσμό, τη συγκεκριμένη χρονική στιγμή. Έγκυρη μέθοδος είναι αυτή που είναι ακριβής και η επιτυχής αξιολόγηση της εγκυρότητας πρέπει να περιλαμβάνει όλες τις ηλικίες που υπάρχουν στο δείγμα (Beamish & McFarlane 1983). Υπάρχουν πολλές μέθοδοι για να επιβεβαιωθεί η εγκυρότητα των αποτελεσμάτων της ανάγνωσης της ηλικίας, όπως η παρακολούθηση των πληθυσμών σε ενυδρεία ή δεξαμενές, η χρήση μαρκαρισμένων ψαριών, η παρακολούθηση του ίδιου πληθυσμού για πολλά χρόνια, η σύλληψη ατόμου με γνωστή ηλικία και η συλλογή μηνιαίων δειγμάτων για τον προσδιορισμό του ακριβούς χρόνου σχηματισμού των δακτυλίων (Campana 2001, Leonardos & Tzikliras 2011).

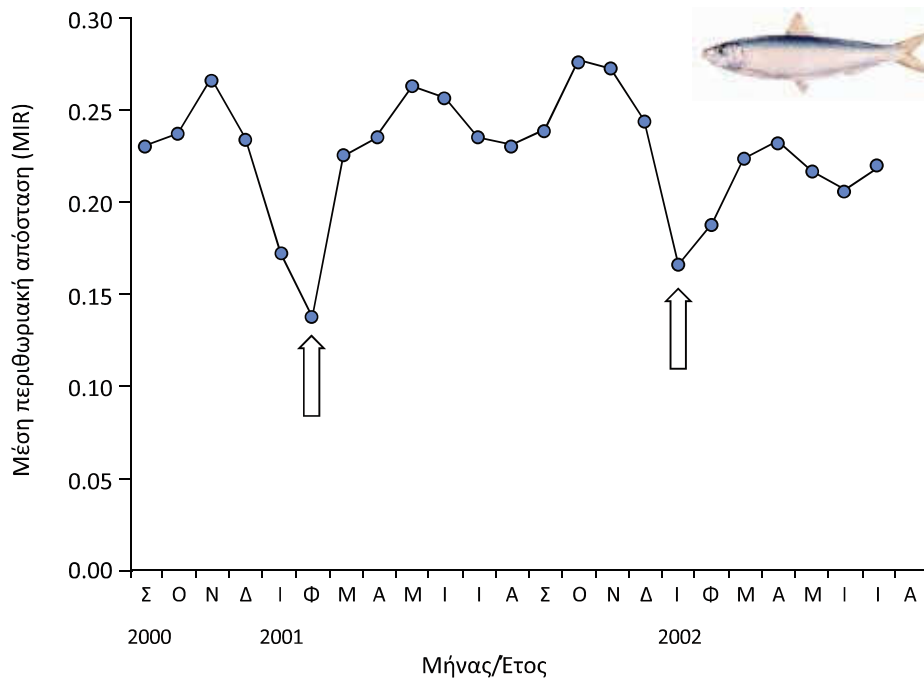
Μια από τις πιο αξιόπιστες μεθόδους είναι το χημικό μαρκάρισμα άγριων ατόμων (Beamish & McFarlane 1983) ή ατόμων σε αιχμαλωσία (Folkvord et al. 2004) με ουσίες (συνήθως αζαρίνη ή τετρακυκλίνη) που αφήνουν μόνιμο σημάδι στις σκελετικές δομές και φθορίζουν στις υπεριώδεις ακτίνες. Όταν το ψάρι επανασυλλαμβάνεται (ή ξαναμαρκάρεται αν είναι σε αιχμαλωσία), ελέγχεται ο αριθμός των δακτυλίων σε σχέση με το χρόνο που μεσολάβησε μεταξύ των δυο συλλήψεων (ή μαρκαρισμάτων). Από τις άλλες μεθόδους, η ραδιοχρονολόγηση είναι κατάλληλη για είδη που ζουν πολλά χρόνια και βασίζεται στη ραδιενεργή αποσύνθεση των ισοτόπων που έχουν ενσωματωθεί στον πυρήνα κατά τη διάρκεια της αύξησής του (Kastelle & Kimura 2006). Η μέθοδος της διασταύρωσης συνταιριάζει πρότυπα αύξησης από διάφορα δείγματα για να καθορίσει το ημερολογιακό έτος που αντιστοιχεί σε κάθε δακτύλιο και βασίζεται στην αλληλεπίδραση της αύξησης με το φυσικό περιβάλλον και τις κλιματικές μεταβολές (Black et al. 2005).

Για λόγους ευκολίας και για να περιοριστεί το κόστος που είναι υψηλό στις υπόλοιπες μεθόδους, συνήθως χρησιμοποιείται η συλλογή μηνιαίων δειγμάτων για τον προσδιορισμό του ακριβούς χρόνου σχηματισμού των δακτυλίων και της περιοδικότητάς τους με τη μέθοδο της περιθωριακής απόστασης, που είναι ακατάλληλη για άτομα με μεγάλη ηλικία γιατί ο ρυθμός αύξησης είναι πολύ αργός, δηλαδή η αύξηση δεν διαφοροποιείται με το χρόνο (Κεφάλαιο 7).

Για τον υπολογισμό του χρόνου και της περιοδικότητας σχηματισμού των δακτυλίων υπολογίζεται η **περιθωριακή απόσταση** (marginal increment ratio, MIR) δηλαδή η απόσταση του τελευταίου δακτυλίου από την άκρη του λεπιού ή του ωτολίθου (Beamish & McFarlane 1983):

$$MIR = \frac{R - R_n}{R}$$

όπου R είναι η συνολική ακτίνα της σκελετικής δομής και R_n η ακτίνα του πιο πρόσφατου δακτυλίου. Η ελάχιστη τιμή της περιθωριακής απόστασης δείχνει ότι ο δακτύλιος έχει μόλις σχηματιστεί (Εικόνα 6.8).



Εικόνα 6.8. Διακύμανση της μέσης περιθωριακής απόστασης (MIR) σε τρεις ηλικιακές κλάσεις της φρίσσας *Sardinella aurita* για διάστημα δύο ολόκληρων ετών (Σεπτέμβριος 2000 - Αύγουστος 2002). Με τα βέλη διακρίνεται η ελάχιστη MIR, δηλαδή η εποχή σχηματισμού του ετήσιου δακτυλίου (τροποποιημένη από Tsikliras et al. 2005a).

6.3. Ανάδρομος υπολογισμός

Ο **ανάδρομος υπολογισμός** (back-calculation) είναι μια μέθοδος που χρησιμοποιεί το μήκος του οργανισμού και τις μετρήσεις στις σκελετικές δομές τη στιγμή της σύλληψής του με σκοπό τον υπολογισμό των μηκών της κάθε ηλικιακής κλάσης του δείγματος στις προηγούμενες διαδοχικές ηλικίες που εμφανίζονται στις σκελετικές δομές (Francis 1990, Ricker 1992). Η θεωρία του ανάδρομου υπολογισμού είναι ανεξάρτητη του μεγέθους (ολικό, μεσουραίο ή σταθερό μήκος) και της σκελετικής δομής (λέπια, ωτόλιθοι κ.λπ.) που χρησιμοποιείται για την ανάγνωση της ηλικίας (Francis 1990). Προϋπόθεση για την εφαρμογή του ανάδρομου υπολογισμού είναι η ύπαρξη μαθηματικής συνάρτησης μεταξύ του μήκους του οργανισμού και της ακτίνας της σκελετικής δομής που έχει χρησιμοποιηθεί, καθώς και η γνώση της περιοδικότητας σχηματισμού των δακτυλίων (π.χ. ετήσιοι, ημερήσιοι).

Για τη μαθηματική σχέση που συνδέει το μήκος σώματος (L) με την ακτίνα (R) της σκελετικής δομής έχουν προταθεί διάφορες μορφές. Μια από αυτές είναι η γραμμική εξίσωση (Lea 1910):

$$L=a+bR$$

6.4

στην οποία ο συντελεστής a είναι η τομή της καμπύλης με τον άξονα του σωματικού μήκους και αντιπροσωπεύει το μήκος του ψαριού τη στιγμή που αρχίζουν να δημιουργούνται τα λέπια (ή άλλες σκελετικές δομές) και ο συντελεστής b είναι η κλίση της καμπύλης. Η γραμμική εξίσωση 6.4 εφαρμόζεται σε ζευγάρια τιμών μήκους και ακτίνας και κάθε ζευγάρι τιμών αντιστοιχεί σε ένα ψάρι του δείγματος.

Μια άλλη σχέση που έχει χρησιμοποιηθεί από διάφορους ερευνητές είναι η εκθετική εξίσωση (Monastyrsky 1926), σύμφωνα με την οποία η σχέση είναι αλλομετρική (Εικόνα 6.9):

$$L=aR^b$$

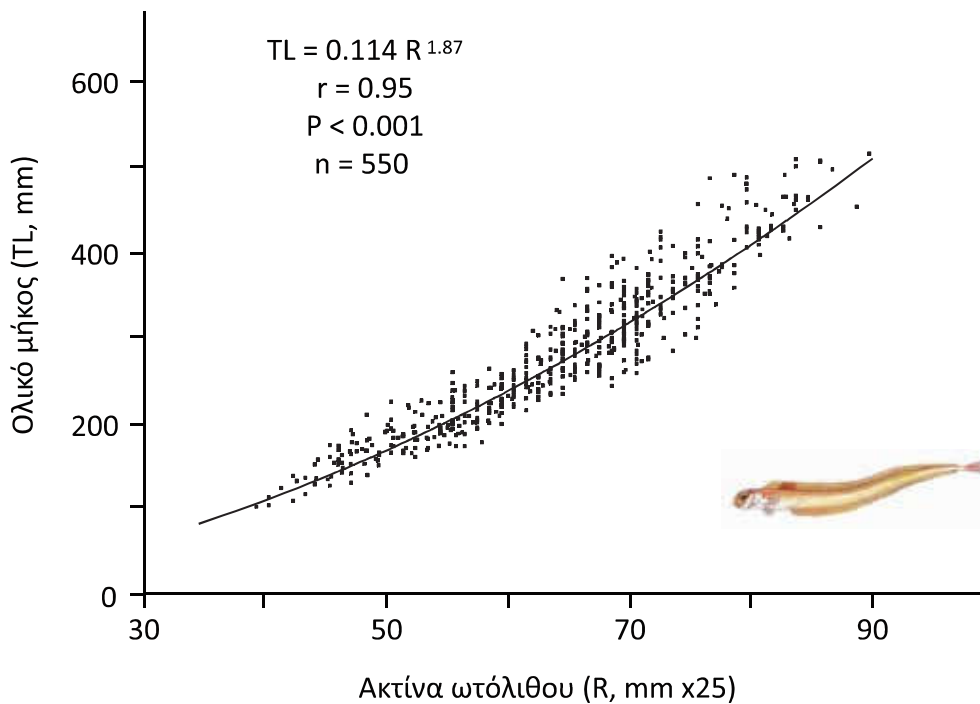
6.5

Η εξίσωση 6.5 παίρνει, μετά από λογαριθμικό μετασχηματισμό (με χρήση φυσικού λογάριθμου, ln) τη γραμμική μορφή:

$$\ln L=\ln a+b \times \ln R$$

6.6

στην οποία ο συντελεστής a είναι η τομή της καμπύλης στον άξονα του σωματικού μήκους και αντιπροσωπεύει το μήκος του ψαριού τη στιγμή που αρχίζουν να δημιουργούνται τα λέπια (ή άλλες σκελετικές δομές) και ο συντελεστής b είναι η κλίση της καμπύλης.



Εικόνα. 6.9. Σχέση ανάμεσα στο ολικό μήκος (TL, mm) και την ακτίνα ωτόλιθου (R, mm) για τα θηλυκά άτομα της κορδέλας *Cerpolo macrophthalmum* στον Ευβοϊκό κόλπο (τροποποιημένη από Stergiou et al. 1992).

Ως **ανάδρομο μήκος ανά ηλικία** (back-calculated length) ορίζεται το μήκος που είχε ένα άτομο τη στιγμή που συμπληρώθηκε στη σκελετική δομή του ο ετήσιος δακτύλιος κάθε ηλικίας. Το μήκος ενός ατόμου τη στιγμή της αλίευσης είναι γνωστό ως **παρατηρούμενο μήκος** (observed length). Η σχέση που συνδέει τα δυο αυτά μήκη εξαρτάται από τον χρόνο αλίευσης του ατόμου και τον χρόνο σχηματισμού του δακτυλίου στη σκελετική δομή. Έτσι, τα ανάδρομα μήκη είναι μικρότερα από τα παρατηρούμενα μήκη σε κάθε ηλικία στην περίπτωση που το μεγαλύτερο μέρος των ατόμων του δείγματος, που χρησιμοποιείται για τον υπολογισμό των ανάδρομων μηκών έχει πιαστεί πριν τη χρονική περίοδο που σχηματίζονται οι ετήσιοι δακτύλιοι. Αντίθετα, τα ανάδρομα μήκη είναι μεγαλύτερα από τα παρατηρούμενα μήκη σε κάθε ηλικία στις περιπτώσεις που το μεγαλύτερο μέρος των ατόμων του δείγματος που χρησιμοποιείται για τον υπολογισμό των ανάδρομων μηκών έχει πιαστεί μετά τη χρονική περίοδο που σχηματίζονται οι δακτύλιοι (Tsilikiras et al. 2005α).

Τα ανάδρομα μήκη υπολογίζονται από την εξίσωση που συνδέει το μήκος σώματος με την ακτίνα της σκελετικής δομής που χρησιμοποιήθηκε για την εκτίμηση της ηλικίας. Ο Lea (1910) διαπίστωσε την ύπαρξη απλής αναλογίας ανάμεσα στο μήκος σώματος και την ακτίνα της σκελετικής κατασκευής και έτσι υπολόγισε τα ανάδρομα μήκη με την εξίσωση:

$$L_n = L \times \frac{R_n}{R}$$

6.7

όπου L_n είναι το ανάδρομο μήκος σώματος του ψαριού κατά τη συμπλήρωση του n δακτυλίου, L είναι το παρατηρούμενο μήκος σώματος του ψαριού, R_n είναι η ακτίνα του δακτυλίου n και R είναι η ακτίνα της σκελετικής δομής. Η διαδικασία αυτή εφαρμόζεται για όλους τους παρατηρούμενους δακτυλίους της σκελετικής δομής και για όλα τα άτομα του δείγματος και μετά υπολογίζονται οι μέσες τιμές.

Ο Fraser (1916) και ο Lee (1920) θεώρησαν ότι τα λέπια δεν εμφανίζονται τη στιγμή της εκκόλαψης του ψαριού. Έτσι, οι δύο αυτοί ερευνητές τροποποίησαν ξεχωριστά και σχεδόν ταυτόχρονα την εξίσωση του Lea (1910) ως εξής:

$$L_n = c + [(1-c) \times L \times \left(\frac{R_n}{R}\right)]$$

6.8

όπου c είναι η σταθερά της εξίσωσης μήκους σώματος-ακτίνας λεπιού (ή άλλης σκελετικής δομής), αντι-

στοιχεί δηλαδή στην παράμετρο a της εξίσωσης 6.4. Η σταθερά c αντιπροσωπεύει το μήκος του ψαριού τη στιγμή που αρχίζουν να δημιουργούνται τα λέπια (ή οι άλλες σκελετικές δομές). Η εξίσωση 6.8 έχει βρει μεγάλη εφαρμογή στην αλιευτική βιολογία και έχει χρησιμοποιηθεί σε διάφορες παραλλαγές που περιλαμβάνουν την αντικατάσταση του μήκους ή/και της ακτίνας της σκελετικής δομής από το φυσικό λογάριθμο των μεταβλητών αυτών (Duncan 1980).

Τέλος, ο Monastyrsky (1926) υπολόγισε τα ανάδρομα μήκη απευθείας από την εκθετική εξίσωση 6.5, ενώ οι Schindowski & Tesch (1957) από την απλή γραμμική εξίσωση 6.4. Παρ' όλα αυτά, καμία από τις παραπάνω εξισώσεις δεν βρίσκει εφαρμογή σε όλα τα είδη ψαριών και κάθε φορά που πραγματοποιείται προσδιορισμός της ηλικίας σε ένα είδος θα πρέπει οι παράμετροι των εξισώσεων αυτών να υπολογίζονται από την αρχή.

6.4. Κλείδα ηλικίας-μήκους

Όταν είναι γνωστή η ηλικιακή σύνθεση ενός πληθυσμού, μπορεί να κατασκευαστεί η **κλείδα ηλικίας-μήκους** (age-length key, ALK) του είδους, στην οποία φαίνεται το ποσοστό των ατόμων κάθε κλάσης μήκους που αντιστοιχεί σε κάθε κλάση ηλικίας (Fridriksson 1934). Προϋπόθεση για την κατασκευή κλείδας ηλικίας-μήκους είναι να έχει προηγηθεί ο προσδιορισμός της ηλικίας από ένα δείγμα ατόμων του πληθυσμού στα οποία έχει αναγνωστεί η ηλικία από τις σκελετικές δομές, δηλαδή είναι γνωστός ο αριθμός και συνεπώς το ποσοστό ατόμων σε κάθε ηλικία και κάθε κλάση μήκους (Tsikliras et al. 2005α).

Οι κλείδες ηλικίας-μήκους ενός πληθυσμού μπορούν να κατασκευαστούν είτε ανά έτος είτε ως μέση εκτίμηση για μια σειρά ετών, αλλά και ανά φύλο, εποχή και περιοχή για ένα συγκεκριμένο έτος (Πίνακας 6.1). Η χρησιμότητα της κλείδας ηλικίας-μήκους είναι μεγάλη γιατί από αυτήν μπορεί να υπολογιστεί με σχετική ακρίβεια η ηλικιακή σύνθεση του πληθυσμού, με την προϋπόθεση ότι υπάρχει μια αντιπροσωπευτική κατά μήκος σύνθεση. Θα πρέπει να σημειωθεί ότι η απόκτηση μιας αντιπροσωπευτικής κατά μήκος σύνθεσης του πληθυσμού είναι σχετικά εύκολη με χαμηλό κόστος (π.χ. μέτρηση του μήκους των αλιευμάτων επί των σκαφών, χωρίς να είναι αναγκαία η αγορά των ψαριών). Αντίθετα ο προσδιορισμός της ηλικίας όχι μόνο έχει υψηλό χρηματικό κόστος για την αγορά δείγματος, αλλά απαιτεί και σχετικά μεγάλο χρόνο εργαστηριακής απασχόλησης. Θα πρέπει επίσης να υπογραμμιστεί ότι, για την κατασκευή μίας κλείδας ηλικίας-μήκους, δεν εξετάζεται τυχαίο δείγμα από τον πληθυσμό, αλλά ένας ικανός αριθμός ατόμων από κάθε ηλικιακή κλάση, ακόμα και από αυτές που είναι σπάνιες μέσα στον πληθυσμό, δεδομένου ότι στόχος της κλείδας είναι η μετατροπή της κατά μήκος σύνθεσης σε ηλικιακή σύνθεση (Πίνακας 6.1).

Πίνακας 6.1. Κλείδα ηλικίας-μήκους των μικρών ατόμων της κορδέλας *Cepola macrophthalmia* στις ελληνικές θάλασσες.

| Κλάση μήκους (mm) | Ηλικία (έτη) | | | Αριθμός ατόμων |
|-------------------|--------------|------|------|----------------|
| | 0 | 1 | 2 | |
| 120 | 100,0 | | | 3 |
| 140 | 33,3 | 66,7 | | 7 |
| 160 | 28,6 | 71,4 | | 21 |
| 180 | 72,7 | 27,3 | | 45 |
| 200 | 80,0 | 20,0 | | 60 |
| 220 | 37,5 | 62,5 | | 62 |
| 240 | 10,0 | 90,0 | | 98 |
| 260 | | 91,7 | 8,3 | 90 |
| 280 | | 83,3 | 16,7 | 116 |
| 300 | | 50,0 | 50,0 | 109 |

6.5. Μακροβιότητα

Ως **δυνητική μακροβιότητα** (potential lifespan) ορίζεται η διάρκεια ζωής που έχει επιτευχθεί από ένα μοναδικό άτομο ενός είδους, ενώ ως **πραγματική μακροβιότητα** (mean lifespan) ορίζεται η μέση διάρκεια ζωής των ατόμων ενός είδους που ζουν σε πραγματικές περιβαλλοντικές συνθήκες. Τα ψάρια χαρακτηρίζονται από μεγάλη ποικιλομορφία στην ηλικία και τη **διάρκεια ζωής** (lifespan). Η διάρκεια ζωής τους ποικίλλει από μερικούς μήνες έως περισσότερο από 200 χρόνια και πολλά είδη ψαριών ανήκουν στα μακροβιότερα σπονδυλωτά, αυτά δηλαδή που ζουν περισσότερο από 100 έτη, με τα περισσότερα να ανήκουν στα γένη *Sebastes* (βραχόψαρα) και *Acipenser* (οξύρρυγχοι) (Στεργίου et al. 2011). Η τάση των ψαριών για μακροβιότητα δείχνει ότι τα ψάρια γερνούν με αργότερο ρυθμό από τα υπόλοιπα σπονδυλωτά. Εξελικτικά οι παράγοντες που σχετίζονται με τη γήρανση είναι οι ασθένειες και η θήρευση, δηλαδή η φυσική θνησιμότητα (Κεφάλαιο 8).

Το πλεονέκτημα των ψαριών απέναντι στη γήρανση είναι ότι έχουν απεριόριστη (ασυμπτωτική) αύξηση, δηλαδή η αύξησή τους δεν σταματάει με τη γεννητική τους ωρίμαση, αντίθετα συνεχίζεται σχεδόν μέχρι το τέλος της ζωής τους αλλά με αργότερο ρυθμό (Κεφάλαιο 7). Η απεριόριστη αύξηση έχει ως αποτέλεσμα τη συνεχή αύξηση της γονιμότητας (του αριθμού των ωοκυττάρων που παράγει ένα θηλυκό) με την ηλικία γιατί η γονιμότητα είναι εκθετική συνάρτηση του σωματικού μήκους του ψαριού (Κεφάλαιο 9) και αντιστρόφως ανάλογη του ρυθμού αύξησης (Tsikliras et al. 2007b). Έτσι τα ψάρια σπάνια αντιμετωπίζουν τις συνέπειες της γήρανσης όπως η μειωμένη αναπαραγωγική αξία. Είναι, επίσης, πολύ πιθανό τα ψάρια να μην προλαβαίνουν να γεράσουν εξαιτίας της έντονης αλιευτικής πίεσης που δέχονται (Στεργίου et al. 2011).

Εκτός από την ποικίλη διάρκεια ζωής, η ποικιλομορφία των ψαριών ως προς το μέγεθος είναι επίσης ευρύτερη από ό,τι στα υπόλοιπα σπονδυλωτά (Στεργίου et al. 2011). Το μέγιστο μήκος (L_{max}) των ψαριών κυμαίνεται από 0,8-1,0 cm για τον θαλάσσιο γωβιό *Trimmatom nanus*, που ζει στον δυτικό Ινδικό Ωκεανό και στον κεντρικό Ειρηνικό, το είδος *Paedocypris progenetica*, που ζει στην Ινδονησία, και τον πυγμαίο γωβιό *Pandaka pygmaea*, που ζει στα γλυκά νερά των Φιλιππίνων, έως τα 11 m για τον βασιλιά των ρεγκών *Regalecus glesne*, που ζει σε όλους τους ωκεανούς, και τα 20 m για τον φαλινοκαρχαρία *Rhincodon typus*, ένα είδος που εξαπλώνεται στα τροπικά και ζεστά εύκρατα θαλασσινά νερά.

Το 50% των ειδών των ψαριών έχουν μήκος μεταξύ 9 και 33 cm και το 90% των ψαριών μεταξύ 4 και 96 cm (Froese 2006). Αντίστοιχα, το μέγιστο βάρος (W_{max}) κυμαίνεται από 1,5 g για τη λεμονότετρα *Hyphessobrycon pulchripinnis*, που ζει στα εσωτερικά νερά των τροπικών περιοχών, έως 34 t για τον φαλινοκαρχαρία *Rhincodon typus* (Στεργίου et al. 2011).

Στις ελληνικές θάλασσες ζουν μερικά από τα μακροβιότερα είδη ψαριών, ενώ στις ελληνικές λίμνες και ποτάμια μερικά από τα μεγαλύτερα σε μέγεθος είδη (Πίνακας 6.2).

Πίνακας 6.2. Μερικά από τα μακροβιότερα και μεγαλύτερα σε μήκος είδη ψαριών των ελληνικών θαλασσών, λιμνών και ποταμών (δεδομένα από τη FishBase).

| Είδος | Ηλικία (έτη) | Μήκος (cm) |
|-----------------------------------|--------------|------------|
| ΘΑΛΑΣΣΑ | | |
| <i>Hoplostethus mediterraneus</i> | 125 | 20 |
| <i>Acipenser sturio</i> | 100 | 600 |
| <i>Acipenser stellatus</i> | 27 | 220 |
| <i>Cetorhinus maximus</i> | 50 | 980 |
| <i>Carcharodon carcharias</i> | 36 | 594 |
| <i>Xiphias gladius</i> | 16 | 455 |
| <i>Thunnus thynnus</i> | 50 | 458 |
| ΛΙΜΝΕΣ ΚΑΙ ΠΟΤΑΜΙΑ | | |
| <i>Acipenser fulvescens</i> | 152 | 274 |
| <i>Silurus glanis</i> | 80 | 500 |

Προτεινόμενη βιβλιογραφία κεφαλαίου

Υπάρχουν πολλά συγγράμματα και εγχειρίδια που αφορούν την ηλικία και την εκτίμησή της, τα πιο σημαντικά από τα οποία είναι τα εξειδικευμένα, και κλασικά πλέον, συγγράμματα των Bagenal (1974), Summerfelt & Hall (1987), Wetherley & Gill (1987), Murphy & Willis (1996). Η ηλικία των ψαριών αναφέρεται και σε γενικότερα συγγράμματα βιολογίας ιχθύων, όπως σε αυτά του Wootton (1990, 1998) και του King (2007), ανάμεσα σε άλλα.

Ασκήσεις

1. Δίνεται ένα αρχείο EXCEL με δύο φύλλα εργασίας, που το καθένα περιέχει τα ολικά μήκη δυο ειδών ψαριών, της κουτσομούρας *Mullus barbatus* και του μπακαλιάρου *Merluccius merluccius*. Να προσδιοριστούν οι ηλικιακές κλάσεις και το μέσο μήκος (\pm SD) ανά ηλικιακή κλάση για τα δύο είδη με τη μέθοδο της ανάλυσης προοδευτικών κορυφών στο πρόγραμμα FISAT και να γίνουν τα αντίστοιχα διαγράμματα. Συμφωνούν τα αποτελέσματα με τη διάρκεια ζωής των ειδών με βάση τη *FishBase*; Αν όχι, που μπορεί να οφείλεται αυτό;
2. Οι αριθμοί των ατόμων που πιάστηκαν για κάθε μία από τις 10 κλάσεις μήκους του είδους που παρουσιάζεται στον Πίνακα 6.1 είναι 100, 700, 1200, 2000, 1500, 1100, 2500, 2900, 3000, 1100. Να γίνει το γράφημα της κατά μήκος και κατά ηλικία σύνθεσης του πληθυσμού.
3. Οι μετρήσεις της ακτίνας των ωτολίθων και του μήκους σώματος οκτώ ατόμων ενός υποθετικού είδους είναι:

| Ακτίνα (mm) | Μήκος σώματος (cm) |
|-------------|--------------------|
| 0,031 | 20 |
| 0,043 | 25 |
| 0,053 | 32 |
| 0,060 | 40 |
| 0,066 | 50 |
| 0,072 | 60 |
| 0,075 | 70 |
| 0,079 | 80 |

- α. Να υπολογιστεί η σχέση ανάμεσα στην ακτίνα και το μήκος σώματος του είδους.
- β. Πόσο θα είναι το μήκος σώματος ενός ατόμου του οποίου η ακτίνα της σκελετικής δομής είναι 0,70 mm;

7. Αύξηση

Σύνοψη

Στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζονται η αύξηση σε μήκος και βάρος και η σχέση μήκους-βάρους, η ευρωστία, τα κύρια μοντέλα αύξησης και οι μέθοδοι εκτίμησης των παραμέτρων αύξησης των ψαριών (που έχουν όμως εφαρμογή και σε άλλους υδρόβιους οργανισμούς, όπως δίθυρα, καρκινοειδή και κεφαλόποδα). Οι φοιτητές θα αποκτήσουν δεξιότητες σχετικά με τα διάφορα εργαλεία εκτίμησης και αξιολόγησης της αύξησης και των παραμέτρων της στα ψάρια.

Εισαγωγή

Όταν η ποσότητα της διαθέσιμης τροφής είναι επαρκής, τότε ένα ψάρι μπορεί να χρησιμοποιήσει το πλεόνασμα της ενέργειας που προσλαμβάνει από την τροφή για να αυξήσει τη μάζα του σώματός του και για την παραγωγή γαμετών που θα απελευθερωθούν στη διάρκεια της αναπαραγωγής (Κεφάλαιο 9). Η σωματική αύξηση αποτελεί το απαραίτητο πλαίσιο για την παραγωγή και προστασία των γαμετών ως τη στιγμή της απελευθέρωσής τους. Η φυσική επιλογή οδηγεί στην εξέλιξη εκείνων των στρατηγικών αύξησης που μεγιστοποιούν τον αριθμό των παραγόμενων απογόνων στη διάρκεια της ζωής ενός ατόμου. Έτσι, η αύξηση και η αναπαραγωγή είναι διεργασίες συμπληρωματικές και εξαρτώνται αμφότερες από την ενέργεια που είναι διαθέσιμη από την πρόσληψη της τροφής (Wootton 1990).

7.1. Σχέση μήκους-βάρους

Η αύξηση σε μήκος δηλώνει την αξονική σωματική αύξηση, ενώ η αύξηση σε βάρος δηλώνει την αύξηση του σώματος ενός ψαριού σε όγκο. Οι δύο αυτές μορφές αύξησης σχετίζονται πολύ στενά (Le Cren 1951). Παρ' όλα αυτά, το βάρος ενός ψαριού μπορεί να αλλάξει χωρίς η αλλαγή αυτή να συνοδεύεται και από αντίστοιχη αλλαγή του μήκους του (Ursin 1979).

Η γνώση της σχέσης που συνδέει το σωματικό μήκος με το βάρος ενός είδους είναι πολύ σημαντική γιατί: (α) δίνει απαραίτητες πληροφορίες για τη φυσική κατάσταση του ψαριού, (β) επιτρέπει τη δυνατότητα σύγκρισης των στρατηγικών ζωής ενός είδους σε διαφορετικές γεωγραφικές περιοχές, (γ) δίνει τη δυνατότητα μετατροπής των εξισώσεων που περιγράφουν την αύξηση σε μήκος σε εξισώσεις που περιγράφουν την αύξηση σε βάρος και (δ) δίνει τη δυνατότητα να εκτιμηθεί η βιομάζα ενός είδους στις περιπτώσεις που είναι διαθέσιμος μόνο ο συνολικός αριθμός των ατόμων και το μήκος τους (Binochlan & Pauly 1998, Froese et al. 2011).

Η σχέση που συνδέει το σωματικό μήκος και βάρος των ατόμων ενός ιχθυοποθέματος μπορεί να προκύψει από μετρήσεις του μήκους και του βάρους ενός συγκεκριμένου ατόμου σε διαφορετικές χρονικές στιγμές της ζωής του ή από μετρήσεις του σωματικού μήκους και βάρους των ατόμων ενός αντιπροσωπευτικού δείγματος του αποθέματος σε μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή (Froese 2006).

Η σχέση **μήκους-βάρους** (length-weight relationship) θα πρέπει να βασίζεται σε ικανοποιητικό αριθμό ατόμων (>100) και να καλύπτει ολόκληρο το εύρος μηκών ενός πληθυσμού (από τα νεαρά άτομα μέχρι αυτά που έχουν πλησιάσει το ασυμπτωτικό μήκος τους), ενώ η περίοδος δειγματοληψίας θα πρέπει ιδανικά να καλύπτει όλες τις εποχές του έτους (Froese et al. 2011). Όταν γίνεται σύγκριση σχέσεων μήκους-βάρους (π.χ. μεταξύ φύλων ή περιοχών) θα πρέπει να συγκρίνονται και οι δύο συντελεστές της εξίσωσης, ενώ σε κάθε περίπτωση θα πρέπει να μετατρέπεται το μήκος σε cm και το βάρος σε g και να αναφέρονται τα ελάχιστα και μέγιστα μήκη και βάρη που χρησιμοποιήθηκαν, τα όρια εμπιστοσύνης, καθώς και το μέγεθος του δείγματος (Froese et al. 2011). Οποιαδήποτε σχέση παλινδρόμησης μήκους-βάρους έχει ορθή πρόβλεψη μόνο μέσα στα όρια των τιμών που χρησιμοποιήθηκαν για τον υπολογισμό της.

Στα ψάρια, η σχέση του μήκους L (ολικό, σταθερό, μεσουραίο: Εικόνα 7.1α) με το βάρος W (ολικό ή καθαρό) περιγράφεται από την εξίσωση (Le Cren 1951, Εικόνα 7.1β):

$$W=a \times L^b$$

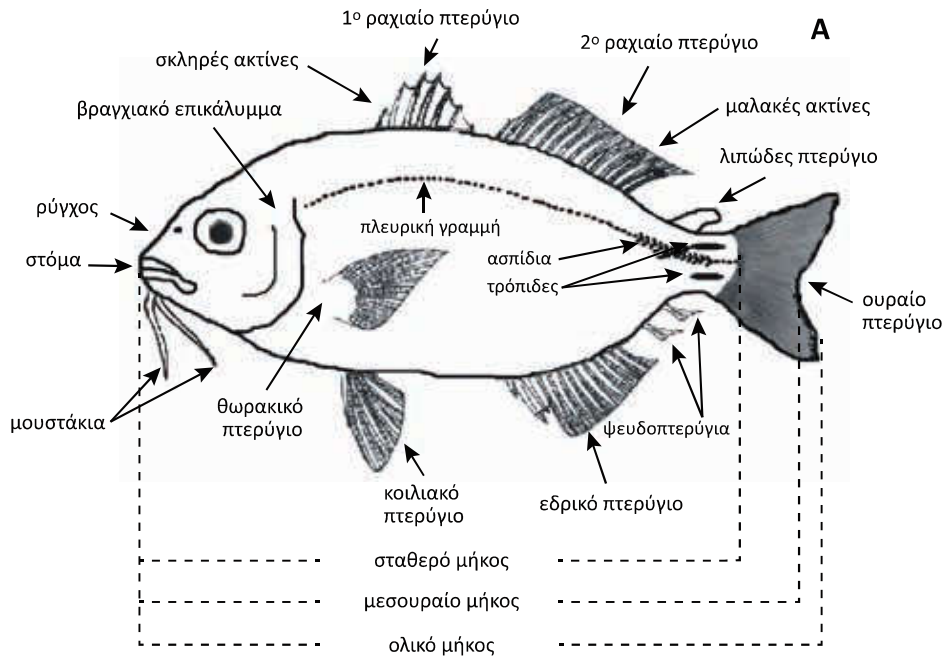
7.1

η οποία, μετά από λογαριθμικό μετασχηματισμό, παίρνει τη γραμμική μορφή:

$$\log W = \log a + b \times \log L$$

7.2

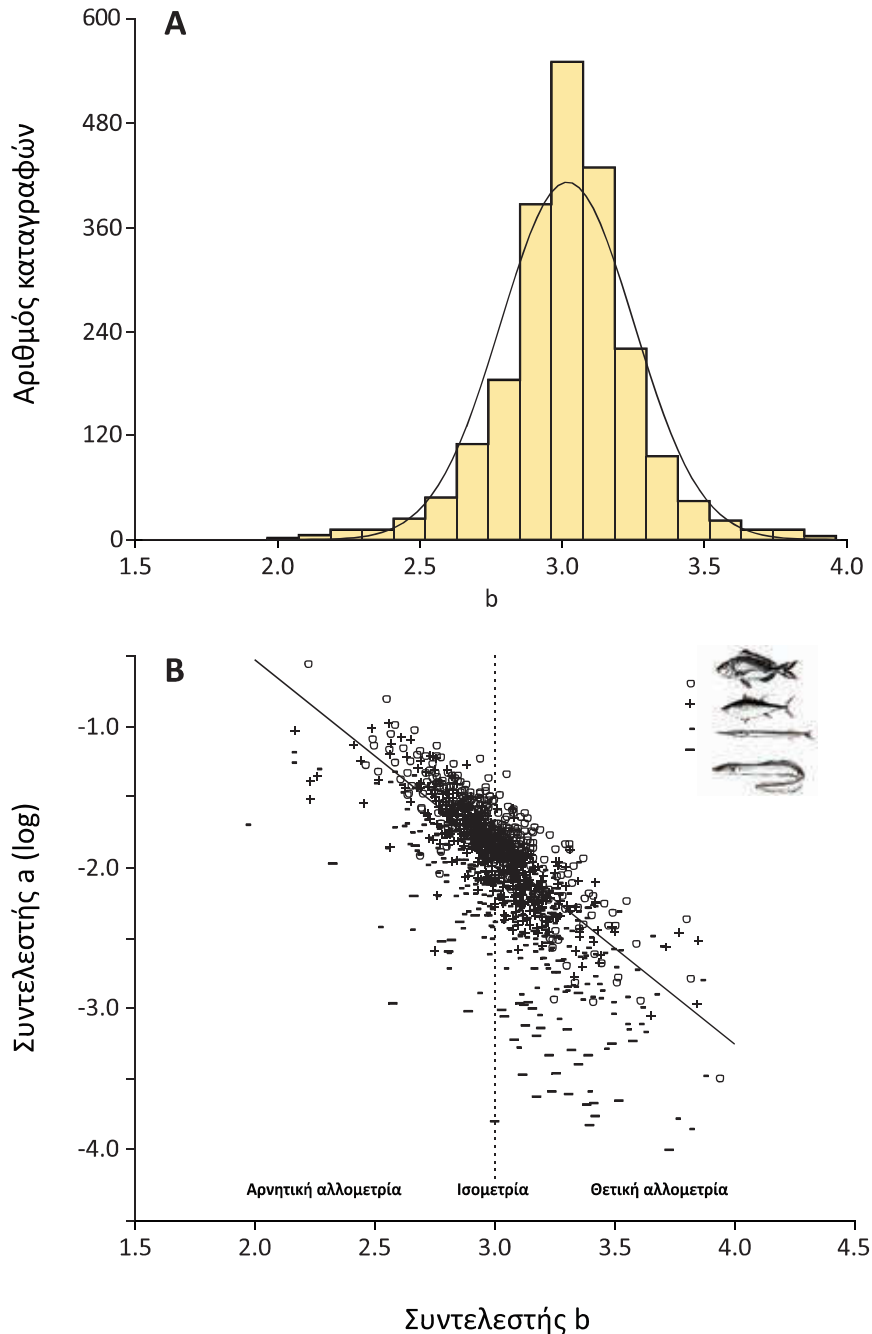
όπου a είναι η τομή της καμπύλης στον άξονα του βάρους και b είναι η κλίση της γραμμής στη γραμμική μορφή της εξίσωσης. Ο συντελεστής b (εκθέτης της εξίσωσης 7.1 ή κλίση της εξίσωσης 7.2) λαμβάνει συνήθως τιμές από 2 έως 4 (Εικόνα 7.2A) και σχετίζεται αρνητικά με την παράμετρο $\log_{10} a$, τόσο διαειδικά (Εικόνα 7.2B), όσο και ενδοειδικά, όταν υπάρχουν καταγραφές που αφορούν διαφορετικές περιοχές, εποχές και έτη. Όταν ο συντελεστής b είναι ίσος με 3, τότε το ψάρι αυξάνει ισομετρικά (**ισομετρία** ή ισομετρική αύξηση), δηλαδή ομοιόμορφα προς τις τρεις σωματικές του διαστάσεις, περίπτωση σχετικά σπάνια στη φύση (Tesch 1968, Froese et al. 2011).



Εικόνα 7.1. (A) Εξωτερική μορφολογία ενός ακτινοπτερυγίου, με τα κύρια χαρακτηριστικά των ψαριών όπου φαίνονται και οι τρεις τύποι μηκών (από Στεργίου et al. 2011). (B) Σχέση μήκους-βάρους για το λυθρίνι *Pagellus erythrinus* στον νότιο Ευβοϊκό κόλπο (με βάση στοιχεία από Petrakis & Stergiou 1995), την κορδέλα *Cepola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο (με βάση στοιχεία από Stergiou et al. 1992), και ένα υποθετικό ψάρι, για το οποίο η τιμή του εκθέτη b είναι ίση με 4. Στις σχέσεις μήκους-βάρους το μήκος μπορεί να αναφέρεται στο ολικό, στο σταθερό ή στο μεσουραίο μήκος.

Τιμές του συντελεστή b μεγαλύτερες ή μικρότερες από 3 δηλώνουν ότι το ψάρι αυξάνει αλλομετρικά δηλαδή ανομοιόμορφα προς τις τρεις σωματικές του διαστάσεις (Εικόνα 7.2B). Μια τιμή b μικρότερη από 3

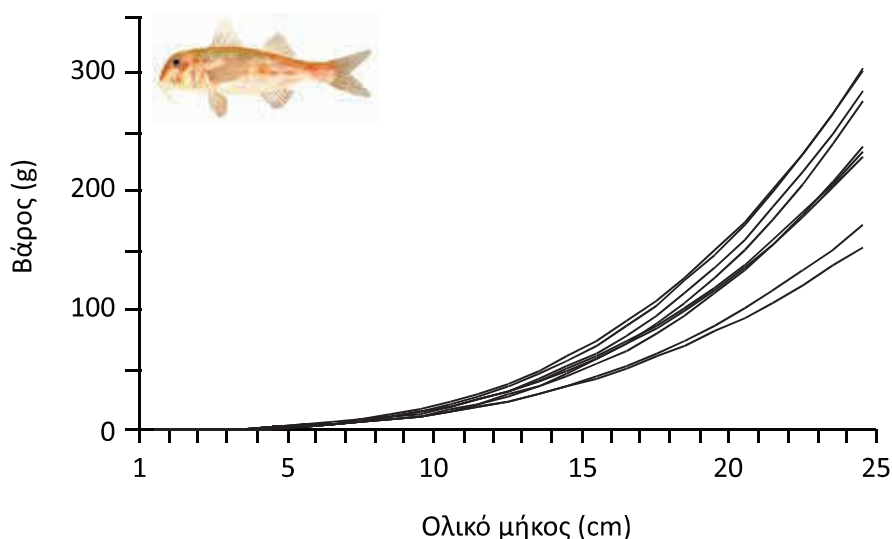
δηλώνει ότι το ψάρι γίνεται ελαφρύτερο για το μήκος του, όσο το μήκος του αυξάνει (**υποαλλομετρία** ή αρνητική αλλομετρική αύξηση), όπως για παράδειγμα ισχύει για την κορδέλα *Cerola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο, η οποία χαρακτηρίζεται από τιμή του b ίση με 2,03 (Εικόνα 7.1B). Αντίθετα, μια τιμή μεγαλύτερη από 3 δηλώνει ότι το ψάρι γίνεται βαρύτερο για το μήκος του όσο αυξάνει σε μήκος (**υπεραλλομετρία** ή θετική αλλομετρική αύξηση). Έτσι, η κορδέλα με μήκος 200 mm έχει βάρος περίπου 7 g, το λυθρίνι *Pagellus erythrinus* στο ίδιο μήκος έχει βάρος 160 g, ενώ το υποθετικό είδος στο ίδιο μήκος θα είχε βάρος 3,2 kg.



Εικόνα 7.2. (α) Κατανομή του μέσου (ανά είδος) b για 5079 αποθέματα 2054 ειδών, όπου παρουσιάζεται επίσης και η προσαρμογή μιας κανονικής κατανομής και (β) σχέση ανάμεσα στις παραμέτρους $\log a$ και b της σχέσης μήκους-βάρους για όλα τα αποθέματα 1232 ειδών, για τα οποία υπάρχουν στοιχεία στη FishBase σε σχέση με το σχήμα σώματος, με ένδειξη των τιμών που αντιστοιχούν σε αρνητική και θετική αλλομετρία και σε ισομετρία (από Froese 2006).

Από έρευνες που έγιναν σε 33 είδη ψαριών του νότιου Ευβοϊκού Κόλπου, προέκυψε ότι η τιμή του εκθέτη b για τα συγκεκριμένα είδη κυμαίνεται από 2,3 ως 3,5, με διάμεση τιμή 2,99, δηλαδή σχεδόν 3, ενώ το 50% των ειδών χαρακτηρίζονται από τιμές b που κυμαίνονται από 2,84 ως 3,14 (Petraakis & Stergiou 1995). Στο βόρειο Αιγαίο, η τιμή του εκθέτη b σε 43 είδη κυμαίνεται από 2,54 ως 3,85, με διάμεση τιμή 3,03, με το 50% των ειδών να χαρακτηρίζονται από τιμές b που κυμαίνονται από 2,95 ως 3,19 (Koutrakis & Tsikliras

2003). Επιπλέον, η ανάλυση 649 σχέσεων μήκους-βάρους που συλλέχθηκαν από τη βιβλιογραφία και αφορούν 83 είδη ψαριών των ελληνικών θαλασσών που ανήκουν σε 34 οικογένειες έδειξε ότι η τιμή του εκθέτη b κυμαίνεται από περίπου 1,67, για την κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον Ευβοϊκό Κόλπο, ως 3,71 για την κουτσομούρα *Mullus barbatus*, στον Πατραϊκό Κόλπο (τιμή που προσεγγίζει την τιμή 4: Εικόνα 7.1α), με διάμεση τιμή 3,06, δηλαδή σχεδόν 3, ενώ το 50% των 649 σχέσεων μήκους-βάρους χαρακτηρίζονται από τιμές b που κυμαίνονται από 2,90 ως 3,19 (Stergiou & Moutopoulos 2001). Οι μικρότερες τιμές του εκθέτη b αφορούν στην πλειονότητα την κορδέλα *Cepola macrophthalma*, η οποία, όπως φαίνεται και στην εικόνα 7.1β, εξαιτίας του ταινιόμορφου σχήματός της αυξάνει κυρίως σε δυο διαστάσεις. Τέλος, η ανάλυση 94 σχέσεων μήκους-βάρους που αφορούν 27 είδη ψαριών των ελληνικών λιμνοποτάμιων οικοσυστημάτων έδειξε ότι η τιμή του εκθέτη b κυμαίνεται από 2,14 ως 3,70, με διάμεση τιμή 3,19, ενώ το 50% των σχέσεων αυτών χαρακτηρίζονται από τιμές b που κυμαίνονται από 2,95 έως 3,33 (Kleanthidis et al. 1999).



Εικόνα 7.3. Σχέσεις μήκους-βάρους της κουτσομούρας *Mullus barbatus* σε διάφορες περιοχές των ελληνικών θαλασσών (στοιχεία από Stergiou & Moutopoulos 2001).

Ο συντελεστής a σχετίζεται με το σχήμα του σώματος των ψαριών, με τις μικρότερες τιμές να αντιστοιχούν στα μακρόστενα είδη και τις μεγαλύτερες τιμές στα ατρακτόμορφα και στρογγυλόμορφα είδη (Εικόνα 7.2β). Επίσης, οι σχέσεις μήκους-βάρους ενός είδους διαφέρουν από περιοχή σε περιοχή, όπως επίσης είναι πολύ πιθανό να διαφέρουν από εποχή σε εποχή και από έτος σε έτος (Εικόνα 7.3). Για να είναι έγκυρες τέτοιες συγκρίσεις θα πρέπει όλοι οι υπόλοιποι παράγοντες που επηρεάζουν τη σχέση μήκους-βάρους να είναι σταθεροί, συμπεριλαμβανομένων των βιοτικών και αβιοτικών αλλά και της δειγματοληπτικής μεθοδολογίας (Froese et al. 2011).

7.2. Ευρωστία

Η σχέση ανάμεσα στο μήκος και το βάρος του σώματος μπορεί να εκφραστεί και με τον **δείκτη ευρωστίας** (condition factor), ο οποίος περιγράφει τη φυσική κατάσταση (ή ευρωστία) ενός ψαριού (Le Cren 1951), και έχει βρει μεγάλη εφαρμογή στην αλιευτική βιολογία (Cone 1989). Με βάση τον δείκτη ευρωστίας, όσο βαρύτερο είναι ένα είδος σε ένα συγκεκριμένο μήκος, τόσο καλύτερη είναι η φυσική του κατάσταση (Bagenal & Tesch 1978). Η σωματική αύξηση και η ευρωστία σχετίζονται σε μεγάλο βαθμό. Η ευρωστία θεωρείται δείκτης της προσαρμογής ενός ιχθυοπληθυσμού, ενώ η σωματική αύξηση, που είναι συνδυασμός της αύξησης σε μήκος και βάρος, της ευρωστίας και της ενέργειας που δεσμεύεται στους ιστούς, αντιπροσωπεύει την τελική έκφραση της προσαρμογής του ιχθυοπληθυσμού (Booth & Keast 1986). Για τον προσδιορισμό της φυσικής κατάστασης των ατόμων ενός πληθυσμού χρησιμοποιούνται οι δείκτες ευρωστίας που είναι κατάλληλοι για τον υπολογισμό εποχικών αλλαγών στη φυσική κατάσταση του οργανισμού, σε σχέση με την ηλικία και το φύλο, αλλά και για τον εντοπισμό διαφορών στη φυσική κατάσταση του ίδιου είδους σε διαφορετικά περιβάλλοντα (Nikolskii 1963, Ricker 1975). Οι δείκτες ευρωστίας έχουν χρησιμοποιηθεί επίσης στον προσδιορισμό της εποχής αναπαραγωγής και της διάρκειας ωρίμασης των γονάδων (Bolger & Connolly 1989) καθώς και ως δείκτες παραγωγικότητας (Nikolskii 1963).

Από τους διάφορους δείκτες ευρωστίας που έχουν κατά καιρούς χρησιμοποιηθεί αυτοί που απλοποιούν τη σχέση μήκους-βάρους σε μια παράμετρο είναι οι λιγότερο χρονοβόροι στην εφαρμογή τους και οι πιο διαδεδομένοι όσον αφορά τη χρήση τους (Cone 1989, Bolger & Connolly 1989). Οι σημαντικότεροι δείκτες ευρωστίας που βρίσκουν ευρεία εφαρμογή αναλύονται παρακάτω.

Ο δείκτης ευρωστίας Fulton (K_C) υπολογίζεται ως ο λόγος του ολικού ή καθαρού βάρους προς τον κύβο του ολικού σωματικού μήκους (Ricker 1975, Wootton 1990):

$$K_C = 10^n \times \left(\frac{W}{L^3} \right)$$

7.3

όπου W είναι το ολικό ή καθαρό βάρος, L είναι το ολικό μήκος σώματος του ατόμου και n είναι ένας ακέραιος αριθμός τέτοιος, ώστε η αριθμητική τιμή του δείκτη να είναι κοντά στο 1. Ο δείκτης αυτός στηρίζεται στην παραδοχή της ισομετρικής αύξησης των ψαριών, δηλαδή ο συντελεστής b στη σχέση μήκους-βάρους θεωρείται ίσος με 3 (Εξίσωση 7.1), και μπορεί να χρησιμοποιηθεί για άτομα που έχουν περίπου το ίδιο μήκος.

Επειδή όμως η αύξηση των οργανισμών διαφοροποιείται ανάλογα με το είδος, το φύλο, την εποχή και την περιοχή, προτάθηκε η αντικατάσταση του δείκτη ευρωστίας Fulton με το σχετικό δείκτη ευρωστίας (K_R), ο οποίος χρησιμοποιεί τους πραγματικούς συντελεστές της σχέσης μήκους-βάρους του συγκεκριμένου πληθυσμού και όχι τη θεωρητική τιμή 3 (Le Cren 1951, Wootton 1990):

$$K_R = 10^n \times \left(\frac{W}{a \times L^b} \right)$$

7.4

όπου W είναι το ολικό ή καθαρό βάρος, L είναι το ολικό μήκος σώματος του ατόμου, a και b οι συντελεστές της σχέσης μήκους-βάρους της εξίσωσης 7.1 και n είναι ένας ακέραιος αριθμός τέτοιος, ώστε η αριθμητική τιμή του δείκτη να είναι κοντά στο 1. Ο δείκτης αυτός δεν στηρίζεται στην παραδοχή της ισομετρικής αύξησης, αφού χρησιμοποιεί τον εκθέτη b του συγκεκριμένου είδους και όχι τη θεωρητική τιμή 3, αλλά και το συντελεστή a της σχέσης μήκους-βάρους.

Στη βιβλιογραφία, η τιμή του εκθέτη n συνήθως ισούται με 2 ή 3, αρκεί το αποτέλεσμα της αριθμητικής τιμής του δείκτη να είναι κοντά στο 1. Η διαφορά μεταξύ του σχετικού δείκτη (K_R) και του δείκτη Fulton (K_C) είναι ότι ο πρώτος δείκτης μετράει την απόκλιση ενός ατόμου από το μέσο όρο του βάρους για συγκεκριμένο μήκος, ενώ ο δεύτερος μετράει την απόκλιση από ένα υποθετικό ιδανικό ψάρι (Le Cren 1951).

Ο αλλομετρικός δείκτης ευρωστίας (K_A) περιλαμβάνει μόνο τον συντελεστή b της σχέσης μήκους-βάρους που παίρνει τιμές ανάλογα με τις συνθήκες που επικρατούν για κάθε είδος (Wootton 1990):

$$K_A = 10^n \times \left(\frac{W}{L^b} \right)$$

7.5

όπου W είναι το ολικό ή καθαρό βάρος, L είναι το ολικό μήκος σώματος του ατόμου, b ο συντελεστής της σχέσης μήκους-βάρους (εξίσωση 7.1) και n είναι ακέραιος αριθμός, τέτοιος ώστε η τιμή του K_A να είναι κοντά στο 1.

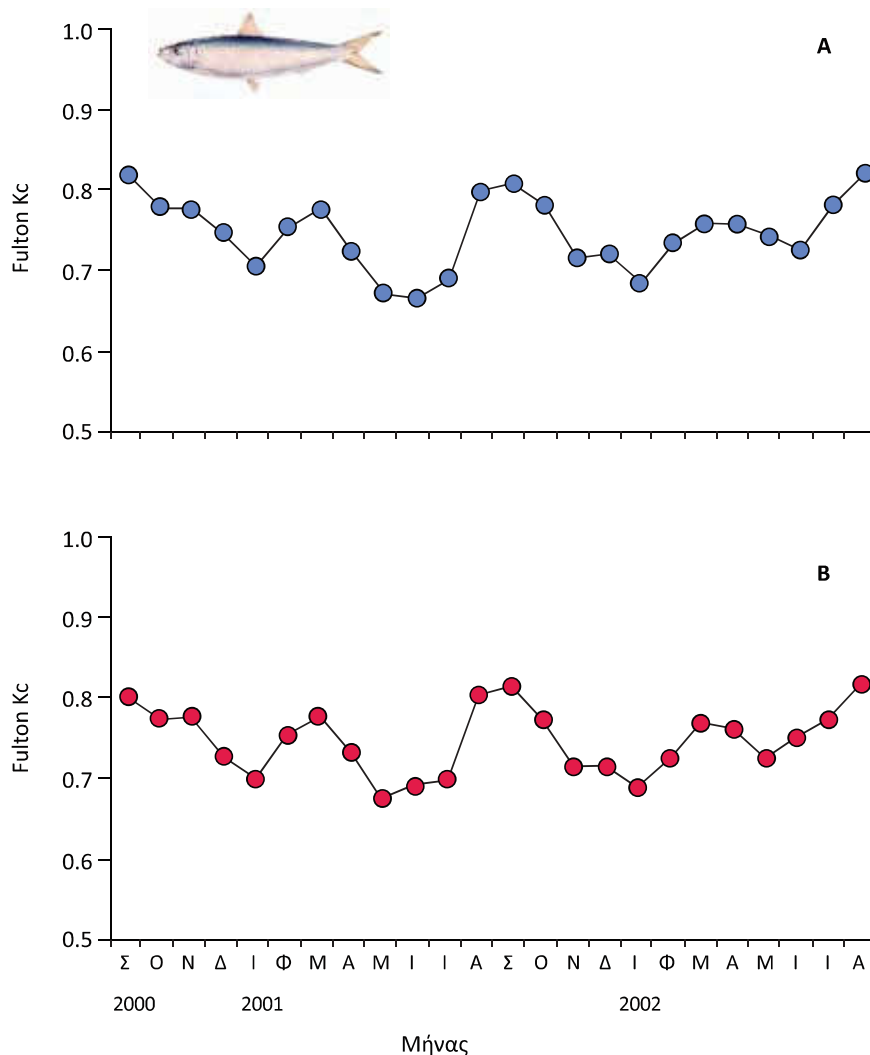
Τέλος, οι Wege & Anderson (1978) πρότειναν το σχετικό βάρος (RW), ως μια καλύτερη μορφή έκφρασης του σχετικού δείκτη ευρωστίας. Το RW υπολογίζεται από την εξίσωση:

$$RW = 100 \times \left(\frac{W}{W_s} \right)$$

7.6

όπου W είναι το πραγματικό βάρος ενός ψαριού και W_s είναι το θεωρητικό βάρος που αντιστοιχεί στο μήκος του ψαριού και υπολογίζεται από την εξίσωση 7.1.

Οι παραπάνω δείκτες υπολογίζονται ξεχωριστά για κάθε άτομο ενός πληθυσμού, αν και τελικά χρησιμοποιείται η μέση τιμή (μηνιαία, ανά ηλικία, περιοχή, εποχή) (Εικόνα 7.4). Η μηνιαία διακύμανση του δείκτη ευρωστίας μπορεί να δώσει χρήσιμες πληροφορίες για έναν οργανισμό που σχετίζονται με την ενέργεια, την αναπαραγωγή, τη διατροφή και τις περιβαλλοντικές συνθήκες που επηρεάζουν έναν πληθυσμό (Tsikliras et al. 2005α).



Εικόνα 7.4. Μηνιαία διακύμανση του δείκτη ευρωστίας Fulton για τα αρσενικά (Α) και θηλυκά (Β) άτομα φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsikliras et al. 2005α).

Παρόλο που στη βιβλιογραφία υπάρχει μεγάλη διαφοροποίηση απόψεων σχετικά με το ποιος από τους παραπάνω δείκτες είναι ο καλύτερος (Cone 1989, Bolger & Connolly 1989), δεν υπάρχει αμφιβολία ότι οι συντελεστές της εξίσωσης μήκους-βάρους παίζουν καθοριστικό ρόλο τόσο στην εκτίμηση του βάρους για ένα συγκεκριμένο μήκος, όσο και στην εκτίμηση της ευρωστίας. Αυτό έχει οδηγήσει πολλούς ερευνητές στη χρήση των συντελεστών της σχέσης μήκους-βάρους για την εκτίμηση της ευρωστίας των ψαριών (π.χ. Treasurer 1976, Nyhlomen & Hopkins 1988, Cone 1989). Ο δείκτης Fulton είναι περισσότερο διαδεδομένος, γιατί είναι ανεξάρτητος της σχέσης μήκους-βάρους. Αντίθετα, οι δείκτες που χρησιμοποιούν το συντελεστή b μπορεί να εμπεριέχουν σημαντικό λάθος που προέρχεται από τον υπολογισμό του από τη σχέση μήκους-βάρους η οποία με τη σειρά της είναι ευαίσθητη σε δειγματοληπτικό σφάλμα (Ricker 1975). Έτσι, Ο συντελεστής b εξαρτάται από όλους τους παράγοντες που επηρεάζουν τη σχέση μήκους-βάρους και τυχόν σφάλματα στη δειγματοληψία ως προς το εύρος μηκών που συλλαμβάνονται (π.χ. πολλά μεγάλα ή πολλά μικρά άτομα) μπορεί να δώσει αλλόκοτα αποτελέσματα που δεν έχουν βιολογική εξήγηση.

Αρχικά είχε προτιμηθεί η χρήση του καθαρού αντί του ολικού βάρους για τον υπολογισμό του δείκτη ευρωστίας, επειδή το βάρος των γονάδων και των εσωτερικών οργάνων μπορεί να μεταβάλλει την τιμή και να επηρεάσει τη δυναμική του. Από την άλλη, όμως, αφαιρώντας το εσωτερικά όργανα και τις γονάδες, αφαιρείται και το λίπος που είναι άρρηκτα συνδεδεμένο με τον δείκτη ευρωστίας και απαραίτητο για τον υπολογισμό του (Nikolskii 1963). Έτσι, για τον υπολογισμό της ευρωστίας συνήθως χρησιμοποιείται τόσο το ολικό όσο και το καθαρό βάρος των ατόμων ενός πληθυσμού. Η φυσική κατάσταση των ατόμων ενός πληθυσμού εξαρτάται από τη διατροφή, την ωρίμαση των γονάδων, το φύλο, την ηλικία, την εποχή, τον μεταβολισμό, τις ασθένειες και τον παρασιτισμό (Le Cren 1951) και μερικές φορές από όλους τους παράγοντες που επηρεάζουν τη σχέση μήκους-βάρους (Tesch 1971). Εκτός από τους δείκτες ευρωστίας, για την εκτίμηση της φυσικής κατάστασης των οργανισμών έχουν χρησιμοποιηθεί ο ηπατοσωματικός δείκτης και ο δείκτης

μεσεντερικού λίπους (Bolger & Connolly 1989), αλλά και οι επιμέρους δείκτες λίπους και πρωτεΐνης, που είναι ανεξάρτητοι από το μέγεθος του οργανισμού (Iles 1984).

Σήμερα, με την ανάπτυξη των ηλεκτρονικών υπολογιστών, υπάρχει μία τάση εγκατάλειψης των παραδοσιακών δεικτών ευρωστίας και η πλέον πρόσφορη μέθοδος για την σύγκριση της ευρωστίας δύο πληθυσμών θεωρείται η σύγκριση των σχέσεων μήκους - βάρους (Vila Gispert & Moreno-Amich 2001). Ωστόσο, η ευρωστία παραμένει μια από τις σημαντικότερες βιολογικές παραμέτρους (Lloret et al. 2014), που μπορεί να έχει ευρεία χρήση στην αλιευτική βιολογία και διαχείριση των αποθεμάτων (Tsikliras & Stergiou 2014γ).

7.3. Τι είναι αύξηση

Ως **αύξηση** (growth) ορίζεται η μεταβολή στο σωματικό μήκος (ή το βάρος) ενός ψαριού στη διάρκεια της ζωής του. Η μελέτη της αύξησης σε μήκος (ή βάρος) στηρίζεται στον προσδιορισμό της σχέσης που υπάρχει ανάμεσα στο μήκος (και το βάρος) του σώματος ενός ψαριού και την ηλικία του. Τα ψάρια διαφέρουν από άλλα ζώα, όπως για παράδειγμα από τα θηλαστικά και τα πουλιά, που αποκτούν το ενήλικο μέγεθός τους σχετικά νωρίς στη διάρκεια της ζωής τους και παραμένουν στο μέγεθος αυτό. Αντίθετα, τα ψάρια, ως ποικιλόθερμοι οργανισμοί, αυξάνουν καθόλη τη διάρκεια της ζωής τους, με ρυθμό που μειώνεται δραστικά με την ηλικία (Wootton 1990). Η εκτίμηση και η πρόβλεψη του ρυθμού και των παραμέτρων της αύξησης είναι πολύ σημαντική για τη διαχείριση των ιχθυοαποθεμάτων και των μονάδων υδατοεκτροφών.

Η αύξηση αναφέρεται σε ένα συγκεκριμένο χρονικό διάστημα, για παράδειγμα το χρονικό διάστημα που ορίζεται ανάμεσα στις χρονικές στιγμές t_1 και t_2 , δηλαδή υποδηλώνει ρυθμό. Ο **απόλυτος ρυθμός αύξησης** (absolute growth rate) σε βάρος (dW) ανάμεσα σε αυτές τις δυο χρονικές στιγμές ορίζεται ως (Wootton 1990):

$$dW = \frac{(W_2 - W_1)}{(t_2 - t_1)} \quad 7.7$$

όπου W_1 και W_2 είναι το βάρος τις χρονικές στιγμές t_1 και t_2 αντίστοιχα.

Το μειονέκτημα του απόλυτου ρυθμού αύξησης είναι ότι εξαρτάται από το μέγεθος του ψαριού (Wootton 1990). Για παράδειγμα, ένα ψάρι που αυξάνει από 1000 σε 1001 g σε χρονικό διάστημα μιας εβδομάδας έχει τον ίδιο απόλυτο ρυθμό αύξησης με ένα ψάρι που αυξάνει από 1 σε 2 g σε μια εβδομάδα, παρόλο που το δεύτερο ψάρι έχει διπλασιάσει το βάρος του την περίοδο αυτή, ενώ το πρώτο έχει αυξήσει το βάρος του μόνο κατά 1/1000. Αντίθετα, ο **ειδικός ρυθμός αύξησης** (specific growth rate) σε βάρος (g_w) δεν εξαρτάται από το μέγεθος του ψαριού και ορίζεται ως (Wootton 1990):

$$g_w = \frac{(\ln W_2 - \ln W_1)}{(t_2 - t_1)} \quad 7.8$$

όπου W_1 και W_2 είναι το βάρος τις χρονικές στιγμές t_1 και t_2 αντίστοιχα. Πολλές φορές εκφράζεται και ως ποσοστό επί τοις εκατό (Wootton 1990):

$$G_w = 100 \times g_w \quad 7.9$$

Το βάρος τη χρονική στιγμή t_2 μπορεί να υπολογιστεί από την εξίσωση (Wootton 1990):

$$W_2 = W_1 \times e^{[g_w \times (t_2 - t_1)]} \quad 7.10$$

Αντίστοιχα, ο **ειδικός ρυθμός αύξησης** σε μήκος ορίζεται ως (Wootton 1990):

$$g_L = \frac{(\ln L_2 - \ln L_1)}{(t_2 - t_1)} \quad 7.11$$

όπου L_1 και L_2 είναι το μήκος τις χρονικές στιγμές t_1 και t_2 αντίστοιχα και επίσης εκφράζεται και ως ποσοστό επί τοις εκατό:

$$G_L = 100 \times g_L \quad 7.12$$

Το μήκος τη χρονική στιγμή t_2 μπορεί να υπολογιστεί από την εξίσωση (Wootton 1990):

$$L_2 = L_1 \times e^{[g_L \times (t_2 - t_1)]} \quad 7.13$$

7.4. Μοντέλα αύξησης

Για την περιγραφή της σωματικής αύξησης των ψαριών χρησιμοποιούνται δυο βασικές κατηγορίες μοντέλων: (α) αυτά που στηρίζονται στο ενεργειακό ισοζύγιο των ψαριών και είναι γνωστά ως μοντέλα ενεργειακών ισοζυγίων και (β) αυτά που στηρίζονται στο μέγεθος σώματος και τη σχέση του με την ηλικία ενός ψαριού (Wootton 1990).

7.4.1 Μοντέλα ενεργειακών ισοζυγίων

Τα μοντέλα ενεργειακών ισοζυγίων στηρίζονται στο ενεργειακό ισοζύγιο των ψαριών, σύμφωνα με το οποίο η ενέργεια που προσλαμβάνει ένα ψάρι από την τροφή του επιμερίζεται σε συγκεκριμένες σωματικές διεργασίες ή αποβάλλεται (Wootton 1990):

$$C = F + U + R + P_S + P_R \quad 7.14$$

Όπου C είναι η ενέργεια που προσλαμβάνει ένα ψάρι από την τροφή, F και U είναι η ενέργεια που αποβάλλεται με τα περιττώματα και τις εκκρίσεις αντίστοιχα, R είναι η ενέργεια που απαιτείται για το μεταβολισμό, P_S είναι η ενέργεια που απαιτείται για τη σωματική αύξηση και P_R είναι η ενέργεια που απαιτείται για τη γαμετογένεση (Wootton 1990).

Από την εξίσωση 7.14, και αγνοώντας προσωρινά τον όρο P_R , προκύπτει ότι:

$$P_S = C - F - U - R \quad 7.15$$

Όλες οι παράμετροι του δεξιού σκέλους της εξίσωσης 7.15 μπορούν να εκφραστούν ως συνάρτηση του σωματικού βάρους (W_t), της θερμοκρασίας και άλλων παραγόντων. Έτσι, οι αριθμητικές τιμές των C, F, U και R είναι υπολογίσιμες, και η αύξηση σε βάρος ανάμεσα σε δύο χρονικά διαστήματα t_1 και t_2 μπορεί να υπολογιστεί από τη σχέση:

$$W_{t_2} - W_{t_1} = P_S \times E \quad 7.16$$

Όπου E είναι μια παράμετρος που χρειάζεται για τη μετατροπή της αύξησης σε ενέργεια (P_S) σε αύξηση κατά βάρος (Wootton 1990). Ο χρόνος t αντιστοιχεί συνήθως σε χρονικό διάστημα μιας μέρας και έτσι τα μοντέλα αυτά παρέχουν εκτίμηση της ημερήσιας αύξησης σε βάρος.

Ο υπολογισμός της ποσότητας της τροφής που προσλαμβάνει ένα ψάρι στο φυσικό περιβάλλον είναι πολύ δύσκολος. Αυτό έχει ως αποτέλεσμα τα μοντέλα αυτά να χρησιμοποιούνται κυρίως για την εκτίμηση αυτής ακριβώς της παραμέτρου, παρά για την εκτίμηση του ρυθμού αύξησης. Η ανάπτυξη των μοντέλων των ενεργειακών ισοζυγίων απαιτεί την καλύτερη κατανόηση των σχέσεων ανάμεσα στο μέγεθος του σώματος, τις περιβαλλοντικές συνθήκες, το ρυθμό κατανάλωσης τροφής, τις εκκρίσεις και το μεταβολισμό. Τα μοντέλα αυτά εξαρτώνται σε μεγάλο βαθμό από εμπειρικές σχέσεις ανάμεσα στους παραπάνω παράγοντες.

7.4.2. Μοντέλα που στηρίζονται στο μέγεθος σώματος

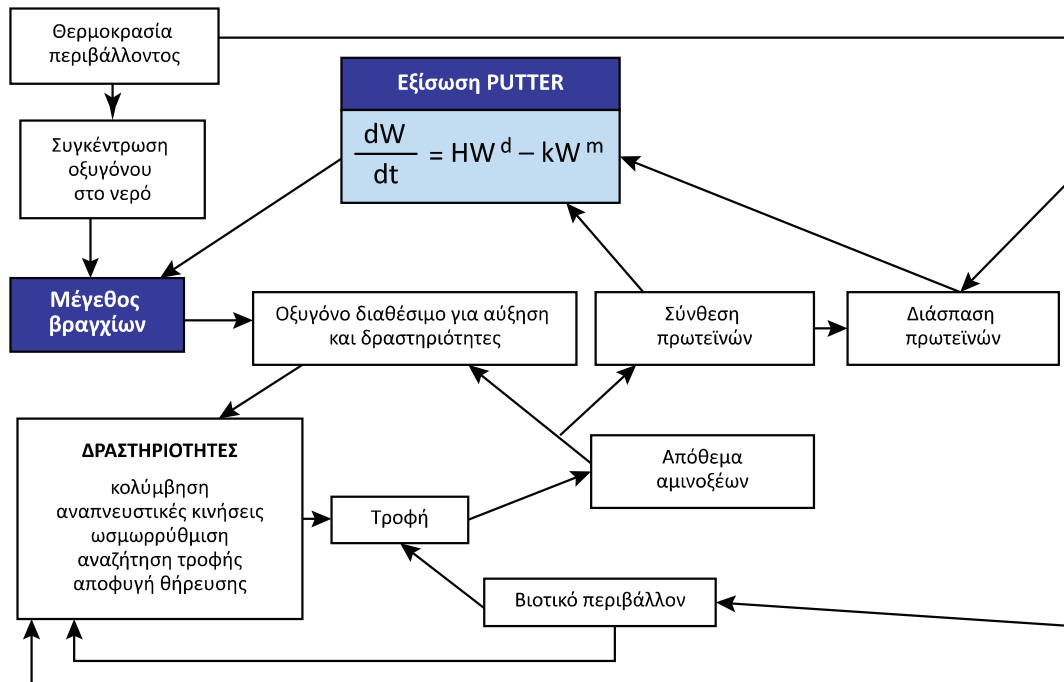
Εξίσωση von Bertalanffy για αύξηση σε μήκος και παράμετροι αύξησης

Διάφορες εξισώσεις έχουν χρησιμοποιηθεί κατά καιρούς για την περιγραφή της σχέσης ανάμεσα στο μήκος (ή βάρος) του σώματος και την ηλικία των ψαριών, από τις οποίες η εξίσωση von Bertalanffy (von Bertalanffy 1934, 1938, 1957), που από εδώ και πέρα θα συμβολίζεται ως VBGF, περιγράφει ικανοποιητικά την αύξηση σε πάρα πολλά είδη ψαριών, δίθυρων, καρκινοειδών και κεφαλοπόδων (Jones 1976, Cushing 1981, Pauly & Munro 1984). Η εξίσωση VBGF πρωτοχρησιμοποιήθηκε στην αλιευτική επιστήμη από τους Beverton & Holt (1957) και από τότε, μολονότι έχει επικριθεί (Roff 1992), έχει ευρύτατη χρήση. Η εξίσωση VBGF στηρίζεται στις αρχές των ενεργειακών ισοζυγίων.

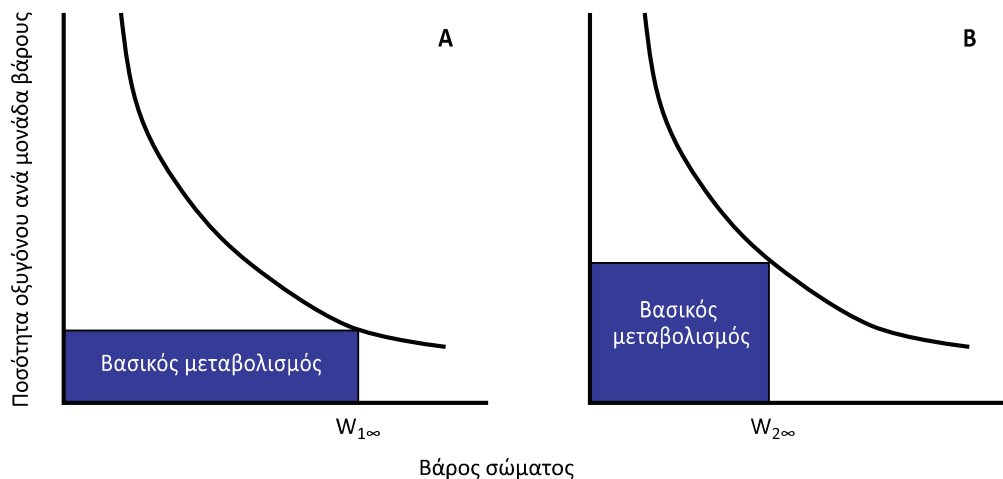
Ο Pauly (1984a) και οι Longhurst & Pauly (1987) έχουν παρουσιάσει ένα απλό μοντέλο σωματικής αύξησης (Εικόνα 7.5), το οποίο μπορεί να εφαρμοστεί σε όλα τα είδη ψαριών και από το οποίο προκύπτει η VBGF. Το μοντέλο αυτό στηρίζεται στις παρακάτω βασικές αρχές:

- Τα ψάρια είναι αερόβιοι, ετερότροφοι οργανισμοί που χρησιμοποιούν το οξυγόνο για την εκπλήρωση των ενεργειακών απαιτήσεων διάφορων δραστηριοτήτων και για αύξηση.
- Το οξυγόνο αποθηκεύεται στα ψάρια σε πολύ μικρές ποσότητες.

- Το οξυγόνο εισέρχεται στο σώμα των ψαριών από τα βράγχια ή από τα βράγχια και την επιφάνεια του σώματος. Και οι δυο αυτές επιφάνειες αυξάνουν γεωμετρικά με ρυθμό χαμηλότερο από αυτόν της αύξησης του όγκου (και βάρους) του σώματος και, συνεπώς, από το ρυθμό αύξησης των απαιτήσεων σε οξυγόνο.
- Μετά τη γεννητική ωρίμαση ένα μέρος της διαθέσιμης ενέργειας επιμερίζεται στην αναπαραγωγή περιορίζοντας εκόμη περισσότερο την αύξηση του οργανισμού.



Εικόνα 7.5. Γραφική αναπαράσταση ενός μοντέλου αύξησης για τα ψάρια με έμφαση στον περιοριστικό ρόλο της διαθεσιμότητας του οξυγόνου για σύνθεση πρωτεϊνών. Η εξίσωση του Putter (1920) αναλύεται στο κείμενο.



Εικόνα 7.6. Σχέση ανάμεσα στη διαθέσιμη ποσότητα οξυγόνου ανά μονάδα σωματικού βάρους (δηλαδή επιφάνεια βραγχίων ανά μονάδα βάρους σώματος) και στο βάρος σώματος στα ψάρια. Στην Α περίπτωση η αύξηση σε βάρος σταματά (ασυμπτωτικό θάρος $W_{1\infty}$) όταν η διαθέσιμη ποσότητα οξυγόνου είναι ίση με αυτήν που απαιτείται για το βασικό μεταβολισμό. Στη Β περίπτωση φαίνεται ότι κάθε παράγοντας που αυξάνει το βασικό μεταβολισμό οδηγεί σε μείωση του βάρους εκείνου, για το οποίο η διαθέσιμη ποσότητα οξυγόνου αποτελεί περιοριστικό παράγοντα για την αύξηση, και έτσι οδηγεί σε μείωση του $W_{\infty 2}$.

Από τις παραπάνω βασικές αρχές προκύπτει ότι παράγοντες που οδηγούν σε αύξηση του βασικού μεταβολισμού, όπως για παράδειγμα η αύξηση της θερμοκρασίας και η καταπόνηση, προκαλούν μείωση της ποσότητας του οξυγόνου ανά μονάδα βάρους που είναι διαθέσιμη για αύξηση (Εικόνα 7.6). Αυτοί οι παράγοντες οδηγούν τελικά, μέσα στο πλαίσιο των ανατομικών περιορισμών κάθε είδους, στη μείωση του μέγιστου μεγέθους που μπορούν να αποκτήσουν τα γηραιότερα άτομα ενός πληθυσμού (Εικόνα 7.6).

Η VBGF προκύπτει από τη γενική σχέση που συνδέει την ποσότητα του οξυγόνου που είναι διαθέσιμη για

αύξηση με την ποσότητα του οξυγόνου που προσλαμβάνεται από τα βράγχια και από άλλες σωματικές επιφάνειες και την ποσότητα του οξυγόνου που απαιτείται για τη διατήρηση του οργανισμού και για διάφορες άλλες βιολογικές δραστηριότητες (Pauly 1984a, Longhurst & Pauly 1987):

| | | | | |
|------------------------------------|---|--|---|---|
| οξυγόνο διαθέσιμο για αύξηση | = | οξυγόνο που προσλαμβάνεται από τα βράγχια και άλλες σωματικές επιφάνειες | - | οξυγόνο που απαιτείται για διατήρηση και άλλες δραστηριότητες |
|------------------------------------|---|--|---|---|

7.17

Η εξίσωση 7.17 οδηγεί στη γνωστή εξίσωση του Putter (1920):

$$\frac{dW}{dt} = HW^d - kW^m$$

7.18

όπου dW/dt είναι ο ρυθμός αύξησης σε βάρος, H είναι ο ρυθμός σύνθεσης σωματικού υλικού, W είναι το βάρος του σώματος, k είναι μια σταθερά που σχετίζεται με τις απαιτήσεις σε οξυγόνο, και d και m είναι οι εκθέτες του βάρους για τις αναβολικές και καταβολικές διεργασίες αντίστοιχα (von Bertalanffy 1938, Beverton & Holt 1957, Taylor 1958, 1962). Ο όρος HW^d αντιπροσωπεύει τις αναβολικές διεργασίες, ενώ ο όρος kW^m τις καταβολικές διεργασίες. Στην περίπτωση που το $HW^d > kW^m$, τότε υπάρχει ενεργειακό πλεόνασμα που είναι διαθέσιμο για σωματική αύξηση.

Ο von Bertalanffy (1957) υποστήριξε ότι όταν η ποσότητα της διαθέσιμης τροφής δεν είναι περιοριστική, ο ρυθμός αναβολισμού είναι απευθείας ανάλογος της επιφάνειας του σώματος (S) διαμέσου της οποίας γίνεται η πρόσληψη του οξυγόνου και ότι η σχέση ανάμεσα στην επιφάνεια S και το βάρος W είναι εκθετική με τιμή εκθέτη ίση με $2/3$ (Longhurst & Pauly 1987):

$$S = W^{2/3}$$

7.19

Αντίθετα, ο ρυθμός καταβολισμού είναι απευθείας ανάλογος του σωματικού βάρους W (δηλαδή ο εκθέτης m στην εξίσωση 7.18 είναι ίσος με 1). Με βάση τα παραπάνω, η εξίσωση 7.19 παίρνει τη μορφή:

$$\frac{dW}{dt} = HW^{2/3} - kW$$

7.20

Από την εξίσωση 7.20 και θεωρώντας ότι το βάρος σώματος W σχετίζεται με το μήκος L σύμφωνα με την εξίσωση $W = aL^3$ (εξίσωση 7.1), προκύπτει η εξίσωση (Longhurst & Pauly 1987):

$$\frac{dL}{dt} = \left[\frac{(Ha^{1/3})}{3} \right] - \left[\frac{(kL)}{3} \right] = E - KL$$

7.21

όπου $E = \left[\frac{(Ha^{-1/3})}{3} \right]$ και $K = \frac{k}{3}$

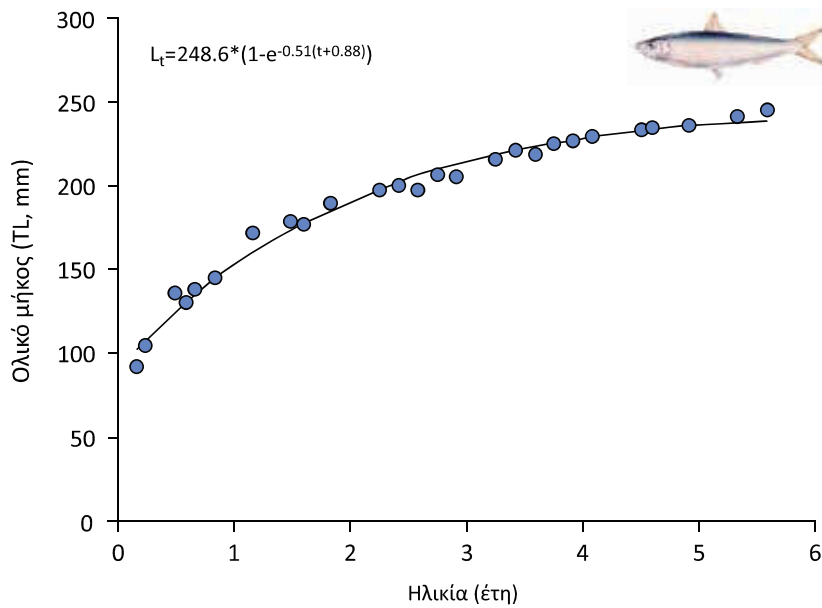
Από την εξίσωση 7.21, και θεωρώντας ότι $L_\infty = \frac{E}{K}$, προκύπτει η VBGF:

$$L_t = L_\infty \times (1 - e^{-K \times (t - t_0)})$$

7.22

όπου L_t είναι το μήκος σώματος τη χρονική στιγμή t , L_∞ είναι το ασυμπτωτικό μήκος σώματος, δηλαδή το μήκος που θα αποκτούσε ένα ψάρι αν ζούσε απεριόριστα και η αύξησή του ήταν σύμφωνη με την VBGF, η παράμετρος K (σε μονάδες έτη⁻¹) είναι ο μέσος ρυθμός με τον οποίο το ψάρι πλησιάζει το L_∞ του πληθυσμού από το μήκος «γέννησης» (συχνά ερμηνεύεται εσφαλμένα ως ρυθμός αύξησης), t είναι η ηλικία σε έτη και t_0 είναι η υποθετική ηλικία στην οποία το ψάρι έχει μηδενικό μήκος (συνήθως είναι ένας μικρός αρνητικός ή θετικός αριθμός, ο οποίος για να θεωρηθεί αξιόπιστος πρέπει να κυμαίνεται από -1,5 έως 1,5). Βιολογικά το t_0 δεν έχει νόημα, γιατί η αύξηση αρχίζει αμέσως μετά την εκκόλαψη των αβγών, οπότε η ιχθυονύμφη έχει ήδη ένα μήκος που είναι γνωστό ως L_0 . Το μήκος αυτό αντιστοιχεί στην ηλικία 0 και ισούται με $L_0 = L_\infty$

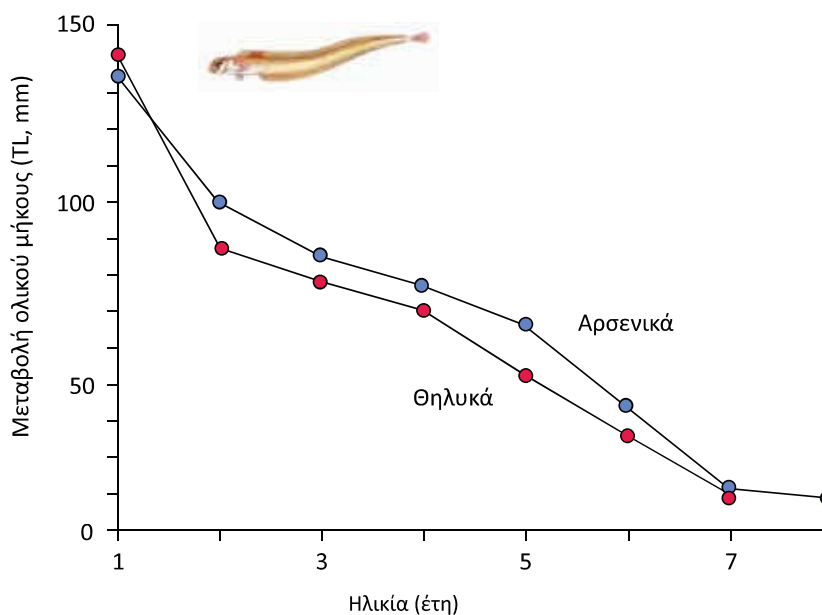
$(1 - e^{-K(t-t_0)})$. Όμως το L_0 δεν αποτελεί καλή εκτίμηση του μήκους τη στιγμή της γέννησης, γιατί οι ιχθυονύμφες δεν αυξάνουν πάντα σύμφωνα με τη VBGF.



Εικόνα 7.7. Εφαρμογή της καμπύλης αύξησης στα μέσα μήκη ανά ηλικία (κύκλοι) της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsikliras et al. 2005α).

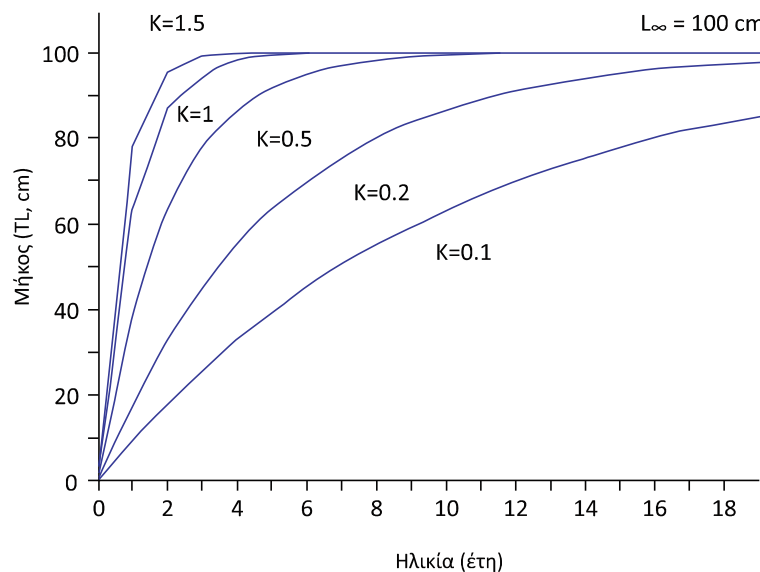
Σύμφωνα με την εξίσωση VBGF, το μήκος σώματος των ψαριών και των περισσότερων οργανισμών που συνεχίζουν να μεγαλώνουν σε μέγεθος και μετά την γεννητική τους ωρίμαση αυξάνει με την ηλικία και τείνει να αποκτήσει ασυμπτωτικά μια μέγιστη τιμή. Εξαιρεση ίσως αποτελούν τα αρχικά στάδια της ζωής τους, γιατί, όπως αναφέρθηκε παραπάνω, οι ιχθυονύμφες δεν αυξάνουν πάντα σύμφωνα με την εξίσωση αυτή (von Bertalanffy 1938, Beverton & Holt 1957, Sparre et al. 1989).

Έτσι, το γράφημα του μήκους σώματος ενός ψαριού σε σχέση με την ηλικία του σχηματίζει καμπύλη, η κλίση της οποίας πλησιάζει ασυμπτωτικά μια ευθεία παράλληλη με τον άξονα της ηλικίας (Εικόνα 7.7). Αυτό σημαίνει ότι η σωματική αύξηση σε μήκος δεν σταματά ποτέ, αλλά τείνει πάντα προς το ασυμπτωτικό μήκος. Ο ρυθμός αύξησης σε κάθε ηλικία μπορεί να εκτιμηθεί από την κλίση της καμπύλης αύξησης στην ηλικία αυτή και είναι υψηλότερος στις μικρές ηλικίες, ενώ μειώνεται προοδευτικά με την αύξηση της ηλικίας (Εικόνα 7.8).



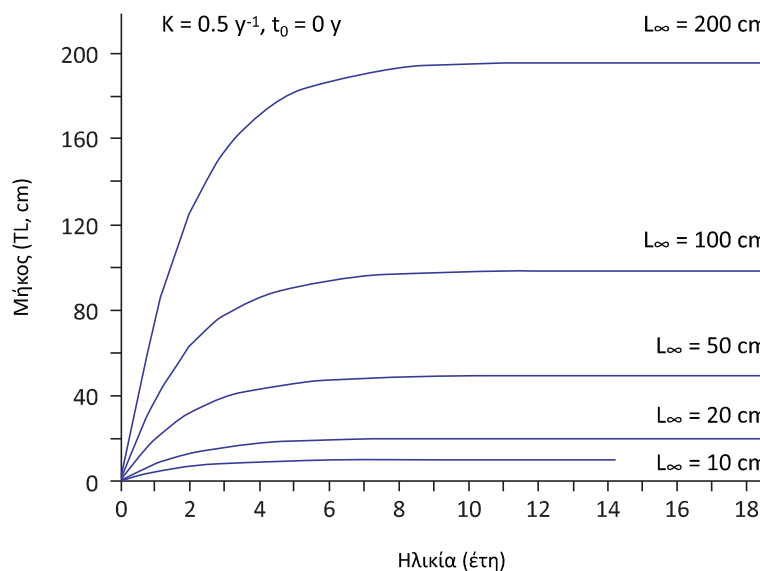
Εικόνα 7.8. Αύξηση σε μήκος ανά ηλικία της κορδέλας *Cerpolia macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Στην εικόνα 7.9 παρουσιάζονται πέντε υποθετικές καμπύλες αύξησης με διαφορετικές τιμές της παραμέτρου K , αλλά με τις ίδιες τιμές των παραμέτρων L_{∞} και t_0 ($L_{\infty}=100$ cm και $t_0=0$ έτη). Είναι φανερό ότι όσο μεγαλύτερη είναι η τιμή του K , τόσο πιο γρήγορα ένα είδος πλησιάζει το L_{∞} . Για παράδειγμα, το υποθετικό είδος που χαρακτηρίζεται από $K=1,5$ έτη⁻¹ αποκτά μήκος πολύ κοντά στο L_{∞} σε 2 περίπου χρόνια, ενώ το υποθετικό είδος που χαρακτηρίζεται από $K=0,2$ έτη⁻¹ πλησιάζει το L_{∞} σε 20 χρόνια περίπου.



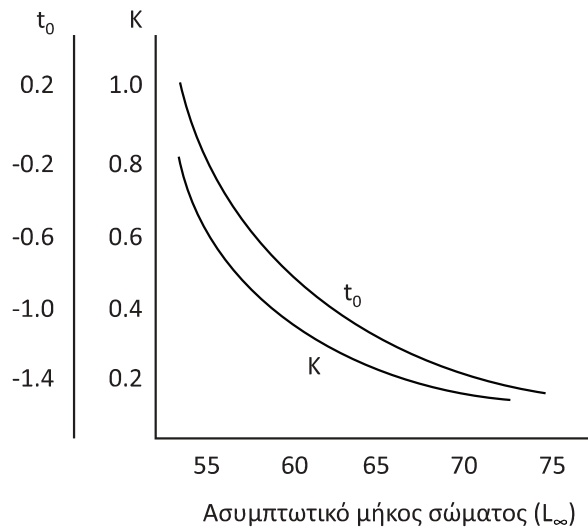
Εικόνα 7.9. Επίδραση του K στην καμπύλη αύξησης VBGF.

Στην εικόνα 7.10 παρουσιάζονται πέντε καμπύλες αύξησης οι οποίες χαρακτηρίζονται από τις ίδιες τιμές των παραμέτρων K και t_0 ($K=0,5$ έτη⁻¹ και $t_0=0$ έτη), αλλά διαφέρουν στις τιμές του L_{∞} . Από την εικόνα αυτή είναι εμφανές ότι η παράμετρος K δεν δηλώνει τον ετήσιο ρυθμό αύξησης των υποθετικών ειδών αλλά ότι όλα τα υποθετικά είδη αποκτούν το L_{∞} με τον ίδιο ρυθμό (περίπου σε 5-6 έτη). Όμως, η ετήσια αύξηση σε μήκος είναι μεγαλύτερη όσο μεγαλύτερο είναι το μέγεθος του υποθετικού είδους.



Εικόνα 7.10. Επίδραση του L_{∞} στην VBGF καμπύλη αύξησης.

Τέλος, στην εικόνα 7.11 παρουσιάζεται η σχέση που συνδέει τις τιμές των K και t_0 με τις τιμές του L_{∞} για όλες τις δυνατές καμπύλες αύξησης που εκπληρώνουν τις συνθήκες $L_1=25,5$ cm και $L_5 = 50,8$ cm. Από την εικόνα αυτή είναι εμφανές ότι οι τιμές του K και του t_0 μειώνονται εκθετικά με το L_{∞} , γεγονός που δείχνει ότι οι εκτιμήσεις του K και του t_0 εξαρτώνται από την εκτίμηση του L_{∞} , η οποία με τη σειρά της εξαρτάται από το αν αντιπροσωπεύονται τα μεγάλα σε μέγεθος και ηλικία άτομα στο δείγμα που χρησιμοποιήθηκε για τη μελέτη της αύξησης. Έτσι, οι εκτιμήσεις των παραμέτρων αύξησης αντανακλούν τη βιολογία του ψαριού, μόνο όταν το δείγμα είναι αντιπροσωπευτικό (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 7.11. Σχέση ανάμεσα στις τιμές των K και t_0 με τις τιμές του L_∞ για όλες τις δυνατές καμπύλες αύξησης που εκπληρώνουν τις συνθήκες $L_1 = 25,5 \text{ cm}$ και $L_5 = 50,8 \text{ cm}$ (από Sparre et al. 1989).

Εξίσωση von Bertalanffy για αύξηση σε βάρος

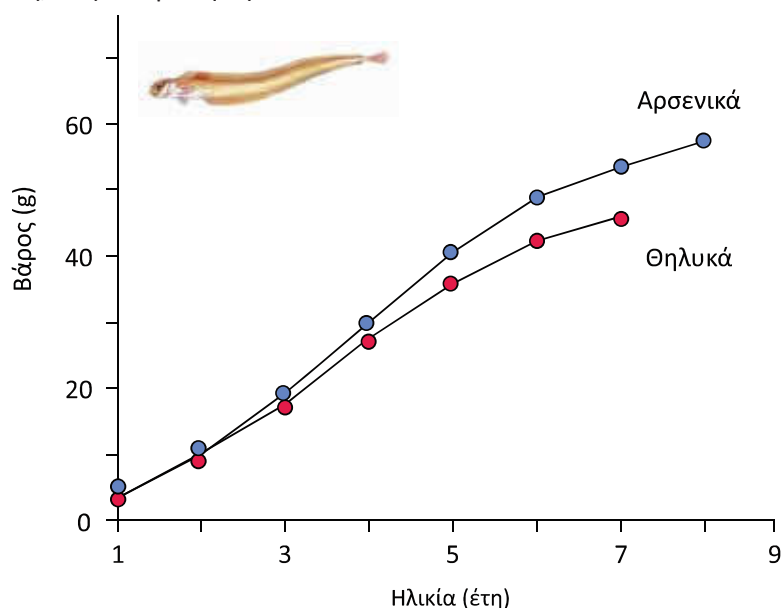
Η αντίστοιχη της εξίσωσης 7.22 εξίσωση αύξησης που συνδέει το βάρος με την ηλικία είναι η (Sparre et al. 1989):

$$W_t = W_\infty \times (1 - e^{-K \times (t - t_0)})^3$$

7.23

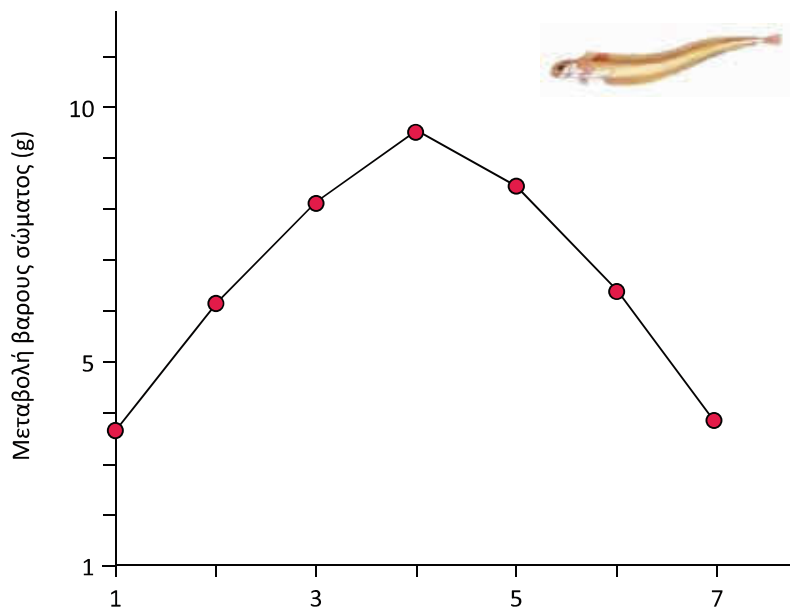
όπου W_t είναι το βάρος σώματος τη χρονική στιγμή t και W_∞ είναι το ασυμπτωτικό βάρος σώματος, δηλαδή το βάρος που θα αποκτούσε ένα ψάρι αν ζούσε απεριόριστα και η αύξησή του ήταν σύμφωνη με τη VBGF. Όλες οι υπόλοιπες παράμετροι ορίζονται όπως στην εξίσωση 7.22.

Το γράφημα του βάρους σώματος ενός ψαριού σε σχέση με την ηλικία του σχηματίζει επίσης καμπύλη, η κλίση της οποίας πλησιάζει ασυμπτωτικά μια ευθεία παράλληλη με τον άξονα της ηλικίας (Εικόνα 7.12). Το γράφημα αυτό, όμως, διαφέρει από το αντίστοιχο γράφημα του μήκους (Εικόνα 7.7), ως προς το ότι υπάρχει ένα σημείο A, στο οποίο παρατηρείται αλλαγή της κλίσης της καμπύλης αύξησης (Εικόνα 7.12). Για όλες τις ηλικίες που είναι μικρότερες από την ηλικία που αντιστοιχεί στο σημείο A -στην περίπτωση του παραδείγματος της εικόνας 7.11 είναι η ηλικία 4 έτη- ο ρυθμός αύξησης σε βάρος, δηλαδή η μεταβολή του βάρους ανάμεσα σε δυο ηλικίες, αυξάνει με την ηλικία.



Εικόνα 7.12. Η καμπύλη της κατά βάρος αύξησης της κορδέλας *Cepola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

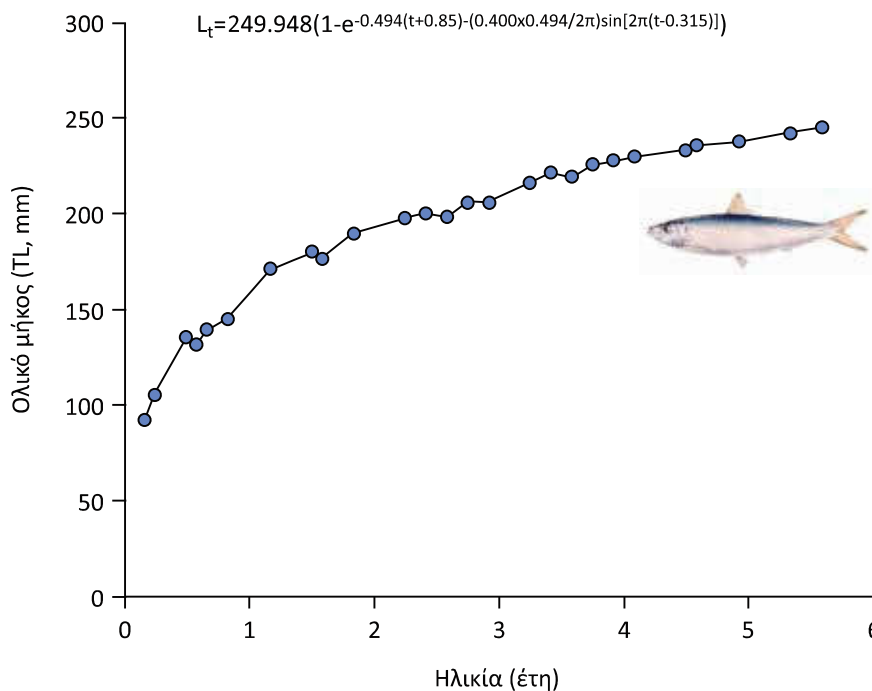
Αντίθετα, μετά την ηλικία που αντιστοιχεί στο σημείο A, ο ρυθμός αύξησης σε βάρος μειώνεται σταδιακά με την ηλικία (Εικόνα 7.13). Μια τέτοια αλλαγή στην κλίση της καμπύλης μήκους-ηλικίας παρατηρείται μόνο στα αρχικά στάδια της ιχθυονομφικής ζωής των ψαριών.



Εικόνα 7.13. Αύξηση του βάρους ανά ηλικία των θηλυκών ατόμων της κορδέλας *Cerola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Εποχική εξίσωση von Bertalanffy

Στα ψάρια η αύξηση δεν είναι ομοιόμορφη καθόλη τη διάρκεια του έτους, αλλά παρουσιάζει εποχικές αυξομειώσεις, με την μεγαλύτερη αύξηση να παρατηρείται την άνοιξη και το καλοκαίρι και τη μικρότερη το φθινόπωρο και τον χειμώνα (Εικόνα 7.14). Αυτό το εποχικό πρότυπο αύξησης ισχύει για τα περισσότερα είδη.



Εικόνα 7.14. Εφαρμογή της εποχικής καμπύλης αύξησης στα μέσα μήκη ανά ηλικία (κύκλοι) της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsikliras et al. 2005α).

Η παρακάτω παραλλαγή της εξίσωσης von Bertalanffy είναι γνωστή ως εποχική εξίσωση von Bertalanffy (Beverton & Holt 1957, Pauly & Gaschutz 1979, Sparre et al. 1989):

$$L_t = L_{\infty} \times \left[1 - e^{(-K \times (t - t_0) - \left(\frac{C \times K}{2 \times \pi}\right) \times \sin(2 \times \pi \times (t - t_s)))} \right]$$

7.24

Η εξίσωση 7.24 είναι η κανονική εξίσωση von Bertalanffy (βλέπε εξίσωση 7.6) με την προσθήκη ενός επιπλέον όρου που δίνεται παρακάτω:

$$- (C \times K / 2\pi) \times \sin(2 \times \pi \times (t - t_s))$$

Ο όρος αυτός αντιπροσωπεύει την εποχική ταλάντωση της αύξησης. Η παράμετρος t_s είναι γνωστή ως θερινό σημείο και καθορίζει την αρχή της ημιτονοειδούς ταλάντωσης της αύξησης σε σχέση με τη χρονική περίοδο $t=0$. Η παράμετρος C είναι γνωστή ως εύρος εποχικότητας και δηλώνει την ένταση της εποχικής ταλάντωσης. Η παράμετρος C λαμβάνει τιμές από 0 (όταν δεν υπάρχει εποχική ταλάντωση) ως 1 (πολύ ισχυρή εποχική ταλάντωση με μια παύση της αύξησης ανά χρόνο), ενώ τιμές μεγαλύτερες από 1 δηλώνουν μια περίοδο χωρίς αύξηση και εμφανίζονται μόνο στα γλυκά νερά των τροπικών περιοχών και στα μεγάλα γεωγραφικά πλάτη. Όταν το C είναι ίσο με 0, τότε η εξίσωση 7.24 αντιστοιχεί στην απλή εξίσωση von Bertalanffy (Pauly 1998a).

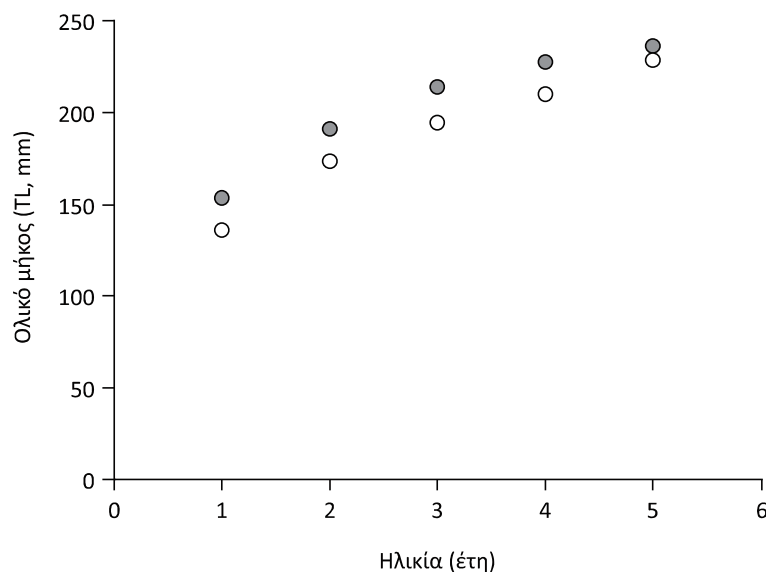
Η παράμετρος t_s σχετίζεται με το χειμερινό σημείο (WP), το οποίο δηλώνει την περίοδο του έτους (εκφρασμένη σε ποσοστό έτους) που χαρακτηρίζεται από χαμηλή αύξηση. Το WP λαμβάνει τιμές από 0 έως 1. Όταν η τιμή του WP βρίσκεται κοντά στο 0 ή στο 1, τότε η αύξηση το χειμώνα είναι μικρότερη, ενώ όταν η τιμή του βρίσκεται κοντά στο 0,5 τότε η αύξηση είναι μικρότερη το καλοκαίρι. Η παράμετρος WP σχετίζεται με το t_s ως εξής:

$$t_s + 0.5 = WP$$

7.25

Στοιχεία που χρησιμοποιούνται για την εφαρμογή της καμπύλης αύξησης

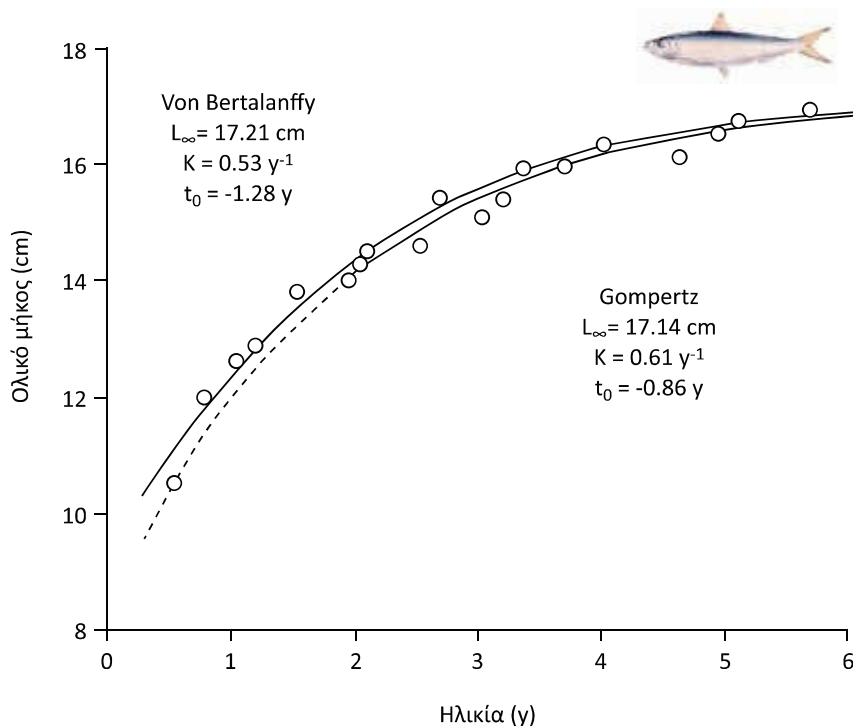
Συνήθως, για την εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης με την εξίσωση αύξησης χρησιμοποιούνται τα παρατηρούμενα μήκη ανά ηλικία. Πολλοί ερευνητές χρησιμοποιούν, όμως, και τα **ανάδρομα μήκη** ανά ηλικία (Κεφάλαιο 6). Η χρήση των σκελετικών δομών (π.χ. ωτόλιθοι, λέπια) για την εκτίμηση της ηλικίας στηρίζεται στην παραδοχή ότι χαρακτηριστικά όπως οι δακτύλιοι σχηματίζονται με μια σταθερή συχνότητα (Francis 1990). Αν η απόσταση ανάμεσα σε δυο διαδοχικούς δακτυλίους σχετίζεται με το ρυθμό αύξησης, τότε είναι δυνατό να εκτιμηθεί αναδρομικά η αύξηση σε μήκος ενός ψαριού (Ricker 1992). Έτσι, το μήκος ενός ψαριού στις μικρότερες ηλικίες μπορεί να εκτιμηθεί από το παρατηρούμενο μήκος του τη στιγμή της αλίευσης και από τις καταγραφές της αύξησης στις σκελετικές δομές του. Το πρώτο βήμα σε αυτή τη διαδικασία είναι ο προσδιορισμός της σχέσης που συνδέει το μήκος σώματος (ολικό, σταθερό, μεσουραίο) με την ακτίνα των σκελετικών δομών που χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό της ηλικίας (Κεφάλαιο 6, Εικόνα 6.6). Και στις δύο περιπτώσεις μπορεί να χρησιμοποιηθούν είτε όλα τα παρατηρούμενα (ή ανάδρομα) μήκη των ατόμων του δείγματος, είτε τα μέσα παρατηρούμενα (ή ανάδρομα) μήκη ανά ηλικία, με σκοπό να αντιπροσωπευτούν ισότιμα όλες οι παρατηρήσεις (Tsikliras et al. 2005α, Εικόνα 7.15).



Εικόνα 7.15. Εκτίμηση παραμέτρων αύξησης από τα μέσα παρατηρούμενα μήκη (γκρι) και τα μέσα ανάδρομα μήκη (άσπρο) ανά ηλικία της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο.

Εξίσωση αύξησης Gompertz

Η πρωτότυπη καμπύλη αύξησης Gompertz (Gompertz 1825) είναι σιγμοειδής (S-shaped, logistic) με πολλές παραλλαγές (Ricker 1975). Ο στιγμιαίος ρυθμός αύξησης στην εξίσωση Gompertz είναι ανάλογος με τη διαφορά μεταξύ των λογαρίθμων του ασυμπτωτικού μήκους και του πραγματικού μήκους (Ricker 1975). Η εξίσωση Gompertz βρίσκει καλύτερη εφαρμογή από την εξίσωση von Bertalanffy, όταν η διαφοροποίηση στο βάρος ή στον όγκο ενός οργανισμού είναι πολύ μεγαλύτερη σε σχέση με αυτήν στο μήκος. Επίσης, μπορεί να απεικονίσει καλύτερα την αύξηση στα αρχικά στάδια ζωής των οργανισμών δίνοντας καλύτερη εκτίμηση για το t_0 (Εικόνα 7.16), καθώς και αυτών που βρίσκονται σε αιχμαλωσία, που συνήθως παρουσιάζουν χαμηλότερο ρυθμό αύξησης εξαιτίας της καταπόνησης που δέχονται όταν αιχμαλωτίζονται.



Εικόνα 7.16. Οι παράμετροι αύξησης που προκύπτουν από την εφαρμογή των εξισώσεων Gompertz (διακεκομμένη γραμμή) και von Bertalanffy (συνεχής γραμμή) στα μέσα μήκη ανά ηλικία (κύκλοι) των θηλυκών ατόμων σαρδέλας *Sardina pilchardus* στο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsikliras & Koutrakis 2013).

Συνήθως χρησιμοποιείται η παρακάτω μορφή της εξίσωσης Gompertz που είναι προσαρμοσμένη για το μήκος αντί για το βάρος (Lee et al. 2008):

$$L_t = L_{\infty} \times (1 - e^{-K \times (t - t_0)})$$

7.26

όπου L_t είναι το μήκος τη χρονική στιγμή t , L_{∞} είναι το ασυμπτωτικό μήκος σώματος, δηλαδή το μήκος που θα αποκτούσε το ζώο αν ζούσε απεριόριστα, K είναι παράμετρος που εκφράζει το ρυθμό με τον οποίο το ζώο πλησιάζει το L_{∞} και μετριέται σε $1/t$, t είναι η ηλικία σε έτη, t_0 η υποθετική ηλικία στην οποία το ζώο έχει μηδενικό μήκος. Οι παράμετροι της εξίσωσης (και η περιγραφή τους) είναι ίδιες με αυτές της εξίσωσης von Bertalanffy (εξίσωση 7.22).

Η εξίσωση Gompertz δίνει ελαφρώς διαφοροποιημένες παραμέτρους αύξησης για τα ίδια αρχικά δεδομένα σε σχέση με την εξίσωση von Bertalanffy (Εικόνα 7.16).

Άλλες εξισώσεις αύξησης

Παρόλο που, όπως αναφέρθηκε, οι εξισώσεις αύξησης von Bertalanffy και Gompertz περιγράφουν ικανοποιητικά την αύξηση σε πολλά είδη ψαριών και άλλων υδρόβιων οργανισμών του νηκτού, πολλοί ερευνητές έχουν εκφράσει αμφιβολίες για τη χρήση τους και έχουν προτείνει τη χρήση άλλων εξισώσεων αύξησης (Wootton 1990).

Για παράδειγμα, οι Parker & Larkin (1959), στηριζόμενοι στην παραδοχή ότι ο ρυθμός μεταβολής του βάρους dW/dt με την ηλικία είναι εκθετική συνάρτηση του βάρους W με εκθέτη x :

$$\frac{dW}{dt} = kW^x \quad 7.27$$

χρησιμοποίησαν την παρακάτω εξίσωση για να περιγράψουν την αύξηση της αμερικάνικης πέστροφας *Oncorhynchus mykiss* και του σολομού της Αλάσκας *Oncorhynchus tshawytscha*:

$$W_t^{(1-x)} = (1-x) \times k \times t + W_0^{(1-x)} \quad 7.28$$

όπου W_0 είναι το βάρος στην ηλικία 0 και W_t είναι το βάρος στην ηλικία t .
Οι Saetersdal & Cadima (1960) χρησιμοποίησαν την εξίσωση Gompertz:

$$W_t = A \times e^{-b \times d} \quad 7.29$$

και

$$d = e^{c \times t} \quad 7.30$$

όπου W_t είναι το βάρος στην ηλικία t , A είναι το ασυμπτωτικό βάρος στο οποίο τείνει η εξίσωση 7.28 όταν το t είναι άπειρο και b , c οι παράμετροι που υπολογίζονται μετά την προσαρμογή της εξίσωσης στα δεδομένα.

Ο Knight (1969) χρησιμοποίησε την παραβολή:

$$L_t = a + b \times t + c \times t^2 \quad 7.31$$

όπου L_t είναι το μήκος στην ηλικία t , για να περιγράψει την αύξηση του Ατλαντικού γάδου *Gadus morhua* στη Βόρεια Θάλασσα.

Τέλος, ο Roff (1980) υποστηρίζει ότι ακόμα και αν παραδεχτούμε ότι τα ψάρια αυξάνουν σύμφωνα με την καμπύλη αύξησης von Bertalanffy, η εξίσωση 7.31 μπορεί να δώσει εκτιμήσεις παρόμοιες με αυτές της von Bertalanffy. Αυτό τον οδήγησε να προτείνει την αντικατάσταση της εξίσωσης von Bertalanffy με όποια άλλη εξίσωση περιγράφει ικανοποιητικά τα δεδομένα μήκους-ηλικίας σε κάθε περίπτωση.

Από τα διάφορα μοντέλα για την εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης που περιγράφησαν παραπάνω, οι εξισώσεις von Bertalanffy και Gompertz χρησιμοποιούνται περισσότερο στην αλιευτική έρευνα (Summerfelt & Hall 1987), η πρώτη για να περιγράψει την αύξηση στα ψάρια και άλλους θαλάσσιους οργανισμούς και η δεύτερη για να περιγράψει την αύξηση στα ιχθυονομφικά και νεαρά στάδια των ψαριών (Summerfelt & Hall 1987).

Γενικά, η εξίσωση αύξησης θεωρείται ένας από τους θεμέλιους λίθους της αλιευτικής βιολογίας και δυναμικής, γιατί αποτελεί τη βάση όλων σχεδόν των αναλυτικών μοντέλων που χρησιμοποιούνται για τη μελέτη της δυναμικής και τη διαχείριση των ιχθυοπληθυσμών. Οι εκτιμήσεις των αριθμητικών τιμών των παραμέτρων K , L_∞ και t_0 χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση άλλων παραμέτρων της δυναμικής ενός πληθυσμού που αφορούν τους ρυθμούς με τους οποίους τα άτομα του πληθυσμού πεθαίνουν (Κεφάλαιο 8) και τις χρονικές μεταβολές της βιομάζας σε σχέση με τον αριθμό ατόμων ενός αποθέματος (Sparre et al. 1989).

7.5. Μέθοδοι εκτίμησης παραμέτρων αύξησης

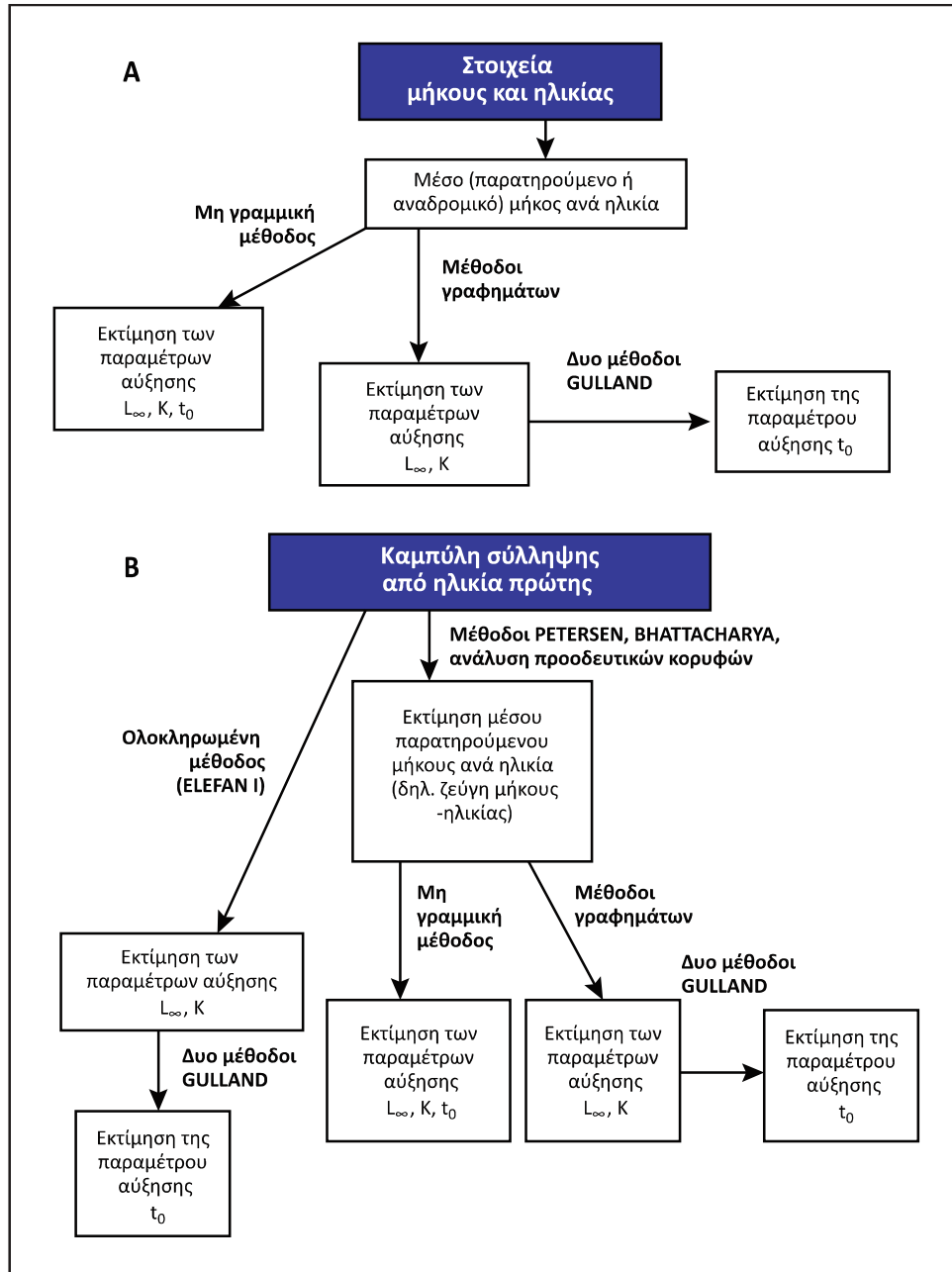
Παρόλο που, όπως αναφέρθηκε, η εξίσωση αύξησης von Bertalanffy (VBGF) περιγράφει ικανοποιητικά την αύξηση για τα ψάρια και πολλά είδη ασπονδύλων, η επίλυσή της παρουσίαζε ιστορικά δυσκολίες εξαιτίας της πολυπλοκότητάς της και της υπολογιστικής ισχύος που απαιτείτο για την επίλυσή της. Η σημασία εξεύρεσης της πιο αξιόπιστης μεθόδου επίλυσής της ήταν, λοιπόν, σημαντική, γιατί μικρές αλλαγές στις αριθμητικές τιμές των παραμέτρων αύξησης επιφέρουν σημαντικές αλλαγές στην εκτίμηση άλλων παραμέτρων της δυναμικής του είδους. Οι δυσκολίες αυτές βέβαια τα τελευταία χρόνια, με την εξέλιξη των υπολογιστών, έχουν πρακτικά εξαφανιστεί.

Γενικά, για την εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης K , L_∞ και t_0 (δηλαδή των αριθμητικών τιμών σε ένα μαθηματικό μοντέλο από το οποίο μπορεί να προβλεφθεί το μήκος ή το βάρος ενός ψαριού όταν αυτό αποκτήσει μια συγκεκριμένη ηλικία) χρησιμοποιούνται οι παρακάτω τρεις βασικές κατηγορίες στοιχείων (Sparre et al. 1989) και οι εμπειρικές εξισώσεις:

- στοιχεία ηλικίας-μήκους, που προέρχονται από την επεξεργασία δειγμάτων που συλλέγονται με αλιευτικά ή ερευνητικά σκάφη (Εικόνα 7.17A),

- αποκλειστικά στοιχεία μήκους, που καταγράφονται από δείγματα που συλλέγονται με αλιευτικά ή ερευνητικά σκάφη (Εικόνα 7.17B) και
- στοιχεία από πειράματα σήμανσης, δηλαδή καταγραφή του μήκους ενός ατόμου σε δύο χρονικές στιγμές: τη στιγμή της σύλληψης και τη στιγμή της επανασύλληψης.

Παρόλο που τα στοιχεία από πειράματα σήμανσης θεωρούνται πιο αξιόπιστα και μεγαλύτερης ακρίβειας, η συλλογή των στοιχείων αυτών είναι δύσκολη, πολυδάπανη και απαιτεί ειδικό ερευνητικό σχεδιασμό. Στη συνέχεια θα ασχοληθούμε με τις δυο πρώτες περιπτώσεις στοιχείων.



Εικόνα 7.17. Μοντέλα που χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση των αριθμητικών παραμέτρων αύξησης από στοιχεία μήκους και ηλικίας (A) και αποκλειστικά μήκους (B) (με βάση τους Sparre et al. 1989).

7.5.1. Στοιχεία ηλικίας-μήκους

Απαραίτητη προϋπόθεση για τη μελέτη της αύξησης ενός είδους από στοιχεία ηλικίας-μήκους είναι ο προσδιορισμός της ηλικίας ενός αντιπροσωπευτικού δείγματος ατόμων του είδους αυτού από τις σκληρές σκελετικές δομές του που εμφανίζουν εποχικούς δακτυλίους, πολλές φορές ορατούς και με γυμνό μάτι, καθώς και η εκτίμηση των μέσων παρατηρούμενων ή αναδρομικών μηκών για κάθε ηλικία όλων των ατόμων του δείγματος (Κεφάλαιο 6).

Έτσι, όταν υπάρχουν διαθέσιμα ζεύγη τιμών ηλικίας και μέσου παρατηρούμενου ή ανάδρομου μήκους σώματος, για παράδειγμα:

t, L_t (π.χ. ηλικία 1 έτος - μέσο μήκος L_1 όλων των ατόμων του δείγματος με ηλικία 1),

$t+dt, L_{t+dt}$ (π.χ. ηλικία 2 έτη - μέσο μήκος L_2 όλων των ατόμων του δείγματος με ηλικία 2),

$t+2dt, L_{t+2dt}$ (π.χ. ηλικία 3 έτη - μέσο μήκος L_3 όλων των ατόμων του δείγματος με ηλικία 3),

$t+ndt, L_{t+ndt}$ (π.χ. ηλικία n έτη - μέσο μήκος L_n όλων των ατόμων του δείγματος με ηλικία n),

τότε οι παράμετροι αύξησης υπολογίζονται από την εξίσωση αύξησης με τη χρήση: (α) γραφημάτων που στηρίζονται σε γραμμικές εξισώσεις, και (β) της μη-γραμμικής παλινδρόμησης (Εικόνα 7.17).

Μέθοδοι γραφημάτων

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, πριν την ευρεία χρήση των υπολογιστών η εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης γινόταν με τα γραφήματα των Von Bertalanffy (von Bertalanffy 1934), Ford-Walford (Ford 1933, Walford 1946) και Gulland-Holt (Gulland & Holt 1959). Σήμερα οι μέθοδοι των γραφημάτων είναι χρήσιμες μόνο όταν γίνονται μετρήσεις σε ένα άτομο με χρονικό διάστημα όπως στα πειράματα σύλληψης επανασύλληψης. Στις περισσότερες περιπτώσεις και όταν υπάρχουν στοιχεία από πολλά άτομα και μικρό διάστημα μεταξύ των διαδοχικών δειγματοληψιών, η χρήση του μέσου όρου που οι μέθοδοι αυτές προϋποθέτουν καταστρέφει σημαντικές πληροφορίες για την εποχικότητα της αύξησης (Quinn & Deriso 1999).

Γράφημα Von Bertalanffy

Η πρώτη μέθοδος επίλυσης της VBGF παρουσιάστηκε από τον von Bertalanffy (1934). Σύμφωνα με τη μέθοδο αυτή, από την VBGF (εξίσωση 7.22) προκύπτει:

$$-\ln\left(1 - \frac{L_t}{L_\infty}\right) = -Kt_0 + Kt$$

7.32

Η εξίσωση 7.32 είναι γραμμική, της μορφής $Y = a + bX$ όπου:

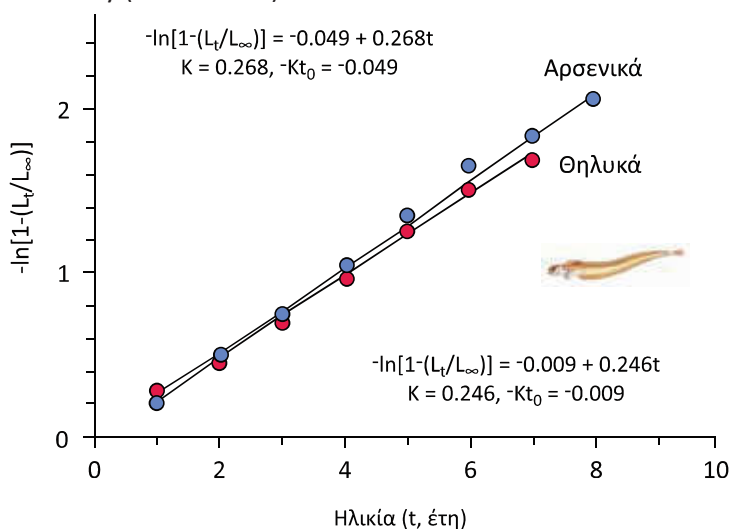
$$Y = -\ln(1 - L_t / L_\infty)$$

$$a = -Kt_0$$

$$b = K$$

$$X = t$$

Οι αριθμητικές παράμετροι a και b της γραμμικής εξίσωσης που αντιστοιχεί στην εξίσωση 7.32 υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων. Το γράφημα της ηλικίας t με το $[-\ln(1 - L_t / L_\infty)]$ είναι γνωστό ως γράφημα Von Bertalanffy (Εικόνα 7.18).



Εικόνα 7.18. Γράφημα von Bertalanffy για την κορδέλα *Cerola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Για την εκτίμηση των παραμέτρων της εξίσωσης 7.32 απαιτείται μια ανεξάρτητη εκτίμηση του L_∞ η οποία πρέπει να είναι μεγαλύτερη από το μήκος (L_t) του μεγαλύτερου ψαριού του δείγματος, γιατί αν $L_\infty < L_t$ τότε ο λογάριθμος του $[1 - (L_t/L_\infty)]$ δεν μπορεί να οριστεί, αφού το $[1 - (L_t/L_\infty)]$ είναι μικρότερο από το 0. Στην περίπτωση αυτή μια ανεξάρτητη εκτίμηση του L_∞ μπορεί να προκύψει από το μήκος του μεγαλύτερου ατόμου του δείγματός (L_{max}) σύμφωνα με την εμπειρική εξίσωση στην οποία τα μήκη είναι σε cm (Froese & Binohlan 2000):

$$L_{\infty} = 1,1066(L_{\max})^{0,984}$$

7.33

Γράφημα Ford-Walford

Ο Ford (1933) παρατήρησε, ανεξάρτητα από τον von Bertalanffy (1934), ότι το μέσο μήκος L_t της ρέγκας *Clupea harengus* στην ηλικία t σχετίζεται με το μέσο μήκος L_{t-1} στην ηλικία $t-1$:

$$L_{t-1} = L_{\infty}(1-k) + kL_t$$

7.34

Ο συντελεστής k της εξίσωσης 7.34 είναι γνωστός ως ρυθμός αύξησης Ford και διαφέρει από το συντελεστή αύξησης K της εξίσωσης αύξησης von Bertalanffy. Η εξίσωση 7.34 χρησιμοποιήθηκε από τον Walford (1946), ο οποίος έδειξε ότι με μια σειρά αλγεβρικών μετασχηματισμών καταλήγουμε από την εξίσωση von Bertalanffy στην εξίσωση:

$$L_{t+dt} = L_{\infty}(1-b) + e^{-Kdt}L_t$$

7.35

Η εξίσωση 7.35 είναι γραμμική, της μορφής $Y = a + bX$ όπου:

$$\begin{aligned} Y &= L_{t+dt} \\ a &= L_{\infty}(1-b) \\ b &= e^{-Kdt} \\ X &= L_t \end{aligned}$$

Έτσι, όταν υπάρχουν διαθέσιμα ζευγάρια τιμών ηλικίας - μέσου μήκους, οι παράμετροι a και b της γραμμικής εξίσωσης που αντιστοιχεί στην εξίσωση 7.35 υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων, με την προϋπόθεση ότι τα a και b είναι σταθερά. Επειδή όμως οι παράμετροι K και L_{∞} είναι σταθερές, τα a και b είναι σταθερά μόνο όταν το dt είναι σταθερό.

Στην περίπτωση ετήσιων τιμών το dt είναι 1 έτος, δηλαδή είναι σταθερό. Το γράφημα του L_t με το L_{t+dt} είναι γνωστό ως γράφημα Ford-Walford (Εικόνα 7.19). Το L_{∞} μπορεί να υπολογιστεί και γραφικά, αφού για το L_{∞} ισχύει ότι $L_t = L_{t+dt}$. Έτσι, το L_{∞} αντιστοιχεί στο σημείο που τέμνεται η ευθεία της παλινδρόμησης με την ευθεία για την οποία $L_t = L_{t+dt}$ (Εικόνα 7.19). Η μέθοδος Ford-Walford δεν παρέχει εκτίμηση του t_0 .

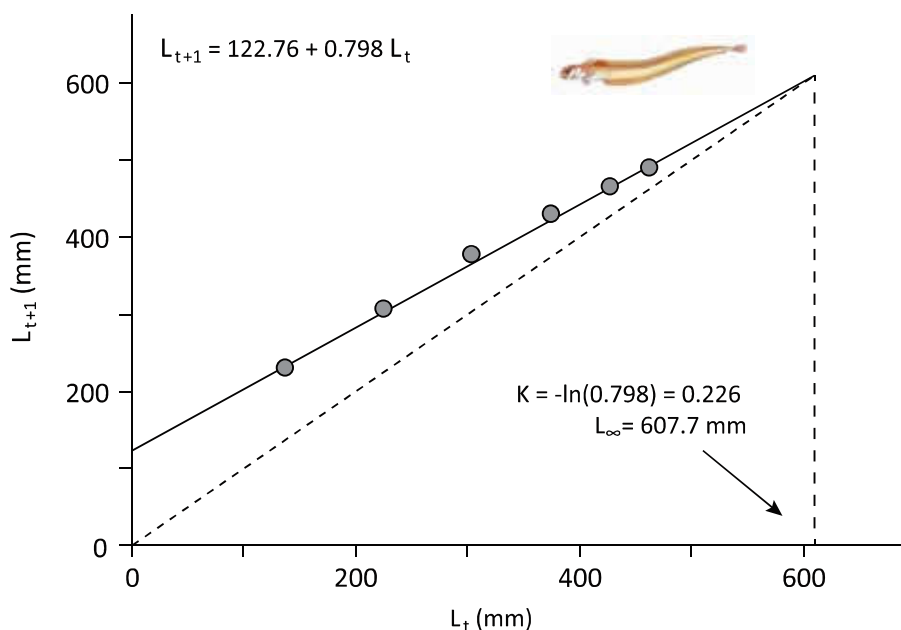
Οι παράμετροι αύξησης υπολογίζονται στη συνέχεια από τις παρακάτω σχέσεις:

$$K = -\frac{1}{dt} \ln b = -\ln b \quad (\text{όταν } dt=1)$$

7.36

$$L_{\infty} = \frac{a}{1-b}$$

7.37



Εικόνα 7.19. Γράφημα Ford-Walford για την κορδέλα *Cepola macrophthalmma* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Γράφημα Gulland-Holt

Οι Gulland & Holt (1959) και Gulland (1969) έδειξαν ότι αν υπάρχουν διαθέσιμα ζεύγη ηλικίας - μέσου μήκους (t, L_t), ($t+dt, L_{t+dt}$), ($t+2dt, L_{t+2dt}$) κ.ο.κ. και το dt είναι σταθερό, τότε η εξίσωση von Bertalanffy μετασχηματίζεται στη μορφή:

$$L_{t+dt} - L_t = bL_{\infty} - (1 - e^{-dtK})L_t \quad 7.38$$

Η εξίσωση 7.38 είναι γραμμική, της μορφής $Y = a + bX$ όπου:

$$\begin{aligned} Y &= L_{t+dt} - L_t \\ a &= bL_{\infty} \\ b &= (1 - e^{-dtK}) \\ X &= L_t \end{aligned}$$

Επειδή το dt είναι σταθερό (στην περίπτωση ετήσιων τιμών το dt είναι 1 έτος), οι συντελεστές a και b είναι σταθεροί και υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων. Στη συνέχεια οι παράμετροι αύξησης υπολογίζονται από τις παρακάτω εξισώσεις (και στις δυο περιπτώσεις το b είναι σε απόλυτη τιμή):

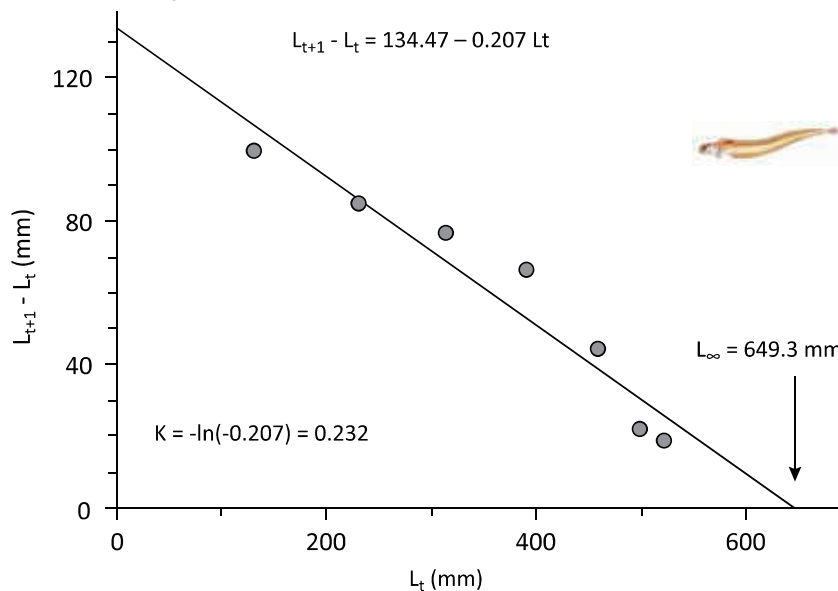
$$K = -\frac{1}{dt} \ln(1-b) = -\ln(1-b) \quad \text{όταν } dt=1 \quad 7.39$$

$$L_{\infty} = \frac{a}{b} \quad 7.40$$

Το γράφημα της ετήσιας αύξησης σε μήκος ($L_{t+1} - L_t$) με το μήκος L_t είναι γνωστό ως γράφημα Gulland-Holt (Εικόνα 7.20) και δίνει ευθεία η οποία τέμνει τον άξονα του μήκους στο L_{∞} .

Γενικά, και οι τρεις παραπάνω μέθοδοι γραφημάτων δεν είναι απαραίτητο να δίνουν παρόμοια αποτελέσματα όπως φαίνεται στην περίπτωση της κορδέλας *Cepola macrophthalma* (Εικόνες 7.18, 7.19 και 7.20). Τέλος, η μέθοδος του γραφήματος Gulland-Holt, όπως και η μέθοδος Ford-Walford, δεν παρέχει εκτίμηση του t_0 .

Και στις δυο περιπτώσεις το t_0 μπορεί να υπολογιστεί με τις παρακάτω δυο μεθόδους (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 7.20. Γράφημα Gulland-Holt για την κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Εκτίμηση της παραμέτρου t_0

Σύμφωνα με την πρώτη μέθοδο, το t_0 μπορεί να υπολογιστεί με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων από την παρακάτω εξίσωση (Gulland 1969):

$$\ln \frac{L_{\infty} - L_t}{L_{\infty}} = a + bt \quad 7.41$$

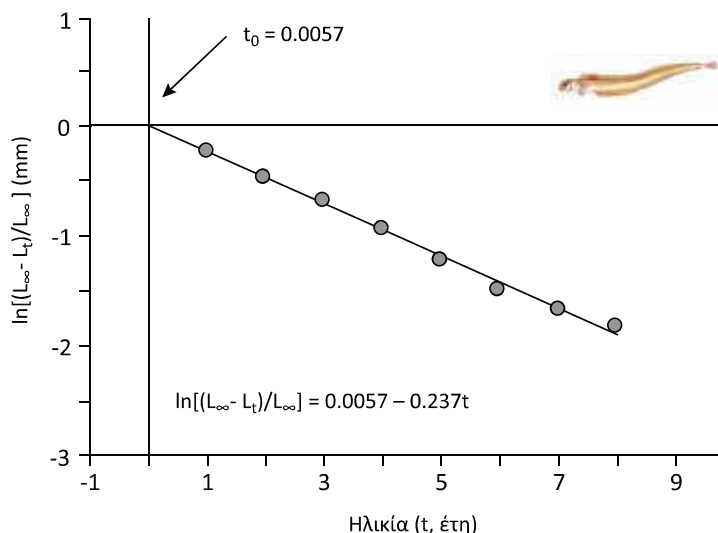
που είναι γραμμική, της μορφής $Y = a + bX$ όπου:

$$Y = \ln((L_{\infty} - L_t)/L_{\infty})$$

$$X = t$$

Η ευθεία παλινδρόμησης τέμνει τον άξονα της ηλικίας στο t_0 (Εικόνα 7.21).

Σύμφωνα με τη δεύτερη μέθοδο, το t_0 μπορεί να υπολογιστεί από τη VBGF και τις εκτιμήσεις του L_{∞} , του K και του μέσου μήκους κάθε ηλικίας. Η εκτίμηση του t_0 με αυτή τη μέθοδο παρέχει διαφορετικές εκτιμήσεις ανάλογα με την ηλικία t και το αντίστοιχο μέσο μήκος L_t . Έτσι, επειδή στα άτομα μεγάλης ηλικίας το L_t πλησιάζει το L_{∞} , μια μικρή αλλαγή του L_t θα εισάγει μια σημαντική αλλαγή στο t_0 . Στα μικρής ηλικίας άτομα, η εισαγωγή σφάλματος στην εκτίμηση του μέσου μήκους είναι μεγάλη, γιατί είναι πολύ πιθανό να έχουν αλιευτεί τα μεγαλύτερα σε μήκος άτομα. Ο Gulland (1969) αναφέρει ότι η καλύτερη εκτίμηση του t_0 στην περίπτωση αυτή προκύπτει από τη μέση τιμή του t_0 των μικρότερων ηλικιών, με την προϋπόθεση ότι οι ηλικίες αυτές αντιπροσωπεύονται ικανοποιητικά στο δείγμα.



Εικόνα 7.21. Εκτίμηση του t_0 με τη μέθοδο του Gulland (1969) για την κορδέλα *Cepola macrophthalmma* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Μέθοδος μη-γραμμικής παλινδρόμησης

Σήμερα, με την ύπαρξη ισχυρών υπολογιστών, η επίλυση της εξίσωσης αύξησης von Bertalanffy και Gompertz γίνεται επαναληπτικά με τη μη-γραμμική παλινδρόμηση και οι αλγόριθμοι που χρησιμοποιούνται συχνότερα είναι οι Simplex και MarQuadrat (Tsikliras et al. 2005a, Tsikliras & Koutrakis 2013). Εκτός από την ευκολία και την οικονομία χρόνου, το πλεονέκτημα της μεθόδου αυτής είναι ότι παρέχει ταυτόχρονη εκτίμηση των τριών παραμέτρων αύξησης και του σταθερού σφάλματος τους, γεγονός που επιτρέπει τη στατιστική σύγκρισή τους.

Η μέθοδος της μη-γραμμικής παλινδρόμησης, σε αντίθεση με τη γραμμική μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων, απαιτεί μια αρχική εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης. Στη συνέχεια εντοπίζονται οι αριθμητικές τιμές των παραμέτρων που ελαχιστοποιούν το άθροισμα των τετραγώνων των υπολειμμάτων (residuals) της εξίσωσης VBGF. Έτσι, όταν υπάρχουν ζεύγη τιμών ηλικίας - μέσου μήκους (L_i, t_i , όπου $i=1$ ως n), η εκτίμηση των παραμέτρων K, L_{∞} και t_0 γίνεται με τέτοιο τρόπο, ώστε το άθροισμα των τετραγώνων των υπολειμμάτων ανάμεσα στις θεωρητικές και τις πραγματικές τιμές των L_i να ελαχιστοποιείται.

Σήμερα, εκτός από τα γενικά στατιστικά προγράμματα τα οποία δίνουν τη δυνατότητα εφαρμογής της μη γραμμικής παλινδρόμησης (Tsikliras et al. 2005a), υπάρχουν επίσης και ειδικά προγράμματα ή ρουτίνες για την εκτίμηση διάφορων βιολογικών παραμέτρων των ψαριών. Ένα από τα πιο σημαντικά αλιευτικά προγράμματα που έχει χρησιμοποιηθεί από πολλούς ερευνητές (Gayanilo et al. 2005) είναι το *FISAT* (FAO-ICLARM Stock Assessment Tools), που αναπτύχθηκε από τη συνεργασία του διεθνούς κέντρου για τη διαχείριση των υδρόβιων αποθεμάτων ICLARM (International Center for Living Aquatic Resource Management, σήμερα World Fish Center) και του διεθνούς οργανισμού *FAO* (Food and Agricultural Organization).

Το μέγεθος του δείγματος επηρεάζει τα αποτελέσματα της επίλυσης της εξίσωσης αύξησης VBGF (και άλλων μοντέλων αύξησης). Το μικρό μέγεθος δείγματος και η απουσία μικρών ή μεγάλων σε μέγεθος ατόμων μπορεί να οδηγήσει σε λάθος εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης. Επίσης, η εκ των προτέρων συγχώνευση

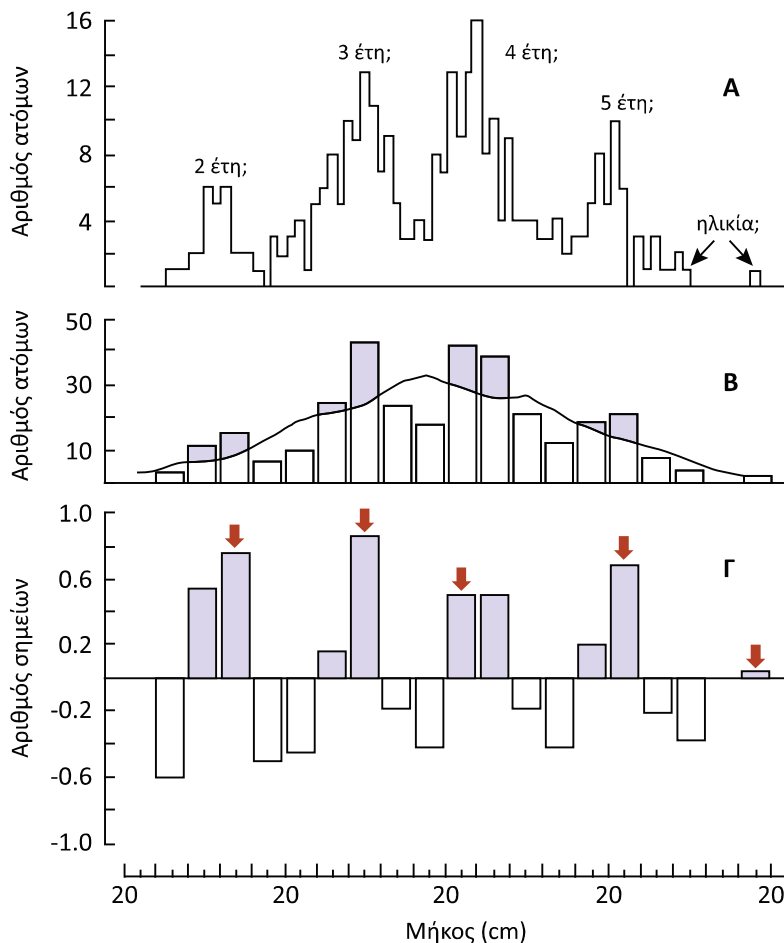
αρσενικών και θηλυκών ατόμων σε ένα δείγμα μπορεί να καλύψει τυχόν διαφοροποίηση στην αύξηση μεταξύ των φύλων. Για τον λόγο αυτόν, θα πρέπει οι παράμετροι αύξησης να υπολογίζονται ξεχωριστά ανά φύλο, να συγκρίνονται για διαφορές μεταξύ των φύλων και να συγχωνεύονται σε ένα σύνολο μόνο αν δεν υπάρχουν στατιστικά σημαντικές διαφορές μεταξύ αρσενικών και θηλυκών ατόμων. Οι στατιστικές διαφορές μεταξύ δύο ή περισσότερων εξισώσεων αύξησης μπορούν να εντοπιστούν με ανάλυση πιθανοφάνειας, αν και υπάρχουν πολλές διαθέσιμες μέθοδοι (Gallucci & Quinn 1979). Τέλος, είναι σημαντικό να σημειωθεί ότι πολλές φορές η VBGF χρησιμοποιείται καταχρηστικά σε σχέση με τις υπόλοιπες εξισώσεις αύξησης χωρίς να έχει προηγουμένως ελεγχθεί η καλή της εφαρμογή στα δεδομένα μήκους-ηλικίας (Katsanevakis & Maravelias 2008).

7.5.2. Στοιχεία μήκους

Ολοκληρωμένη μέθοδος

Εκτός από τις παραμετρικές μεθόδους, που χρησιμοποιούν πληροφορίες που αφορούν το σχήμα, τον αριθμό και τη θέση των κορυφών μιας κατά μήκος σύνθεσης (Κεφάλαιο 6), έχουν αναπτυχθεί και άλλες, μη παραμετρικές, μέθοδοι, οι οποίες σε αντίθεση με τις προηγούμενες, χρησιμοποιούν πληροφορίες που αφορούν μόνο τον αριθμό και τη θέση των κορυφών και όχι το σχήμα της κατά μήκος σύνθεσης (Majkowski et al. 1987).

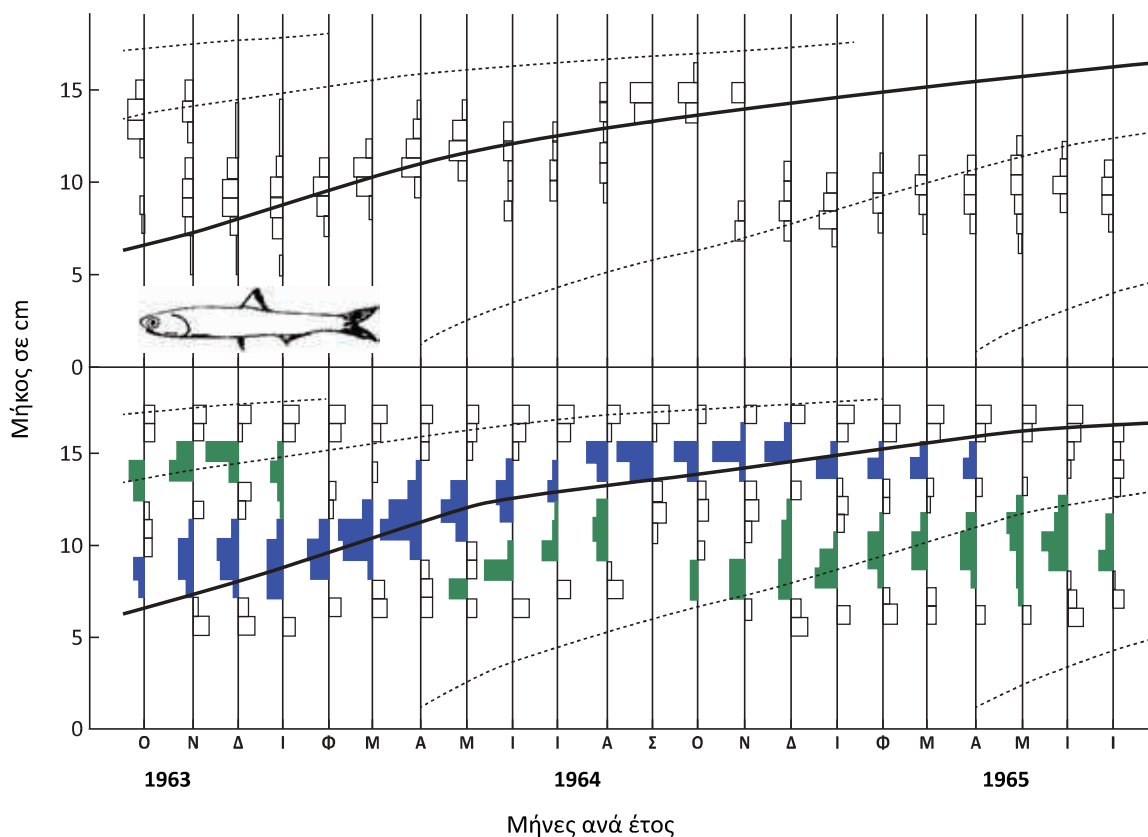
Μια από τις πιο γνωστές μη-παραμετρικές μεθόδους εκτίμησης των παραμέτρων αύξησης, που αναπτύχθηκε για ηλεκτρονικούς υπολογιστές εξαιτίας των πολλών αριθμητικών πράξεων που απαιτούνται, είναι η ολοκληρωμένη μέθοδος (Pauly 1987). Το ELEFAN (Electronic Length Frequency ANalysis) είναι μια ομάδα προγραμμάτων σε γλώσσα BASIC τα οποία χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση διάφορων παραμέτρων της δυναμικής των ιχθυοποθεμάτων και περιλαμβάνονται στο πρόγραμμα *FISAT*. Το ELEFAN I είναι κατάλληλα προσαρμοσμένο για την ανάλυση κατά μήκος συνθέσεων και την εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης (K , L_{∞}) και έχει χρησιμοποιηθεί με επιτυχία από πολλούς ερευνητές.



Εικόνα 7.22. Παράδειγμα μετασχηματισμού και προσαρμογής καμπυλών αύξησης με την ολοκληρωμένη μέθοδο ELEFAN I.

Η ολοκληρωμένη μέθοδος (Εικόνα 7.22) αποτελεί βασικά συνδυασμό της μεθόδου Petersen και της ανάλυσης των προοδευτικών κορυφών, που χρησιμοποιούνται για τον προσδιορισμό της ηλικίας (Κεφάλαιο 6) και μπορεί να εφαρμοστεί σε ένα μεγάλο δείγμα το οποίο συλλέγεται σε μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή (στιγμαίο δείγμα) ή σε έναν αριθμό δειγμάτων τα οποία συλλέγονται σε διαφορετικές χρονικές στιγμές. Στην περίπτωση του στιγμαίου δείγματος, η ίδια κατά μήκος σύνθεση επαναλαμβάνεται πολλές φορές στο χρόνο (Gayanilo et al. 1988). Σύμφωνα με το ELEFAN I (Gayanilo et al. 1988, 2005), οι αρχικές κατά μήκος συνθέσεις (Εικόνα 7.22Α) μετασχηματίζονται έτσι, ώστε τα μέγιστα και τα ελάχιστα να γίνονται περισσότερο εμφανή (Εικόνα 7.22Β). Αυτό επιτυγχάνεται με τη χρήση των κινητών μέσων όρων των συχνοτήτων πέντε διαδοχικών ομάδων μήκους. Η συχνότητα κάθε ομάδας μήκους διαιρείται με τον αντίστοιχο κινητό μέσο όρο και από το πηλίκο αφαιρείται η μονάδα. Έτσι τα μέγιστα και ελάχιστα γίνονται εμφανή και αποδίδονται ως θετικά και αρνητικά ιστογράμματα αντίστοιχα (Εικόνα 7.22Γ). Κάθε ομάδα μήκους βαθμολογείται με ένα συγκεκριμένο βαθμό, θετικό ή αρνητικό. Στη συνέχεια επιλέγεται ανάμεσα από εκατοντάδες καμπύλες που αντιστοιχούν σε προκαθορισμένα από το χρήστη όρια εύρους των συντελεστών K και L_{∞} , η καλύτερη καμπύλη αύξησης. Θεωρητικά η καλύτερη καμπύλη είναι αυτή που διέρχεται από όλα τα μέγιστα και κανένα ελάχιστο μιας σειράς κατά μήκος συνθέσεων που αντιστοιχούν σε διαφορετικές χρονικές στιγμές. Το κριτήριο για την επιλογή της καλύτερης καμπύλης αύξησης είναι ο συντελεστής ESP/ASP, όπου το ESP είναι το άθροισμα των βαθμών των μεγίστων και ελαχίστων από τα οποία διέρχεται η καμπύλη και το ASP είναι το άθροισμα των βαθμών όλων των μεγίστων (Pauly & David 1981).

Έτσι, από τις διάφορες καμπύλες αύξησης επιλέγεται εκείνη με το μεγαλύτερο R_n , όπου $R_n = (ESP/ASP)$. Το R_n παίρνει τιμές από 0 (χειρίστη καμπύλη) ως 1 (άριστη καμπύλη). Ένα παράδειγμα εφαρμογής της μεθόδου αυτής παρουσιάζεται στην εικόνα 7.23. Το παράδειγμα αυτό αφορά την αύξηση του γαύρου του Περού *Engraulis ringens* την περίοδο 1963-1965. Η καλύτερη καμπύλη αύξησης της γενεάς του έτους 1963 βρέθηκε ότι είναι αυτή που χαρακτηρίζεται από $L_{\infty} = 19,75$ cm και $K = 0,71$ έτη⁻¹ (και εύρος εποχικότητας $C = 0,31$), εμφανίζοντας σαφή εποχικότητα με ελάχιστο ρυθμό αύξησης το Σεπτέμβριο (δηλαδή το $WP = 0,7$). Η γενεά αυτή εισήλθε στο αλιεύμα τον Οκτώβριο του 1963 με ένα μέσο μέγεθος 7-8 cm και εξαφανίστηκε μετά από 20 μήνες, στα μέσα του 1965.



Εικόνα 7.23. Ανάλυση κατά μήκος συνθέσεων του γαύρου του Περού *Engraulis ringens* την περίοδο 1963-1965 με το πρόγραμμα ELEFAN I. Το πάνω γράφημα δείχνει τις αρχικές κατά μήκος συνθέσεις, ενώ το κάτω γράφημα δείχνει τις κατά μήκος συνθέσεις όπως αυτές μετασχηματίστηκαν με το ELEFAN I, με τα μέγιστα σε μπλε ή πράσινο και τα ελάχιστα που χωρίζουν τα μέγιστα σε άσπρο. Η καλύτερη καμπύλη αύξησης είναι αυτή που χαρακτηρίζεται από $L_{\infty} = 19,75$ cm, $K = 0,71$ ετη⁻¹, εύρος εποχικότητας $C = 0,31$ και $WP = 0,7$.

Πρέπει να τονιστεί για άλλη μια φορά ότι η ανάλυση των κατά μήκος συνθέσεων απαιτεί ιδιαίτερη προσοχή σχετικά με την ποιότητα των δεδομένων. Οι χρήστες των μεθόδων που στηρίζονται σε αναλύσεις μηκών πρέπει να γνωρίζουν τους περιορισμούς των μεθόδων, ειδικά στις περιπτώσεις που ορισμένες κλάσεις μήκους δεν αντιπροσωπεύονται ικανοποιητικά στο δείγμα, γεγονός που επιφέρει σημαντικά σφάλματα στις εκτιμήσεις των παραμέτρων αύξησης (Pauly & Morgan 1987). Επιπλέον, η ακρίβεια της ολοκληρωμένης μεθόδου εξαρτάται από το μέγεθος του δείγματος και τη συχνότητα δειγματοληψίας (Πίνακας 7.1). Τέλος, επειδή στην ανάλυση κατά μήκος συνθέσεων εισέρχεται ο υποκειμενικός παράγοντας σε μεγάλο βαθμό, οι έρευνες που στηρίζονται σε μεθόδους μηκών πρέπει να λαμβάνουν υπόψη όλα τα γνωστά στοιχεία της βιολογίας του είδους.

Πίνακας 7.1. Κριτήρια εκτίμησης της αξιοπιστίας των δειγμάτων από δεδομένα μήκους. Κλίμακα από 0 ως 5 (από Longhurst & Pauly 1987).

| Μέγεθος δείγματος | Αριθμός μηνών συλλογής | | | | |
|-------------------|------------------------|---|---|---|-----|
| | 1 | 2 | 4 | 6 | 12 |
| 1-99 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 100-499 | 0 | 0 | 1 | 2 | 3 |
| 500-999 | 1 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| 1000-1499 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
| >1500 | 2 | 3 | 4 | 5 | 5 + |

7.5.3. Εμπειρικές εξισώσεις

Η μέγιστη ηλικία (t_{max}) και το μέγιστο μήκος (L_{max}) που έχουν μετρηθεί για ένα πληθυσμό ή για ένα είδος μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την εκτίμηση των παραμέτρων αύξησης L_{∞} και K μέσα από εμπειρικές εξισώσεις που βασίζονται σε μεγάλο αριθμό δεδομένων και αφορούν πολλά αποθέματα και είδη (Froese & Binohlan 2000, 2003). Η συχνότερη πηγή δεδομένων οικολογίας και βιολογίας για τα ψάρια είναι η *FishBase*.

Το ασυμπτωτικό μήκος (L_{∞}) μπορεί να υπολογιστεί από την εμπειρική εξίσωση που χρησιμοποιεί το μέγιστο μήκος σώματος (L_{max}) που έχει παρατηρηθεί (Froese & Binohlan 2000, 2003):

$$\log(L_{\infty}) = 0,044 + 0,9841 \times \log(L_{max})$$

7.42

Έτσι, ένα ψάρι που φτάνει σε μέγιστο μήκος τα 24,5 cm (όπως η φρίσσα *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο) με βάση την παραπάνω εξίσωση θα έφτανε τα 25,5 cm σε μέγεθος αν ζούσε απεριόριστα. Το πραγματικό L_{∞} της φρίσσας έχει υπολογιστεί στα 24,9 cm περίπου για την ίδια περιοχή από την εξίσωση αύξησης και δεδομένα ηλικίας από λέπια (Tsikliras et al. 2005a).

Αντίστοιχα, ο ρυθμός προσέγγισης του ασυμπτωτικού μήκους (K) υπολογίζεται έμμεσα από τη μέγιστη ηλικία (t_{max}) που έχει παρατηρηθεί (Froese & Binohlan 2000, 2003):

$$K = \frac{3}{t_{max}}$$

7.43

Η φρίσσα *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο έχει διάρκεια ζωής 5,5 έτη και σύμφωνα με την παραπάνω εξίσωση θα είχε ρυθμό προσέγγισης του ασυμπτωτικού μήκους ίσο με 0,545 έτη⁻¹. Πράγματι, ο ρυθμός K της φρίσσας στο βόρειο Αιγαίο είναι περίπου 0,509 έτη⁻¹ με βάση την εξίσωση αύξησης και δεδομένα ηλικίας από λέπια (Tsikliras et al. 2005a).

Προτεινόμενη βιβλιογραφία κεφαλαίου

Υπάρχουν πολλά συγγράμματα και εγχειρίδια που αφορούν την αύξηση και την εκτίμησή της, τα πιο σημαντικά από τα οποία είναι τα εξειδικευμένα, και κλασικά πλέον, συγγράμματα των Bagenal (1974), Summerfelt & Hall (1987), Wetherley & Gill (1987), Murphy & Willis (1996), και τα γενικότερα συγγράμματα των Wootton (1990, 1998), Beverton & Holt (1957), Ricker (1975), Pitcher & Hart (1982), Pauly (1983, 1984a), Sparre et al. (1989), Sparre & Venema (1998), Gayanilo et al. (2005) και King (2007).

Ασκήσεις

1. Να αναζητηθούν από τις βιβλιογραφικές βάσεις δεδομένων δεδομένα μέσου μήκους ανά ηλικιακή κλάση ή αύξησης για ένα είδος ψαριού με μεσογειακή εξάπλωση και να υπολογιστούν οι παράμετροι αύξησης, τα τυπικά σφάλματα και τα όρια εμπιστοσύνης των τιμών. Να αναφερθούν τα αρχικά ζεύγη μήκους-ηλικίας και η πλήρης βιβλιογραφική αναφορά του άρθρου που χρησιμοποιήθηκε.
2. Ένα είδος ψαριού έχει μέγιστη ηλικία σε δύο περιοχές 20 και 26 έτη και μέγιστο μήκος 41 και 45 cm. Να υπολογιστούν οι παράμετροι αύξησης L_{∞} και K στις δύο περιοχές.
3. Να βρεθούν από τη *Fishbase* όλες τις καταγραφές μήκους-βάρους για δύο εμπορικά είδη των Ελληνικών θαλασσών (με περισσότερες από 10 καταγραφές για κάθε είδος) και να γίνει το γράφημα της παραμέτρου b σε σχέση με την παράμετρο $\ln a$ για κάθε ένα από αυτά τα είδη. Να συζητηθούν τα αποτελέσματα.
4. Η εξίσωση μήκους-βάρους για 3 υποθετικά είδη είναι $W=0,0005L^{3,25}$, $W=0,005L^{3,25}$ και $W=0,05L^{3,25}$. Να υπολογιστεί το βάρος ενός ατόμου μήκους 30 cm για κάθε ένα από τα είδη αυτά. Να συζητηθούν τα αποτελέσματα σε σχέση με το πιθανό σχήμα σώματος των ειδών αυτών.

8. Θνησιμότητα

Σύνοψη

Στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζεται το αντικείμενο της θνησιμότητας των ψαριών, δηλαδή η απώλεια των ατόμων ενός πληθυσμού, ένα σημαντικό χαρακτηριστικό της δυναμικής των ιχθυοποθεμάτων. Συγκεκριμένα, στο κεφάλαιο αυτό θα παρουσιαστούν ο ορισμός και οι τύποι της θνησιμότητας και οι μέθοδοι εκτίμησής της. Οι φοιτητές θα αποκτήσουν δεξιότητες σχετικά με τα εργαλεία εκτίμησης όλων των τύπων θνησιμότητας.

Εισαγωγή

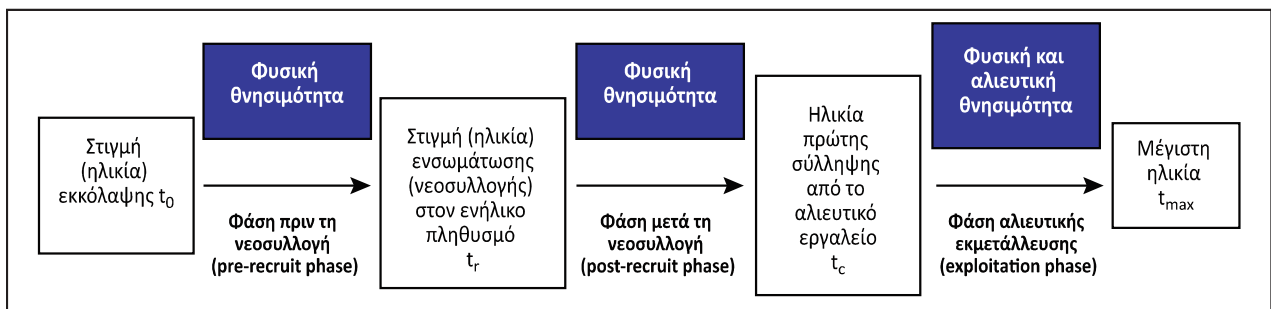
Η σωματική αύξηση που περιγράφηκε στο Κεφάλαιο 7 αποτελεί τη θετική πλευρά της δυναμικής ενός ιχθυοποθέματος, δηλαδή την προσθήκη βιομάζας στο απόθεμα. Ένα άλλο σημαντικό χαρακτηριστικό της δυναμικής ενός ιχθυοποθέματος είναι η **θνησιμότητα** (mortality), δηλαδή η απώλεια των ατόμων, που ισοδυναμεί με απώλεια βιομάζας. Η θνησιμότητα αποτελεί την αρνητική πλευρά της δυναμικής ενός ιχθυοποθέματος και η εκτίμησή της κατέχει θέση κλειδί στην αλιευτική βιολογία και διαχείριση των αποθεμάτων (Sparre et al. 1989).

8.1. Τύποι θνησιμότητας

Τα ψάρια πεθαίνουν από εσωτερικά και εξωτερικά αίτια (Wootton 1990). Τα εσωτερικά αίτια περιλαμβάνουν θανάτους εξαιτίας θανατηφόρων αλληλόμορφων και ασθενειών (π.χ. καρκίνος), ενώ τα εξωτερικά αίτια περιλαμβάνουν τόσο την επίδραση διαφόρων αβιοτικών παραμέτρων (π.χ. θερμοκρασία, αλατότητα), όσο και την επίδραση βιολογικών παραμέτρων όπως η θήρευση, η ασιτία και ο παρασιτισμός (Pauly 1980). Ο θάνατος μπορεί να επέλθει και από το γήρας, περίπτωση ιδιαίτερα σπάνια στους εκμεταλλευόμενους πληθυσμούς, αφού, πολύ πριν προλάβουν να γεράσουν τα ψάρια πεθαίνουν πιασμένα στα αλιευτικά εργαλεία. Τα εξασθενημένα, τραυματισμένα ή αδύναμα ψάρια εξαιτίας της επαφής με κάποιο αλιευτικό εργαλείο αποτελούν τον πρώτο και εύκολο στόχο των θηρευτών. Τέλος, ο θάνατος μπορεί να οφείλεται και σε συνδυασμό δυο ή περισσότερων από τους παραπάνω παράγοντες. Έτσι για παράδειγμα, όταν ένα ψάρι δεν τρέφεται επαρκώς, είναι πιο ευαίσθητο στη θήρευση, τον παρασιτισμό και τις ασθένειες (Wootton 1990).

Η θνησιμότητα που προκαλείται απ' όλους τους παραπάνω παράγοντες ονομάζεται **φυσική θνησιμότητα** (natural mortality). Μια άλλη σημαντική αιτία θνησιμότητας είναι η αφαίρεση ατόμων ενός αποθέματος από τον άνθρωπο εξαιτίας της αλιείας (Pauly 1983, Sparre et al. 1989, Gayanilo et al. 2005). Η θνησιμότητα που προκαλείται από την αλιεία είναι γνωστή ως **αλιευτική θνησιμότητα** (fishing mortality). Το άθροισμα της αλιευτικής και της φυσικής θνησιμότητας αποτελεί την **ολική θνησιμότητα** (total mortality) ενός αποθέματος.

Ο καλύτερος τρόπος για να περιγραφούν οι αριθμητικές αλλαγές ενός αποθέματος σε σχέση με τον τύπο της θνησιμότητας είναι να παρατηρηθεί η τύχη μιας γενεάς στη διάρκεια της ζωής της. Γενικά, διακρίνονται οι παρακάτω τρεις χρονικές στιγμές (Εικόνα 8.1) που σηματοδοτούν καθοριστικές φάσεις της ζωής μιας γενεάς (Beverton & Holt 1957, Sparre et al. 1989). Τα ψάρια μιας γενεάς εκκολάπτονται τη χρονική στιγμή t_0 και εισέρχονται (ή ενσωματώνονται ή στρατολογούνται) στον πληθυσμό των ενήλικων ατόμων τη χρονική στιγμή t_r που ονομάζεται ηλικία νεοσυλλογής ή στρατολόγησης. Το χρονικό διάστημα που μεσολαβεί από την ηλικία t_0 ως την ηλικία t_r αποτελεί τη φάση που προηγείται της εισόδου των ατόμων της γενεάς στον πληθυσμό των ενήλικων ατόμων. Στα είδη των οποίων τα νεαρά άτομα ζουν και τρέφονται σε διαφορετικές περιοχές από αυτές που ζουν και τρέφονται τα ενήλικα άτομα η ηλικία t_r είναι η ηλικία στην οποία τα νεαρά άτομα εισέρχονται στο κυρίως απόθεμα που αποτελείται από τα ενήλικα άτομα. Για παράδειγμα, στην κουτσομούρα *Mullus barbatus* του Ευβοϊκού Κόλπου, τα νεαρά της οποίας μεγαλώνουν κοντά στις ακτές, η ηλικία t_r είναι η ηλικία που έχουν οι νεαρές κουτσομούρες τη χρονική στιγμή που αυτές μετακινούνται στα μεγαλύτερα βάθη, όπου ζουν τα ενήλικα άτομα. Στα είδη των οποίων οι περιοχές συγκέντρωσης των νεαρών ατόμων συμπίπτουν με τις περιοχές συγκέντρωσης και διατροφής των ενήλικων ατόμων η ηλικία t_r είναι η ηλικία που οι ιχθυονύμφες ολοκληρώνουν τη μεταμόρφωσή τους και αρχίζουν τη **βενθοπελαγική** (benthopelagic) φάση της ζωής τους. Αυτό ισχύει, για παράδειγμα, για το προσφυγάκι *Micromesistius poutassou* στον βόρειο Ευβοϊκό Κόλπο.



Εικόνα 8.1. Χρονικές στιγμές που σηματοδοτούν καθοριστικές φάσεις στη ζωή μιας γενεάς σε σχέση με τον τύπο της θνησιμότητας.

Έχει ενδιαφέρον να σημειωθεί ότι ο όρος «διαφορετικές περιοχές» θα πρέπει να αντιμετωπίζεται με μια ευρύτητα, που περιλαμβάνει και τις τρεις διαστάσεις του χώρου, και συχνά σχετίζεται με την συμπεριφορά κάθε είδους. Για παράδειγμα, στον βλάχο *Polyprion americanus* τα νεαρά άτομα είναι **επιπελαγικά** (epipelagic) και βρίσκονται κοντά στην επιφάνεια του νερού, ενώ στη συνέχεια γίνονται **βενθικά** (benthic) κατεβαίνοντας σε βάθη 300m ή και βαθύτερα (Machias et al. 2003). Τα νεαρά στάδια της σαρδέλας *Sardina pilchardus* σχηματίζουν κοπάδια σε σχήμα λωρίδας στη μέση της στήλης του νερού και μετά την ηλικία νεοσυλλογής t_r σχηματίζουν τα τυπικά ωσειδή κοπάδια της ενήλικης σαρδέλας που εκτελούν κάθετες μεταναστεύσεις στην υδάτινη στήλη (Tsagarakis et al. 2012).

Οι διεργασίες που λαμβάνουν χώρα από το στάδιο του αυγού μέχρι την είσοδο των νεαρών ατόμων στον πληθυσμό των ενήλικων και η απάντηση σε ερωτήματα σχετικά με τον αριθμό των ατόμων που εισέρχονται κάθε χρόνο στο απόθεμα των ενήλικων (π.χ. από τι εξαρτάται, αν συσχετίζεται ή όχι με το γονικό απόθεμα, από τι εξαρτάται η επιβίωση των αυγών και των ιχθυοφυλάκων, πώς εξηγείται η εμφάνιση των ισχυρών ετήσιων κλάσεων) αποτελούν σημαντικά θέματα της αλιευτικής επιστήμης.

Μόλις τα νεαρά άτομα εισέλθουν στον πληθυσμό των ενήλικων ατόμων, θεωρούμε ότι βρίσκονται στη μετά την είσοδο (ή νεοσυλλογή, ή ενσωμάτωση, ή στρατολόγηση) στην ενήλικη φάση της ζωής τους. Τα άτομα με ηλικία μεγαλύτερη από την ηλικία t_r εκτίθενται για πρώτη φορά σε αλιευτικά εργαλεία και μπορούν θεωρητικά να πιαστούν εφόσον τα εργαλεία αυτά έχουν το κατάλληλο μέγεθος (π.χ. άνοιγμα ματιού, μέγεθος αγκιστριού). Στην ηλικία της πρώτης σύλληψης t_c , που είναι η ηλικία από την οποία τα ψάρια αρχίζουν να πιάνονται από ένα συγκεκριμένο αλιευτικό εργαλείο, αρχίζει η φάση της αλιευτικής εκμετάλλευσης. Η φάση αυτή διαρκεί ως τη στιγμή που θα πεθάνουν, δηλαδή ως τη μέγιστη ηλικία t_{max} . Έτσι, η ηλικία t_r είναι πάντα μικρότερη ή ίση της ηλικίας t_c , δηλαδή η ηλικία t_r είναι η μικρότερη ηλικία στην οποία ένα άτομο εισέρχεται στην αλιευτική φάση. Θεωρητικά, τα άτομα με ηλικία μικρότερη από t_r δεν υπόκεινται σε αλιευτική θνησιμότητα, γιατί δεν έχουν ακόμη εισέλθει στην αλιευτική φάση, αλλά μόνο σε φυσική θνησιμότητα, κυρίως εξαιτίας της θήρευσης, ενώ τα άτομα με ηλικία μεγαλύτερη από την t_c υπόκεινται τόσο σε αλιευτική, όσο και σε φυσική θνησιμότητα (Beverton & Holt 1957, Sparre et al. 1989, Pauly 1998β).

8.2. Αριθμητική έκφραση θνησιμότητας

Η ολική θνησιμότητα ενός πληθυσμού μπορεί να εκφραστεί αριθμητικά με δυο διαφορετικούς τρόπους (Sparre et al. 1989, Pitcher & Hart 1982, Wootton 1990):

(α) Ο πιο απλός τρόπος είναι ο ετήσιος πραγματικός ρυθμός θνησιμότητας που συμβολίζεται ως A . Ο ρυθμός αυτός εκφράζεται ως κλάσμα ή ποσοστό του αριθμού των ψαριών που πεθαίνουν στη διάρκεια ενός έτους σε σχέση με τον αριθμό των ψαριών που ήταν ζωντανά στην αρχή του έτους. Έτσι, αν N_0 είναι ο αριθμός ψαριών στην αρχή ενός έτους και N_t είναι ο αριθμός των ψαριών στο τέλος του έτους, τότε:

$$A = \frac{(N_0 - N_t)}{N_0} = 1 - \left(\frac{N_t}{N_0} \right)$$

8.1

Αντίστοιχα, ο ετήσιος πραγματικός ρυθμός επιβίωσης, που συμβολίζεται διεθνώς ως S , είναι το κλάσμα ή το ποσοστό του αριθμού των ατόμων που επιβιώνουν στο τέλος ενός έτους σε σχέση με τον αριθμό ατόμων στην αρχή του έτους, δηλαδή:

$$S = \left(\frac{N_t}{N_0} \right)$$

8.2

Έτσι, και σύμφωνα με την εξίσωση 8.1, ισχύει:

$$S=1-A \quad 8.3$$

και:

$$A=1-S \quad 8.4$$

(β) Ένας άλλος τρόπος έκφρασης της ολικής θνησιμότητας ενός πληθυσμού είναι ο ολικός στιγμιαίος ρυθμός θνησιμότητας ή, όπως έχει επικρατήσει να αναφέρεται, η **ολική στιγμιαία θνησιμότητα**, που συμβολίζεται διεθνώς ως Z . Σε αυτή την περίπτωση, ο αριθμός των ατόμων που επιβιώνουν σε ένα πολύ μικρό χρονικό διάστημα είναι εκθετική συνάρτηση της Z και του χρονικού διαστήματος (Ricker 1975):

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Zt} \quad 8.5$$

Αν η μονάδα του χρόνου είναι 1 έτος, τότε ισχύει:

$$\frac{N_t}{N_0} = e^{-Z} \quad 8.6$$

Από τις εξισώσεις 8.2 ως 8.4 και 8.6 προκύπτει ότι για το S ισχύει:

$$S = e^{-Z} \quad 8.7$$

ενώ για το A ισχύει:

$$A = 1 - e^{-Z} \quad 8.8$$

Η φυσική στιγμιαία θνησιμότητα συμβολίζεται διεθνώς ως M , ενώ η αλιευτική στιγμιαία θνησιμότητα ως F . Οι αντίστοιχοι πραγματικοί ρυθμοί φυσικής και αλιευτικής θνησιμότητας δεν παρουσιάζονται εδώ. Για το Z ισχύει:

$$Z = M + F \quad 8.9$$

Όλοι οι στιγμιαίοι ρυθμοί θνησιμότητας έχουν διαστάσεις $1/t$ (χρόνος⁻¹) και εκφράζονται σε ετήσια βάση, έχουν δηλαδή τις ίδιες μονάδες με την παράμετρο K της εξίσωσης αύξησης. Οι ρυθμοί θνησιμότητας μπορούν να εκφραστούν και σε ημερήσια βάση. Στην περίπτωση αυτή τα A και S θα εκφράζουν τον ημερήσιο ρυθμό θνησιμότητας και επιβίωσης αντίστοιχα.

Η έννοια του στιγμιαίου ρυθμού θνησιμότητας παρουσιάζει δυσκολίες στην κατανόηση. Για να κατανοηθεί θα χρησιμοποιηθεί το παρακάτω υποθετικό παράδειγμα από το βιβλίο των Pitcher & Hart (1982). Ας υποθέσουμε ότι το ένα έτος της ζωής ενός ψαριού διαιρείται σε ένα πολύ μεγάλο αριθμό n ίσων χρονικών διαστημάτων, και ότι το κλάσμα Z/n αντιπροσωπεύει την πιθανότητα να πεθάνει ένα ψάρι στη διάρκεια ενός τέτοιου χρονικού διαστήματος (που το καθένα είναι ίσο με το $1/n$ του έτους). Στην περίπτωση αυτή το Z αντιπροσωπεύει τον στιγμιαίο ρυθμό της ολικής θνησιμότητας και εκφράζεται σε ετήσια βάση. Επειδή το n είναι πολύ μεγάλο, το χρονικό διάστημα $1/n$ είναι πολύ μικρό. Έτσι, ο αριθμός των ατόμων που θα πεθάνουν σε κάθε $1/n$ χρονικό διάστημα θα είναι πάρα πολύ μικρός. Όμως, αθροιστικά για όλα τα n χρονικά διαστήματα μαζί, ο αριθμός των ατόμων που πεθαίνουν (και άρα η μείωση που συντελείται στον πληθυσμό) θα είναι πολύ σημαντικός.

Ας υποθέσουμε, για παράδειγμα, ότι το $n=1000$ και το $Z=2,8$. Τότε σε χρονικό διάστημα $1/1000$ του έτους θα πεθάνει το $2,8/1000=0,0028$, δηλαδή το 0,28% του αρχικού αριθμού των ατόμων. Αν ο αρχικός αριθμός των ατόμων του πληθυσμού είναι 1.000.000 άτομα, τότε στο πρώτο $1/1000$ διάστημα θα πεθάνουν 2.800 άτομα, ενώ θα παραμείνουν ζωντανά 997.200 άτομα. Στο αμέσως επόμενο $1/1000$ διάστημα θα πεθάνει το 0,28% των 997.200 ατόμων, δηλαδή 2.793 άτομα, και έτσι θα παραμείνουν ζωντανά 994.407 άτομα. Αν αυτό επαναληφθεί συνολικά 1000 φορές, τότε ο τελικός αριθμός των ζωντανών ατόμων θα είναι 60.000. Έτσι, ο αριθμός των ατόμων που θα πεθάνουν σε όλο το έτος ανέρχεται σε 940.000, δηλαδή το A είναι $(940.000/1.000.000) = 0,940$ (δηλαδή 94%). Από την εξίσωση 8.8, και θεωρώντας ότι $Z=2,8$, προκύπτει ότι $A=0,9392$, δηλαδή πολύ κοντά στον αριθμό που εκτιμήθηκε παραπάνω. Προφανώς δεν υπάρχει ανώτερο όριο στο μέγεθος της Z , αλλά το A δεν μπορεί να είναι μεγαλύτερο από το 1, δηλαδή δεν είναι δυνατό να πεθάνουν περισσότερα άτομα από όσα υπήρχαν αρχικά. Αντίθετα, όταν οι τιμές του Z είναι πολύ μικρές, τότε

οι τιμές του A είναι παραπλήσιες με αυτές του Z. Για παράδειγμα όταν το $Z=0,1$ το A είναι 0,0952, δηλαδή διαφέρει μόνο κατά 5%.

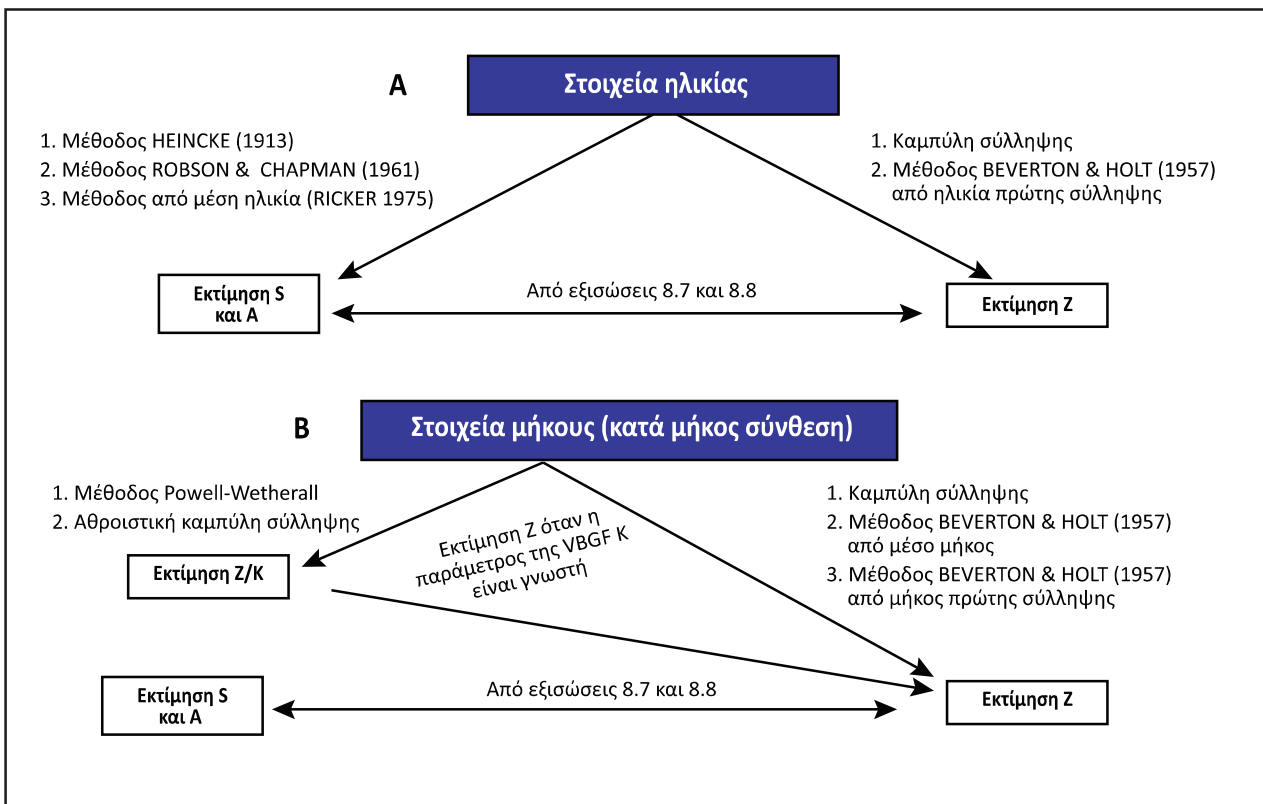
8.3. Μέθοδοι εκτίμησης ολικής θνησιμότητας

Στη δυναμική των ιχθυοπληθυσμών ιδιαίτερη σημασία έχει η εκτίμηση των στιγμιαίων ρυθμών θνησιμότητας, αφού οι ρυθμοί αυτοί είναι απαραίτητοι σε διάφορα αλιευτικά μοντέλα της δυναμικής των πληθυσμών.

Υπάρχουν διάφορες μέθοδοι εκτίμησης της ολικής θνησιμότητας, είτε απευθείας ως Z είτε ως A ή S, και οι εκτιμήσεις αυτές μπορούν να μετατραπούν από τη μια μορφή στην άλλη με τις εξισώσεις 8.7 και 8.8 (Εικόνα 8.2). Επειδή οι διαφορετικές μέθοδοι εκτίμησης της ολικής θνησιμότητας είναι συμπληρωματικές, η καλύτερη προσέγγιση είναι η εκτίμηση ενός εύρους και της μέσης τιμής των εκτιμήσεων που προκύπτουν από αυτές.

Η εκτίμηση της ολικής θνησιμότητας μπορεί να γίνει από στοιχεία μαρκαρίσματος και επανασύλληψης, στοιχεία ηλικίας και στοιχεία μήκους. Η συλλογή των στοιχείων μαρκαρίσματος και επανασύλληψης απαιτεί προγράμματα ειδικού σχεδιασμού, είναι πολυέξοδη και μακροχρόνια και η αξιολόγηση των στοιχείων δύσκολη (Ricker 1975, Annala 1979). Το θεωρητικό υπόβαθρο της εκτίμησης της ολικής θνησιμότητας από στοιχεία μαρκαρίσματος και επανασύλληψης δεν παρουσιάζεται εδώ.

Όλες οι υπόλοιπες μέθοδοι εκτίμησης της ολικής θνησιμότητας στηρίζονται στην παραδοχή του σταθερού συστήματος ισορροπίας (Sparre et al. 1989). Σύμφωνα με την παραδοχή αυτή, τόσο ο αριθμός των ατόμων που εισέρχονται στο απόθεμα των ενήλικων, όσο και η ολική θνησιμότητα κάθε ηλικιακής κλάσης είναι σταθερά από έτος σε έτος. Αυτό σημαίνει ότι δεν έχει σημασία αν εξεταστεί μια γενεά στη διάρκεια της ζωής της, δηλαδή αν εξεταστεί μια γενεά στα διαδοχικά έτη $t, t+1, t+2, \dots, t+n$ ή αν εξεταστεί ολόκληρος ο πληθυσμός που αποτελείται από πολλές διαφορετικές γενεές, καθεμιά από τις οποίες αντιστοιχεί στις διαφορετικές ηλικιακές κλάσεις σε μια συγκεκριμένη χρονική στιγμή. Η παραδοχή του συστήματος ισορροπίας δεν αποτελεί κανόνα στη φύση, αλλά είναι απαραίτητη προσέγγιση της πραγματικότητας (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 8.2. Μερικές από τις πιο σημαντικές μεθόδους εκτίμησης ολικής θνησιμότητας από στοιχεία ηλικίας (A) και μήκους (B). Για τις μεθόδους που φαίνονται στην εικόνα, αλλά δεν παρουσιάζονται στο κεφάλαιο αυτό, ο αναγνώστης μπορεί να ανατρέξει στους Sparre et al. (1989).

Θεωρητικά, η αλιευτική θνησιμότητα είναι πολύ μικρή στα νεαρά άτομα, γιατί αυτά ξεφεύγουν από τα αλιευτικά εργαλεία. Αντίθετα, η φυσική θνησιμότητα πρέπει να είναι μεγάλη στα νεαρά άτομα και μικρό-

τερη στα μεγάλα άτομα, αφού τα μικρά σε μέγεθος ψάρια έχουν ένα πολύ μεγαλύτερο φάσμα θηρευτών απ' ό τι τα μεγαλόσωμα (Carpenter et al. 1985, Vetter 1988, Sparre et al. 1989). Αυτή η διαφοροποίηση της αλιευτικής και της φυσικής στιγμιαίας θνησιμότητας με το μέγεθος του σώματος πιθανώς έχει ως αποτέλεσμα η συνολική στιγμιαία θνησιμότητα να παραμένει σταθερή στις διάφορες κλάσεις μήκους και ηλικίας. Η παραδοχή του σταθερού συστήματος σε ισορροπία προσεγγίζεται με βάση την κατά μήκος ή/και κατά ηλικία σύνθεση του συνόλου των ατόμων απ' όλα τα δείγματα που πιάστηκαν καθ' όλη τη διάρκεια της έρευνας (Ricker 1975, Sparre et al. 1989).

8.3.1. Εκτίμηση από στοιχεία ηλικίας

Μέθοδος HEINCKE

Ο Heincke χρησιμοποίησε την παρακάτω εξίσωση για την εκτίμηση του πραγματικού ετήσιου ρυθμού θνησιμότητας A (Heincke 1913):

$$A = \frac{N_t}{\sum N} \quad 8.10$$

όπου N_t είναι ο αριθμός των ατόμων στην ηλικία t και $\sum N$ είναι ο συνολικός αριθμός ατόμων με ηλικία μεγαλύτερη από t . Από την εξίσωση 8.10, και με βάση την εξίσωση 8.8, προκύπτει:

$$1 - e^{-Z} = \frac{N_t}{\sum N} \quad 8.11$$

ή:

$$e^{-Z} = 1 - \frac{N_t}{\sum N} = \frac{(\sum N - N_t)}{\sum N} \quad 8.12$$

Η εξίσωση 8.12 λαμβάνει, μετά από λογαριθμικό μετασχηματισμό, τη μορφή:

$$-Z = \ln(\sum N - N_t) - \ln \sum N \quad 8.13$$

Από την εξίσωση 8.13 είναι φανερό ότι η εκτίμηση της Z δεν απαιτεί να είναι γνωστός ο αριθμός ατόμων για κάθε ηλικία μεγαλύτερη από την ηλικία t , αφού στηρίζεται στον συνολικό αριθμό ατόμων που έχουν ηλικία μεγαλύτερη από t . Έτσι, η μέθοδος αυτή είναι ιδιαίτερα χρήσιμη στις περιπτώσεις που υπάρχουν υποψίες ότι ο προσδιορισμός της ηλικίας των μεγάλων σε μέγεθος ατόμων δεν είναι ακριβής.

Μέθοδος ROBSON & CHAPMAN

Σύμφωνα με τους Robson & Chapman (1961) η εκτίμηση του ρυθμού επιβίωσης από στοιχεία αριθμού ατόμων $N_0, N_1, N_2, \dots, N_n$ ανά κλάση ηλικίας $0, 1, 2, \dots, n$ προκύπτει από την εξίσωση:

$$S = \frac{T}{(\sum N + T - 1)} \quad 8.14$$

όπου:

$$\sum N = N_0 + N_1 + N_2 + \dots + N_n \quad 8.15$$

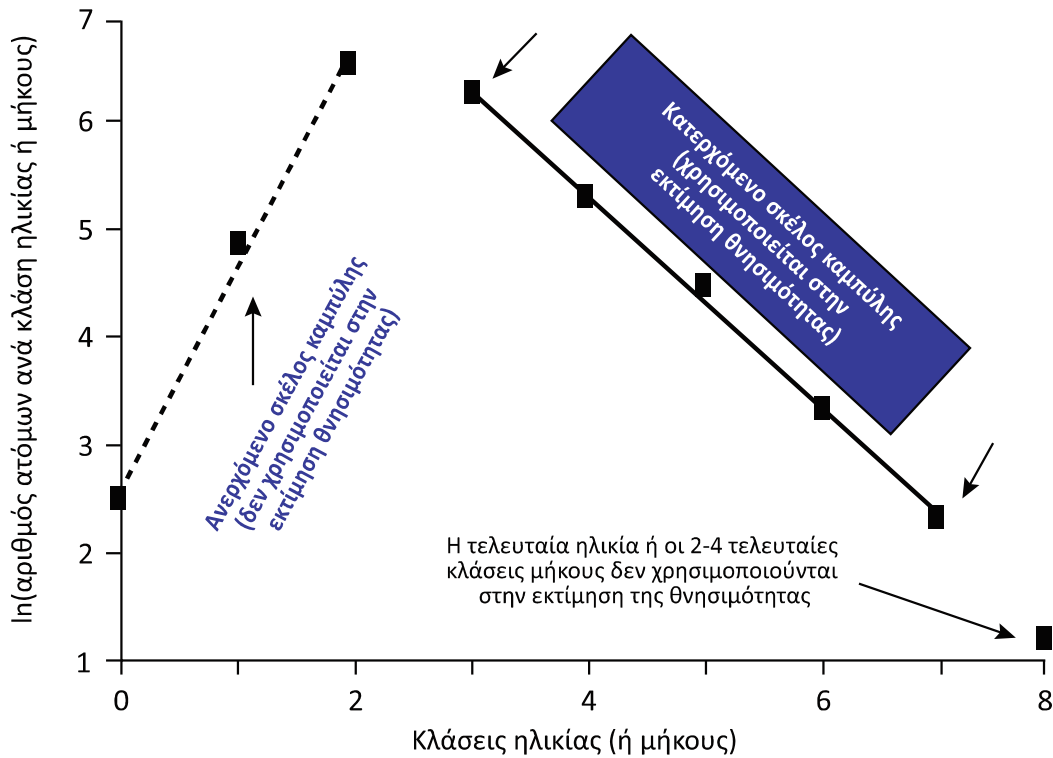
$$T = 1N_1 + 2N_2 + \dots + nN_n \quad 8.16$$

και:

$$Z = -\ln\left(\frac{T}{(\sum N + T - 1)}\right) \quad 8.17$$

Καμπύλη σύλληψης

Η φιλοσοφία της καμπύλης σύλληψης πάει πίσω στις αρχές του προηγούμενου αιώνα (Edser 1908). Ο Baganon (1918) ήταν αυτός που παρατήρησε ότι οι λογάριθμοι της συχνότητας ατόμων ανά κλάση μήκους σχηματίζουν καμπύλη με ένα ανερχόμενο αριστερό σκέλος, ένα ανώτερο καμπύλο τμήμα και ένα κατερχόμενο δεξιό σκέλος. Αυτό το γράφημα είναι γνωστό ως καμπύλη σύλληψης από μήκη (Ricker 1975). Το ίδιο ισχύει και για το γράφημα των λογάριθμων της συχνότητας των ατόμων ανά κλάση ηλικίας που είναι γνωστό ως καμπύλη σύλληψης από ηλικίες (Ricker 1975, Sparre et al. 1989). Στην εικόνα 8.3 παρουσιάζεται ένα παράδειγμα καμπύλης σύλληψης που αφορά την κορδέλα *Cepola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο.



Εικόνα 8.3. Περιγραφή της καμπύλης σύλληψης χρησιμοποιώντας ως παράδειγμα την κορδέλα *Cepola macrophthalmia* στον Ευβοϊκό Κόλπο (από Στεργίου 1991).

Γενικά, ένας πληθυσμός αποτελείται από κλάσεις ηλικίας που η καθεμιά έχει εκτεθεί σε θνησιμότητα ένα χρόνο περισσότερο από την αμέσως νεαρότερη κλάση ηλικίας. Έτσι το γράφημα του φυσικού λογάριθμου του αριθμού των ατόμων κάθε κλάσης με την ηλικία, για τις ηλικίες που έχουν πλήρη αντιπροσώπευση στο δείγμα, δηλαδή για τις ηλικίες που αποτελούν το κατερχόμενο σκέλος καμπύλης, δίνει ευθεία, η κλίση της οποίας είναι αριθμητικά ίση με τη Z (Εικόνα 8.3). Οι αρχικές ηλικίες, αυτές δηλαδή που αποτελούν το ανερχόμενο σκέλος καμπύλης, δεν χρησιμοποιούνται στην εκτίμηση της Z , γιατί, όπως αναφέρθηκε και προηγουμένως, τα μικρά ψάρια δεν αντιπροσωπεύονται πλήρως στο δείγμα, δηλαδή πιάνονται με μικρότερη συχνότητα σε σχέση με την αφθονία τους από ό,τι τα γηραιότερα άτομα (Sparre et al. 1989). Αυτό μπορεί να οφείλεται στο ότι (α) η μεγάλη πλειονότητα των νεαρών ατόμων βρίσκεται σε διαφορετική περιοχή από αυτήν όπου ψαρεύεται, (β) τα νεαρά άτομα δεν είναι ακόμα έτοιμα να αρπάξουν το δόλωμα ή να πιαστούν στα δίχτυα και (γ) τα νεαρά άτομα έχουν τέτοιο μέγεθος, ώστε να μπορούν να ξεφεύγουν από τα μάτια του αλιευτικού εργαλείου. Όταν το κατερχόμενο σκέλος της καμπύλης σύλληψης σχηματίζει ευθεία, τότε αυτό αποτελεί ένδειξη ότι δεν υπάρχουν ισχυρές διακυμάνσεις στην ένταση των ετήσιων κλάσεων στη διάρκεια της έρευνας, γεγονός που ενισχύει την παραδοχή του συστήματος ισορροπίας (Ricker 1975, Longhurst & Pauly 1987). Η καμπύλη σύλληψης από ηλικίες είναι μια από τις πιο διαδεδομένες μεθόδους υπολογισμού της ολικής στιγμιαίας θνησιμότητας Z (Sparre et al. 1989, Gayanilo et al. 2005).

Όσον αφορά τη μαθηματική έκφραση της καμπύλης σύλληψης, η μείωση του αριθμού των ατόμων μιας γενεάς στη διάρκεια του χρόνου είναι εκθετική και περιγράφεται από την εξίσωση 8.5, από την οποία προκύπτει ότι:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}$$

όπου N_0 είναι ο αριθμός των ατόμων μιας γενεάς τη χρονική στιγμή $t=0$, N_t είναι ο αριθμός των ατόμων που επιζούν τη χρονική στιγμή t και Z είναι ο στιγμιαίος ρυθμός με τον οποίο μειώνεται ο αριθμός των ατόμων της γενεάς. Η εξίσωση 8.18 παίρνει, μετά από λογαριθμικό μετασχηματισμό, τη μορφή:

$$\ln N_t = \ln N_0 - Zt \quad 8.19$$

Η εξίσωση 8.19 είναι γραμμική της μορφής $Y = a - bX$ όπου $a = \ln N_0$ και $b = Z$ και οι παράμετροι a και b υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων.

Για την εκτίμηση της Z με την καμπύλη σύλληψης χρησιμοποιούνται οι παρακάτω τύποι στοιχείων: (α) ο αριθμός ατόμων ανά ηλικία ή ποσοστά επί τοις εκατό, από ένα δείγμα που πιάστηκε σε μια χρονική στιγμή, (β) ο μέσος όρος του αριθμού ή του ποσοστού επί τοις εκατό, των ατόμων ανά ηλικία από πολλά δείγματα που πιάστηκαν σε διαφορετικές χρονικές στιγμές ενός ή περισσότερων ετών και (γ) η αλιευτική παραγωγή ανά μονάδα αλιευτικής προσπάθειας ανά ηλικία από παρατηρήσεις πολλών ετών, που σίγουρα παρέχουν εκτιμήσεις μεγαλύτερης ακρίβειας (Beverton & Holt 1957, Gulland 1983, Ricker 1975, Sparre et al. 1989). Σε όλες τις περιπτώσεις, τα δείγματα πρέπει να είναι αντιπροσωπευτικά της δομής του πληθυσμού.

8.3.2. Εκτίμηση από στοιχεία μήκους

Καμπύλη σύλληψης

Η ολική στιγμιαία θνησιμότητα Z μπορεί να εκτιμηθεί και από την κατά μήκος σύνθεση ενός πληθυσμού με τη μέθοδο της καμπύλης σύλληψης από μήκη (Pauly 1983, 1984β,γ).

Όπως αναφέρθηκε παραπάνω, η καμπύλη σύλληψης με βάση τα μήκη χρησιμοποιήθηκε στην αλιευτική έρευνα πολύ νωρίτερα από την καμπύλη σύλληψης με βάση τις ηλικίες (π.χ. Edser 1908). Όμως, οι πρώτες εφαρμογές της μεθόδου αυτής δεν ήταν αξιόπιστες, γεγονός που έστρεψε την προσοχή των ερευνητών στην καμπύλη σύλληψης από ηλικίες (Pauly 1987). Σήμερα η αξιοπιστία της μεθόδου αυτής είναι πολύ ικανοποιητική και η μέθοδος αυτή αποτελεί ένα σημαντικό εργαλείο της αλιευτικής βιολογίας.

Η καμπύλη σύλληψης από μήκη δίνει τη δυνατότητα να υπολογιστεί η Z από την κατά μήκος σύνθεση και τις παραμέτρους αύξησης K και L_∞ . Η μέθοδος αυτή στηρίζεται στη μετατροπή του μήκους σε ηλικία με τη χρήση της αντίστροφης VBGF εξίσωσης (Pauly 1983, 1984β,γ):

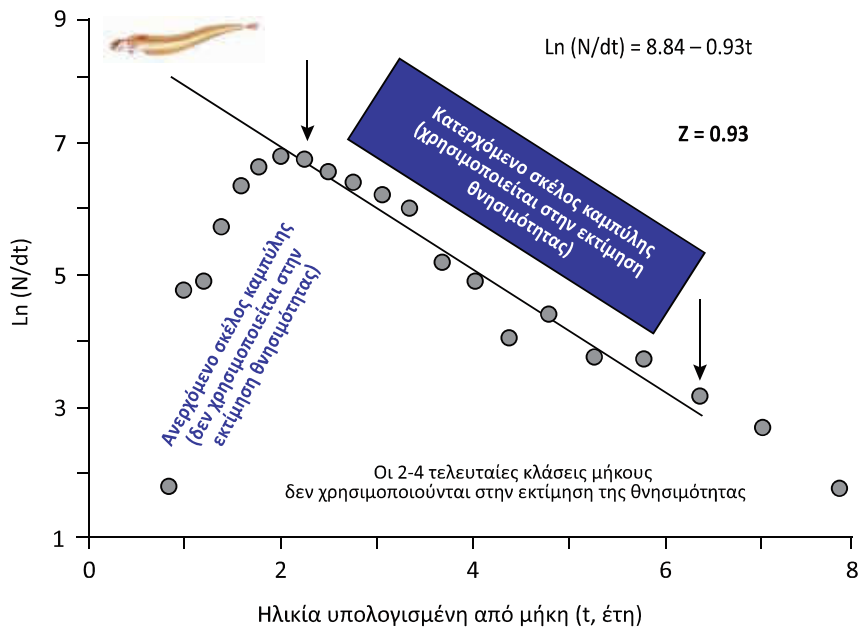
$$t_L = t_0 - \left(\frac{1}{K}\right) \ln\left(1 - \frac{L_t}{L_\infty}\right) \quad 8.20$$

Όμως, η μετατροπή του μήκους σε ηλικία είναι προβληματική, γιατί ο χρόνος που απαιτείται για την αύξηση ενός ψαριού από μια κλάση μήκους στην αμέσως επόμενη αυξάνει συνεχώς με την ηλικία. Η προσέγγιση του προβλήματος αυτού έγινε από τον Pauly (1983, 1984β,γ, 1998β), ο οποίος αντικατέστησε τον αριθμό ατόμων σε μια κλάση μήκους N με τον όρο $\frac{dN}{dt}$, όπου dt είναι ο χρόνος που απαιτείται για την αύξηση του ψαριού από το κατώτερο στο ανώτερο όριο μιας κλάσης μήκους. Η αντικατάσταση αυτή δίνει ξεχωριστή σημασία στο γεγονός ότι η αύξηση δεν είναι ίδια στις διαδοχικές κλάσεις μήκους. Η μαθηματική έκφραση της καμπύλης σύλληψης από μήκη έχει ως εξής (Εικόνα 8.4):

$$\ln\left(\frac{N}{\frac{dN}{dt}}\right) = a - Zt \quad 8.21$$

όπου N είναι ο αριθμός ατόμων που πιάστηκε με μήκη από L_1 ως L_2 (όρια της κλάσης μήκους) που αντιπροσώπωνται στις ηλικίες t_1 και t_2 , $dt (= t_2 - t_1)$ είναι ο χρόνος που απαιτείται για να αυξηθεί ένα ψάρι από το μήκος L_1 ως το μήκος L_2 , a είναι μια σταθερά και $t = (t_1 + t_2)/2$ είναι η σχετική ηλικία που αντιστοιχεί στο μέσο μήκος της κλάσης μήκους (δηλαδή της $L_1 - L_2$). Τα t_1 και t_2 υπολογίζονται από την αντίστροφη VBGF. Η εξίσωση 8.21 είναι γραμμική και οι παράμετροι a και Z υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων.

Όπως και στην περίπτωση της καμπύλης σύλληψης από ηλικίες, το ανερχόμενο σκέλος της καμπύλης (Εικόνα 8.4) δεν χρησιμοποιείται για την εκτίμηση της Z , αφού τα άτομα αυτά δεν έχουν πλήρη αντιπροσωπευση στο δείγμα (Sparre et al. 1989). Επιπλέον, οι τελευταίες 2-4 κλάσεις μήκους που βρίσκονται κοντά στο L_∞ δεν λαμβάνονται υπόψη στην εκτίμηση της Z (Εικόνα 8.4), γιατί όσο ένα ψάρι πλησιάζει το L_∞ τόσο η σχέση ανάμεσα στο μήκος και την ηλικία του γίνεται πιο ασαφής (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 8.4. Καμπύλη σύλληψης από μήκη για την κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον Ευβοϊκό Κόλπο. Τα βέλη δηλώνουν τις κλάσεις μήκους που χρησιμοποιήθηκαν για την εκτίμηση της Z.

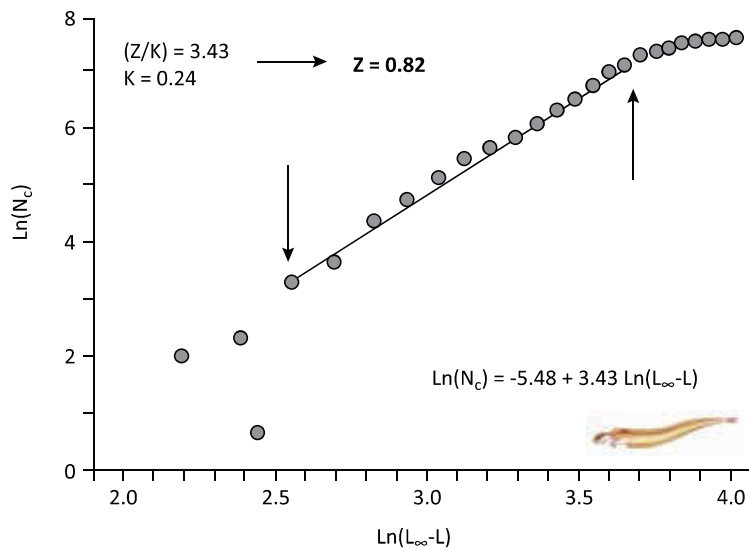
Αθροιστική καμπύλη σύλληψης

Ως αθροιστική καμπύλη σύλληψης (Jones & Van Zalinge 1981) ορίζεται το γράφημα του συνολικού αριθμού ατόμων N_c που έχουν μήκος μεγαλύτερο από L με τη σχέση $\text{Log}_e(L_\infty - L)$, όπου L είναι το κατώτερο όριο κάθε κλάσης μήκους. Οι Jones & Van Zalinge (1981) έδειξαν ότι για τις κλάσεις μήκους με πλήρη αντιπροσώπευση στο δείγμα ισχύει (Εικόνα 8.5):

$$\ln N_c = a + \left(\frac{Z}{K}\right) \ln(L_\infty - L)$$

8.22

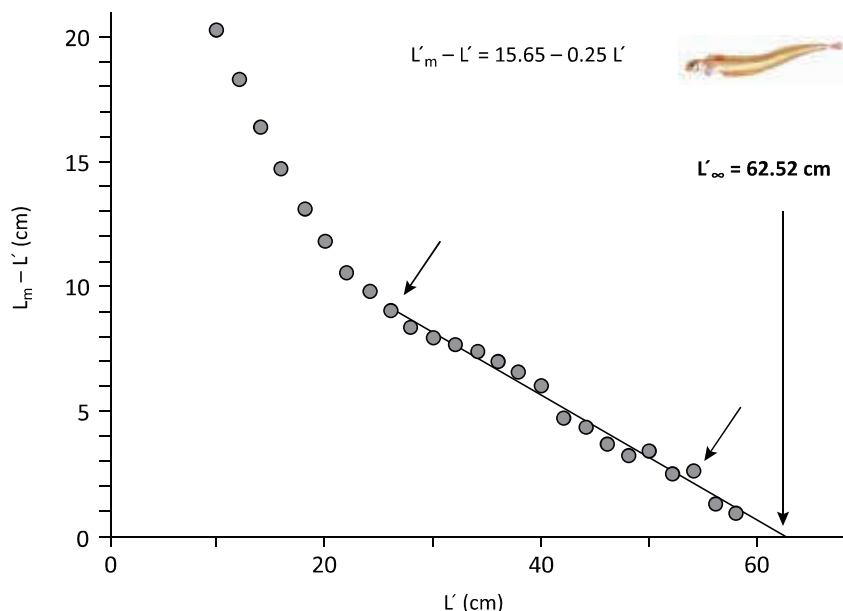
Η εξίσωση 8.22 είναι γραμμική της μορφής και οι παράμετροι a και υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων. Στη συνέχεια, και εφόσον είναι γνωστό το K , μπορεί να εκτιμηθεί το Z . Όπως και στην περίπτωση της καμπύλης σύλληψης από μήκη, τα αρχικά σημεία στο δεξιό μέρος της καμπύλης και οι τελευταίες 2-4 κλάσεις μήκους που βρίσκονται κοντά στο L_∞ (Εικόνα 8.5) δεν χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση της Z (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 8.5. Αθροιστική καμπύλη σύλληψης από μήκη για την κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον Ευβοϊκό Κόλπο. Τα βέλη δηλώνουν τις κλάσεις μήκους που χρησιμοποιήθηκαν για την εκτίμηση του Z/K (τροποποιημένη από Stergiou et al. 1992).

Μέθοδος POWELL-Wetherall

Ο Powell (1979) και οι Wetherall et al. (1987) ανέπτυξαν μια μέθοδο για την εκτίμηση του L_{∞} και του από κατά μήκος συνθέσεις (Sparre et al. 1989). Σύμφωνα με τη μέθοδο αυτή, το γράφημα του με το L' , όπου L_m είναι το μέσο μήκος όλων των ατόμων με μήκος μεγαλύτερο από L' και L' είναι το μήκος εκείνο για το οποίο όλα τα άτομα με μήκος μεγαλύτερο από L' αντιπροσωπεύονται πλήρως στο δείγμα, σχηματίζει ευθεία που τέμνει τον οριζόντιο άξονα στο L_{∞} (Εικόνα 8.6).



Εικόνα 8.6. Μέθοδος POWELL-WETHERALL όπως εφαρμόστηκε στην κορδέλα *Cepola macrophthalmia* του Ευβοϊκού Κόλπου (από Στεργίου 1991). Τα βέλη δείχνουν τις κλάσεις μήκους που χρησιμοποιήθηκαν για την εφαρμογή της μεθόδου.

Το γράφημα αυτό είναι γνωστό ως γράφημα Powell-Wetherall και χρησιμοποιείται επίσης και για μια πρώτη εκτίμηση του L_{∞} (Sparre et al. 1989, Gayanilo et al. 2005). Η μαθηματική έκφραση της μεθόδου αυτής είναι:

$$L_m - L' = a + bL' \quad 8.23$$

Η εξίσωση 8.23 είναι γραμμική της μορφής $Y=a+bX$ και οι συντελεστές υπολογίζονται με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων. Στη συνέχεια, το L_{∞} και το Z/K υπολογίζονται από τις σχέσεις:

$$L_{\infty} = -\frac{a}{b} \quad 8.24$$

και:

$$\frac{Z}{K} = -\frac{(1+b)}{b} \quad 8.25$$

Από την εξίσωση 8.25, και εφόσον είναι γνωστό το K , μπορεί να εκτιμηθεί η Z .

Όπως και παραπάνω τα αρχικά και τα τελευταία σημεία (Εικόνα 8.6) δε χρησιμοποιούνται για τις εκτιμήσεις (Sparre et al. 1989). Η εκτίμηση του Z/K αντί της εκτίμησης των δυο παραμέτρων χωριστά, που είναι πιο δύσκολη, έχει μεγάλη σημασία στην αλιευτική βιολογία, γιατί η σχέση του Z/K χρησιμοποιείται σε αρκετά αλιευτικά μοντέλα (Gulland 1983).

8.4. Μέθοδοι εκτίμησης φυσικής στιγμιαίας θνησιμότητας

Η εκτίμηση της φυσικής στιγμιαίας θνησιμότητας M , η οποία γίνεται με δυο βασικές κατηγορίες μεθόδων, τις άμεσες και τις εμπειρικές, αποτελεί ένα από τα σημαντικότερα προβλήματα στην αλιευτική επιστήμη. Όλες οι γνωστές μέθοδοι εκτίμησής της περιέχουν σφάλματα και υπόκεινται σε πολλούς περιορισμούς (Vetter 1988, Kenchington 2014). Τα σφάλματα αυτά μεγεθύνονται πολλαπλασιαστικά στα αποτελέσματα των αλιευτικών μοντέλων που στηρίζονται στη M (Vetter 1988). Έτσι, ως καλύτερη προσέγγιση θεωρείται η

εκτίμηση ενός εύρους της M που προκύπτει από τη χρήση διαφορετικών μεθόδων.

8.4.1. Άμεση εκτίμηση

Στην περίπτωση που ένα ιχθυαπόθεμα δεν αλιεύεται καθόλη τη διάρκεια του έτους και δεν μεταναστεύει σε περιοχές που αλιεύονται, και εφόσον η στιγμιαία αλιευτική θνησιμότητα $F=0$ τότε ισχύει ότι $Z=M$, γιατί $Z=F+M$. Σε αυτή την περίπτωση η εκτίμηση της M μπορεί να γίνει με όλες τις μεθόδους που χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση της Z (Εικόνα 8.2). Παρ' όλα αυτά αυτή η περίπτωση είναι σήμερα πολύ σπάνια στη φύση, αφού τα περισσότερα είδη ψαριών υπόκεινται σε κάποια μορφή αλιείας, με πιθανή εξαίρεση ορισμένα μεσοπελαγικά και βαθυπελαγικά μη εμπορικά είδη.

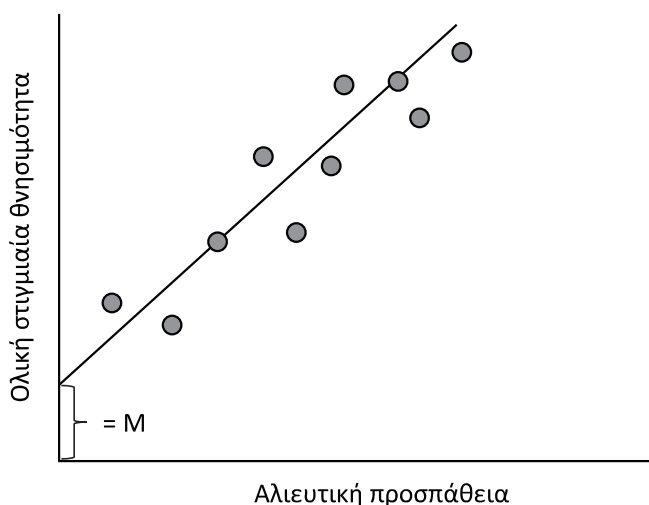
Μια άλλη άμεση μέθοδος εκτίμησης της M προκύπτει από το συνδυασμό διαχρονικών στοιχείων ολικής στιγμιαίας θνησιμότητας Z και αλιευτικής προσπάθειας (Beverton & Holt 1957, Gulland 1983, Sparre et al. 1989). Έτσι, όταν υπάρχουν διαθέσιμα στοιχεία της Z ενός αποθέματος για ένα μεγάλο αριθμό ετών και της αλιευτικής προσπάθειας (συμβολίζεται με f) για την αλίευση του αποθέματος τα έτη αυτά, τότε με βάση την εξίσωση $Z=F+M$ και την παραδοχή ότι η F είναι ανάλογη της αλιευτικής προσπάθειας, δηλαδή ότι (Sparre et al. 1989):

$$F = q f \quad 8.26$$

προκύπτει ότι:

$$Z = M + qf \quad 8.27$$

Η εξίσωση 8.27 είναι γραμμική της μορφής $Y=a+bX$. Η Z αντιπροσωπεύει την εξαρτημένη μεταβλητή και η αλιευτική προσπάθεια την ανεξάρτητη μεταβλητή. Έτσι, τα M και q , που αντιπροσωπεύουν τη σταθερά και την κλίση της γραμμικής εξίσωσης, μπορούν να υπολογιστούν με τη μέθοδο των ελαχίστων τετραγώνων. Το γράφημα της Z με την f για τα διάφορα έτη σχηματίζει ευθεία που τέμνει τον άξονα της θνησιμότητας στην τιμή της M (Εικόνα 8.7).



Εικόνα 8.7. Σχέση ανάμεσα στην ολική στιγμιαία θνησιμότητα Z και την αλιευτική προσπάθεια και εκτίμηση της φυσικής στιγμιαίας θνησιμότητας M .

Η παράμετρος q είναι γνωστή ως **συντελεστής συλληψιμότητας** (Κεφάλαιο 4) και δηλώνει το ποσοστό ενός αποθέματος που πιάνεται σε μια συγκεκριμένη αλιευτική προσπάθεια (Sparre et al. 1989). Η εκτίμηση της M με τη μέθοδο αυτή δεν είναι μεγάλης ακρίβειας, γιατί στηρίζεται στην παραδοχή ότι το q είναι σταθερό από έτος σε έτος. Η παραδοχή αυτή, ειδικά όταν τα στοιχεία αφορούν μια μεγάλη χρονική περίοδο πολλών δεκαετιών, είναι αμφισβητήσιμη εξαιτίας των αλλαγών στην αποδοτικότητα των αλιευτικών σκαφών και εργαλείων. Για παράδειγμα, μια ώρα αλιείας το 1950 δεν έχει το ίδιο q με μια ώρα αλιείας το 2010, αφού τα αλιευτικά σκάφη το 2010 είναι καλύτερα εξοπλισμένα (π.χ. πιο αποδοτικά αλιευτικά εργαλεία, μεγαλύτερες μηχανές, εξοπλισμένα με σύγχρονα βυθόμετρα και ηχοβολιστικά) από αυτά του 1950 (Sparre et al. 1989).

Τέλος, η M μπορεί να εκτιμηθεί και από το συνδυασμό στοιχείων που αφορούν τις αλληλεπιδράσεις θηρευτή-λείας και την ανάλυση του μελετούμενου είδους ανά γενεά (Vetter 1988). Η μέθοδος αυτή είναι ιδιαίτερα πολύπλοκη, απαιτεί πληθώρα δεδομένων και δεν παρουσιάζεται εδώ.

8.4.2. Εμπειρικές εξισώσεις

Επειδή η άμεση εκτίμηση της φυσικής θνησιμότητας M στις περιοχές που αλιεύονται είναι πολύ δύσκολη, έως αδύνατη, έχουν γίνει προσπάθειες για την έμμεση εκτίμησή της από άλλες βιολογικές παραμέτρους, ο προσδιορισμός των οποίων είναι σχετικά πιο εύκολος (Vetter 1988, Sparre et al. 1989, Kenchington 2014). Παρόλο που υπήρχαν διάφορες έρευνες οι οποίες, χρησιμοποιώντας δημοσιευμένα στοιχεία για ένα μεγάλο αριθμό αποθεμάτων, έδειξαν ότι υπάρχει στενή σχέση ανάμεσα στη M και την παράμετρο K της εξίσωσης αύξησης (Beverton & Holt 1959, Gunderson 1980), στην ουσία ο Pauly (1980) ήταν αυτός που διερεύνησε πιο διεξοδικά τη σχέση ανάμεσα στη M και τις παραμέτρους αύξησης.

Ο Pauly (1980) συνέλεξε από τη βιβλιογραφία δημοσιευμένα στοιχεία για τη M , τις παραμέτρους αύξησης K και L_{∞} και τη μέση θερμοκρασία του νερού (από υδρογραφικό χάρτη) για 175 αποθέματα λιμνοποτάμιων και θαλασσιών ψαριών, τα ολικά μήκη των οποίων κυμαίνονταν από 2 ως 1.226 cm, ενώ η μέση θερμοκρασία κυμαινόταν από 3 έως 30 °C. Στη συνέχεια προσάρμοσε στα στοιχεία αυτά την παρακάτω πολλαπλή γραμμική παλινδρόμηση, γνωστή ως εξίσωση Pauly:

$$\ln M = -0,0152 - 0,279L_{\infty} + 0,6543K + 0,463 \ln T \quad 8.28$$

όπου το L_{∞} εκφράζεται σε cm ολικού μήκους. Από την εξίσωση 8.29 μπορεί να υπολογιστεί η M ενός αποθέματος όταν είναι γνωστές οι παράμετροι αύξησης και η μέση θερμοκρασία του νερού (T). Η εξίσωση Pauly παρέχει μια πρώτη εκτίμηση της M και δηλώνει ότι ένα είδος με μικρό μήκος σώματος και μεγάλο K που ζει σε νερά με υψηλή θερμοκρασία χαρακτηρίζεται από μεγάλη φυσική θνησιμότητα. Ο Pauly (1980) αναφέρει ότι η εξίσωση αυτή πιθανώς υπερεκτιμά τη M για ορισμένα πελαγικά είδη που σχηματίζουν κοπάδια και πρότεινε για τα είδη αυτά την αντικατάσταση της τιμής M με 0,8M.

Η εξίσωση Pauly έχει υποστεί κριτική από διάφορους ερευνητές (Alagaraja 1989, Kenchington 2014). Για παράδειγμα, ο Kenchington (2014) έδειξε, χρησιμοποιώντας 13 ιχθυαποθέματα των οποίων η M ήταν γνωστή, ότι η εξίσωση Pauly παρέχει σχετικά ακριβείς εκτιμήσεις όταν η εκτίμηση της παραμέτρου K είναι αξιόπιστη, αλλά αποτυγχάνει σε είδη με μεγάλη διάρκεια ζωής και σε είδη που δεν φθάνουν ποτέ το L_{∞} . Παρ' όλα αυτά, η εξίσωση Pauly χρησιμοποιείται ευρέως στη διεθνή βιβλιογραφία, όπως γίνεται φανερό από τον μεγάλο αριθμό των αναφορών (που το 2015 ξεπερνούσαν τις 2500) στην αρχική δημοσίευση.

Οι Djabali et al. (1993) εφάρμοσαν τη μεθοδολογία του Pauly (1980) σε 56 Μεσογειακά αποθέματα ψαριών και πρότειναν την παρακάτω εξίσωση ειδικά για τα Μεσογειακά ιχθυοαποθέματα:

$$\log M = -0,736 - 0,114 \log L_{\infty} + 0,522K + 0,583 \log T \quad 8.29$$

Οι Longhurst & Pauly (1987) χρησιμοποιώντας τα στοιχεία του Pauly (1980) προσάρμοσαν την παρακάτω γραμμική εξίσωση παλινδρόμησης ανάμεσα στον λόγο και τη μέση θερμοκρασία του νερού:

$$\ln \left(\frac{M}{K} \right) = -0,22 + 0,30 \ln T \quad 8.30$$

Από την εξίσωση 8.30 μπορεί να υπολογιστεί η M όταν είναι γνωστό το K ενός αποθέματος και η μέση θερμοκρασία του νερού στην περιοχή όπου ζει το απόθεμα.

Οι Rikhter & Efanov (1959) συνέλεξαν δημοσιευμένα στοιχεία από τη βιβλιογραφία για τη M και την ηλικία πρώτης γεννητικής ωρίμασης (t_m) στην οποία το 50% των ατόμων ενός πληθυσμού είναι γεννητικά ώριμο (Κεφάλαιο 9). Στη συνέχεια προσάρμοσαν στα στοιχεία αυτά την παρακάτω γραμμική εξίσωση παλινδρόμησης:

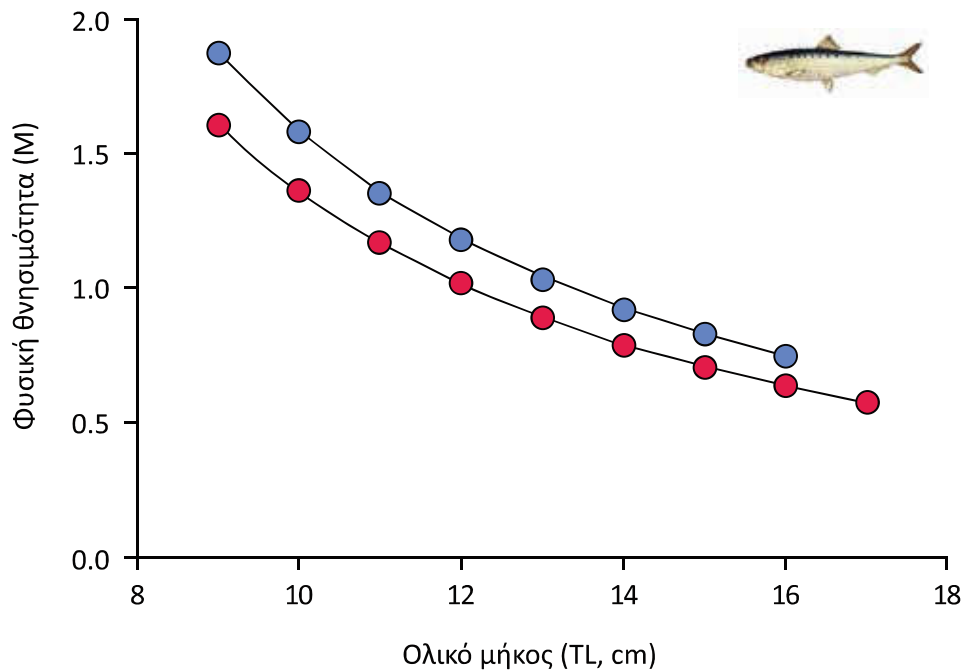
$$M = \frac{1,521}{t_m^{0,72}} - 0,155 \quad 8.31$$

Από την εξίσωση 8.32 μπορεί να υπολογιστεί η M όταν είναι γνωστή η t_m ενός αποθέματος.

Ο Hoenig (1983) συνέλεξε από τη βιβλιογραφία δημοσιευμένα στοιχεία σχετικά με τη μέγιστη ηλικία (t_{max}) και την ολική στιγμιαία θνησιμότητα για 84 ιχθυαποθέματα που ανήκαν σε 53 είδη, τα οποία όμως δεν είχαν εκτεθεί σε αλιευτική πίεση (δηλαδή $Z=M$). Στη συνέχεια προσάρμοσε στα στοιχεία αυτά την παρακάτω γραμμική εξίσωση:

$$\ln Z = 1,46 - 1,01 \ln t_{max} \quad 8.32$$

Η παραπάνω εξίσωση παίρνει τη μορφή στην περίπτωση που λαμβάνονται υπόψη και άλλες ταξινομικές ομάδες όπως τα μαλάκια. Από την εξίσωση 8.32 μπορεί να υπολογιστεί η $M (=Z)$ ενός αποθέματος που δεν υπόκειται σε αλιευτική πίεση όταν είναι γνωστή η t_{max} του αποθέματος αυτού. Αντί του t_{max} μπορεί επίσης να χρησιμοποιηθεί η μέση ηλικία των μεγαλύτερων σε μήκος ατόμων του δείγματος, για παράδειγμα η μέση ηλικία των 10 ή 20 μεγαλύτερων σε μήκος ατόμων (Sparre et al. 1989).



Εικόνα 8.8. Η φυσική θνησιμότητα (M) για τα αρσενικά και θηλυκά άτομα της σαρδέλας με το μήκος για τη σαρδέλα *Sardina pilchardus* με βάση την εξίσωση Gislason et al. 2010 (τροποποιημένη από Tsikliras & Koutrakis 2013).

Ο Roff (1984) έδειξε ότι η θεωρητική εξίσωση:

$$\ln M = \ln 3 + \ln L_{\infty} + \ln K + \ln \left(1 - \frac{L_m}{L_{\infty}} \right) - \ln L_m$$

8.33

όπου L_m είναι το μήκος της πρώτης γεννητικής ωρίμασης (Κεφάλαιο 9), παρέχει ικανοποιητική εκτίμηση της M για 30 αποθέματα ψαριών.

Οι Gislason et al. (2010) ανέπτυξαν, χρησιμοποιώντας τις διαθέσιμες μη εμπειρικές εκτιμήσεις της M για τα αποθέματα θαλάσσιων και υφάλμυρων ψαριών, την παρακάτω εμπειρική εξίσωση για την εκτίμησή της M από τις παραμέτρους αύξησης και το μήκος L ενός ψαριού στο εύρος της καμπύλης αύξησης του είδους (Εικόνα 8.8):

$$\ln M = 0,55 - 1,61 \ln L + 1,44 \ln L_{\infty} + \ln K$$

8.34

Η εξίσωση 8.34, τροποποιήθηκε στη συνέχεια από τους Charnov et al. (2013) ως εξής:

$$M = \left(\frac{L}{L_{\infty}} \right)^{-1,5} K$$

8.35

Ο Kenchington (2014) παρουσιάζει και διάφορες άλλες μεθόδους εκτίμησης της M . Γενικά, όλες οι εμπειρικές εξισώσεις έχουν πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα και μπορεί να δίνουν διαφορετικές εκτιμήσεις για ένα είδος (Kenchington 2014, Πίνακας 8.1), ενώ καμιά μέθοδος δεν μπορεί να δίνει ακριβείς εκτιμήσεις για όλα τα είδη ψαριών (Kenchington 2014). Έτσι, και εφόσον δεν είναι δυνατή η εκτίμηση της M με πιο προχωρημένες μεθόδους (π.χ. με τη τηλεμετρία, μαρκάρισμα-επανασύλληψη: Kenchington 2014), είναι γενικά επιθυμητή η εκτίμηση της M με περισσότερες από μια μεθόδους. Σε αυτή την περίπτωση μια τελική εκτίμηση μπορεί να προέλθει από το μέσο όρο όλων των διαφορετικών εκτιμήσεων (Stergiou & Papaconstantinou 1993). Σε οποιαδήποτε περίπτωση, όλες οι εκτιμήσεις της M πρέπει να συνοδεύονται και από μια εκτίμηση της αβεβαιότητας των εκτιμήσεων αυτών (Kenchington 2014).

Πίνακας 8.1. Εκτίμηση της φυσικής θνησιμότητας M της κορδέλας *Cepola macrophthalmia*, ενός μη εμπορικού είδους το οποίο μπορεί να θεωρηθεί ότι υπόκειται σε μηδενική ή χαμηλή αλιευτική πίεση, στον βόρειο και νότιο Ευβοϊκό με διαφορετικές μεθόδους (από Stergiou & Papaconstantinou 1993).

| Μέθοδος εκτίμησης φυσικής θνησιμότητας M | Β Ευβοϊκός | Ν Ευβοϊκός |
|--|-------------|-------------|
| 1. Hoenig (1983), ψάρια και άλλοι οργανισμοί | 0,55 | 0,87 |
| 2. Hoenig (1983), μόνο για ψάρια | 0,53 | 0,85 |
| 3. Pauly (1980) | 0,38-0,41 | 0,62-0,68 |
| 4. Longhurst & Pauly (1987) | 0,38-0,40 | 0,67-0,71 |
| 5. Καμπύλη σύλληψης από μήκη | 0,51 | 0,80 |
| 6. Αθροιστική καμπύλη σύλληψης από μήκη | 0,66 | 0,82 |
| 7. Καμπύλη σύλληψης από ηλικίες | 0,75 | 1,22 |
| 8. Beverton & Holt (1956) | 0,80 | 1,23 |
| Μέσος όρος των μεθόδων 5 έως 8 | 0,68 | 1,02 |

8.5. Αλιευτική στιγμιαία θνησιμότητα και ρυθμός εκμετάλλευσης

Η ορθολογική διαχείριση των ιχθυαποθεμάτων απαιτεί παρέμβαση στην αλιευτική στιγμιαία θνησιμότητα F . Στην περίπτωση που έχει υπολογιστεί η Z και η M , με τις μεθόδους που αναφέρθηκαν παραπάνω, τότε, επειδή $Z=F+M$, μπορεί να υπολογιστεί η F . Ο υπολογισμός της F από την αλιευτική προσπάθεια περιγράφεται στο Κεφάλαιο 4.

Η F μπορεί να υπολογιστεί επίσης και με την ανάλυση γενεάς (Pope 1972, Jones 1984). Η μέθοδος αυτή απαιτεί μια ανεξάρτητη εκτίμηση της M και στοιχεία αλιευτικής παραγωγής ανά κλάση ηλικίας στο αλίευμα και είναι ιδιαίτερα πολύπλοκη.

Ο **ρυθμός εκμετάλλευσης** (E) ενός αποθέματος εκφράζει τον αριθμό των θανάτων που προκαλούνται από την αλιεία σε σχέση με το σύνολο των θανάτων που προκαλούνται τόσο από την αλιεία, όσο και από φυσικές αιτίες (π.χ. πείνα, ασθένειες, θήρευση και γήρας) και παρέχει μια πρώτη εκτίμηση της κατάστασης ενός ιχθυαποθέματος, δηλαδή αν υπεραλιεύεται ή όχι.

Ο ρυθμός αυτός ορίζεται από τη σχέση (Ricker 1975):

$$E = \frac{F}{Z} = \frac{F}{F+M}$$

8.36

και παίρνει τιμές από 0 ως 1. Γενικά, για ένα ορθολογικά αλιεύομενο απόθεμα, η αλιευτική θνησιμότητα πρέπει να είναι ίση με τη φυσική θνησιμότητα, δηλαδή $E=0,5$. Έτσι, τιμές του E ενός αποθέματος μεγαλύτερες από 0,5 αποτελούν ένδειξη ότι το απόθεμα είναι υπεραλιευμένο (Gulland 1977, Pauly 1984α, Sparre et al. 1989). Παρ' όλ' αυτά, πρέπει να τονιστεί ότι πολλές φορές η εξίσωση 8.36 υποεκτιμά την πραγματική κατάσταση των αποθεμάτων (Beddington & Cooke 1983).

Προτεινόμενη βιβλιογραφία κεφαλαίου

Υπάρχουν πολλά συγγράμματα και εγχειρίδια που αφορούν τη θνησιμότητα και την εκτίμησή της, τα πιο σημαντικά από τα οποία είναι τα, κλασικά πλέον, συγγράμματα των Beverton & Holt (1957), Ricker (1975), Pitcher & Hart (1982), Pauly (1983, 1984α), Pauly & Morgan (1987), Gulland (1988), Sparre et al. (1989), στο οποίο στηρίζεται κυρίως το κεφάλαιο αυτό όσον αφορά τις μεθόδους εκτίμησης της θνησιμότητας, Sparre & Venema (1998), Hilborn & Walters (1992, 2003), Gayanilo et al. (2005) και King (2007).

Ασκήσεις

1. Να υπολογιστεί η μέση φυσική θνησιμότητα και η τυπική της απόκλιση ($\pm SD$) από τις εμπειρικές μεθόδους για υποθετικό είδος που σχηματίζει κοπάδια στο βόρειο Αιγαίο (μέση ετήσια επιφανειακή θερμοκρασία θάλασσας $T=15,7$ °C) και στη θάλασσα της Τυνησίας (μέση ετήσια επιφανειακή θερμοκρασία θάλασσας $T=19,1$ °C). Τα πληθυσμιακά χαρακτηριστικά των δύο πληθυσμών είναι ίδια ($L_{\infty}=25,95$ cm, $K=0,623$ έτη⁻¹ και $t_m=1,47$ έτη για το σύνολο των ατόμων).

α. Ποια είναι η σχέση της φυσικής θνησιμότητας με το γεωγραφικό πλάτος;

β. Πώς προκύπτει αυτό από την εξίσωση του Pauly;

γ. Ένας οργανισμός στον ισημερινό (γεωγραφικό πλάτος 0°) θα είχε μεγαλύτερη ή μικρότερη φυσική θνησιμότητα και γιατί;

δ. Αν η ολική θνησιμότητα είναι η ίδια και στις δυο περιοχές, ποιο απόθεμα δέχεται την υψηλότερη αλιευτική πίεση και γιατί;

2. Να υπολογιστεί η φυσική θνησιμότητα για 2 είδη καρχαριών που ωριμάζουν γεννητικά στο 30% του μέγιστου μήκους τους και για 2 είδη κλουπεοειδών που ωριμαζουν γεννητικά στο 60% του μέγιστου μήκους τους.

3. Ο αριθμός ατόμων ανά ηλικία ενός είδους στις ηλικίες 1 έως 12 έτη είναι 5, 8, 12, 14, 22, 17, 14, 11, 7, 3, 1 και 1 άτομα αντίστοιχα. Να υπολογιστεί η ολική θνησιμότητα Z.

9. Αναπαραγωγή

Σύνοψη

Στο κεφάλαιο αυτό παρουσιάζονται η αναλογία των φύλων στον πληθυσμό, τα στάδια γεννητικής ωρίμασης, η εποχή (έναρξη και διάρκεια) της αναπαραγωγικής περιόδου, οι ορισμοί και μέθοδοι εκτίμησης της ηλικίας και του μήκους πρώτης γεννητικής ωρίμασης και οι γενικοί ορισμοί και μέθοδοι εκτίμησης της γονιμότητας των ψαριών. Οι φοιτητές θα αποκτήσουν δεξιότητες σχετικά με τα βασικά εργαλεία και τις μεθόδους που χρησιμοποιούνται στην έρευνα της αναπαραγωγής στα ψάρια.

Εισαγωγή

Η αναπαραγωγή των ψαριών αποτελεί κεντρικό σημείο στη σύγχρονη αλιευτική βιολογία, οικολογία και διαχείριση για περισσότερο από 100 χρόνια (Holt & Byrnie 1898) λόγω της σημασίας της στη νεοσυλλογή (Beaugrand et al. 2003), την επιβίωση (Garvey et al. 2002), την αφθονία και τη βιομάζα ενός ιχθυοποθέματος, και συνεπώς στη μετέπειτα αλιευτική παραγωγή (Kjesbu & Witthames 2007).

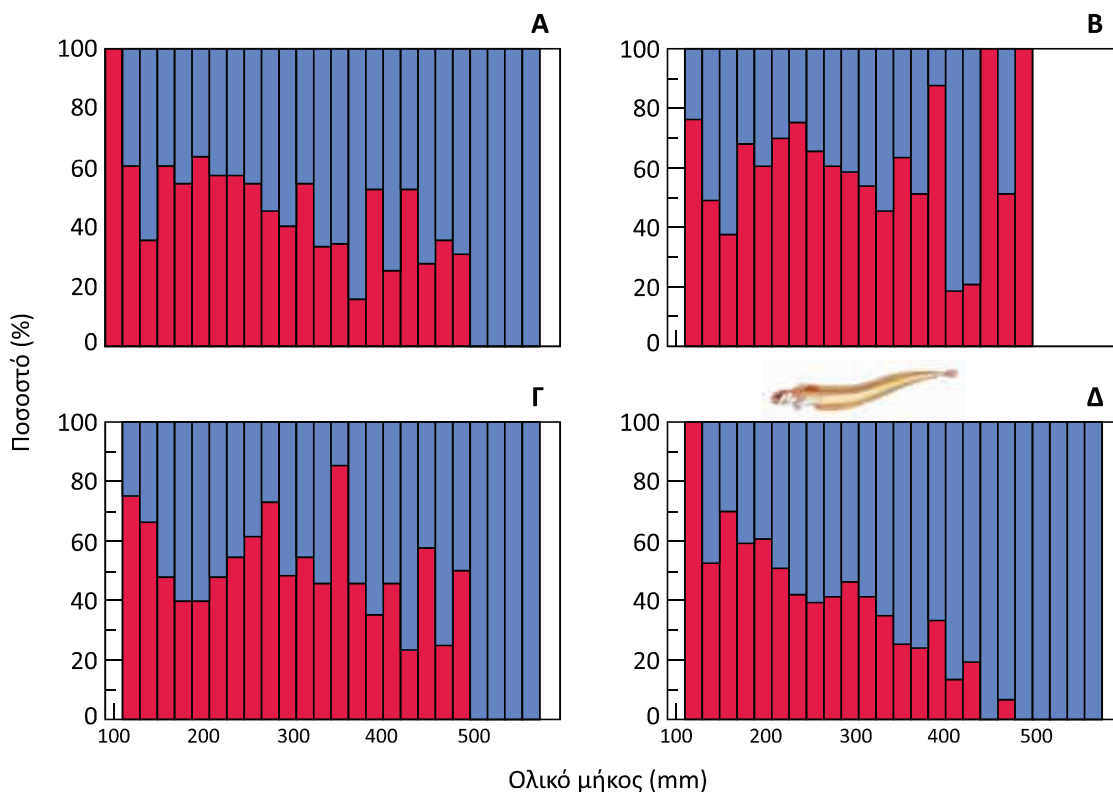
Συνεπώς, πολλά διαχειριστικά μέτρα βασίζονται στις αναπαραγωγικές στρατηγικές και συνήθειες των αλιευτικών αποθεμάτων καθώς θεωρείται ότι η ένταση της αναπαραγωγής καθορίζει την αντοχή των αποθεμάτων στην αλιευτική πίεση. Στην πραγματικότητα η αλιευτική πίεση είναι εκείνη που συχνά καθορίζει μέρος της αναπαραγωγικής στρατηγικής των οργανισμών και που προκαλεί εξελικτικές αλλαγές στους έντονα αλιευόμενους πληθυσμούς. Οι αλλαγές αυτές στοχεύουν στην προστασία του αναπαραγωγικού αποθέματος μέσω της αύξησης της αναπαραγωγικής προσπάθειας που προκαλεί η έντονη αλιευτική πίεση. Αυτό γίνεται είτε επισπεύδοντας τη γεννητική ωρίμαση (Olsen et al. 2004), είτε αυξάνοντας την παραγωγή ωοκυττάρων και σπέρματος (Hutchings 2002).

Από τις αναπαραγωγικές συνήθειες ενός αποθέματος είναι χρήσιμο να εξετάζεται η αναλογία μεταξύ των δύο φύλων στον πληθυσμό, τα στάδια γεννητικής ωρίμασης, η έναρξη και διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου (Tsikliras et al. 2010α), η ηλικία και το μήκος της πρώτης γεννητικής ωρίμασης (Tsikliras & Stergiou 2014β, 2015) και η γονιμότητα (Tsikliras et al. 2013δ).

9.1. Αναλογία των φύλων

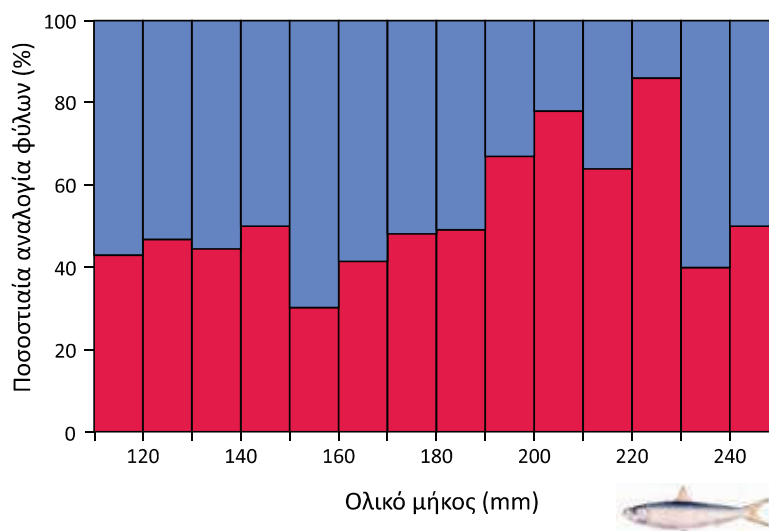
Η **αναλογία φύλων** (sex ratio), που συνήθως εκφράζεται ως λόγος των θηλυκών προς τα αρσενικά άτομα ενός πληθυσμού, δίνει πληροφορίες για τη σύνθεση του πληθυσμού και για την επικράτηση ενός φύλου ανάλογα με την εποχή, την περιοχή ή το μέγεθος του οργανισμού (Εικόνα 9.1). Η αναλογία των φύλων μπορεί επίσης να εξηγήσει τη συμπεριφορά ενός είδους σε κάποιο στάδιο της ζωής του, την αναπαραγωγική του στρατηγική και πιθανούς μηχανισμούς εξασφάλισης της βιωσιμότητας των απογόνων του (Blaxter & Hunter 1982).

Η αναλογία των φύλων είναι σημαντικό χαρακτηριστικό στην αλιευτική διαχείριση γιατί, ως πληθυσμιακή παράμετρος, περιλαμβάνεται σε διάφορα μοντέλα που χρησιμοποιούνται για την εκτίμηση της αναπαραγωγικής βιομάζας και τη συνολική πληθυσμιακή γονιμότητα (Marshall et al. 2006). Επίσης περιλαμβάνεται μεταξύ των παραγόντων που καθορίζουν το αναπαραγωγικό δυναμικό ενός αποθέματος (Jakobsen et al. 2009).



Εικόνα 9.1. Αναλογία των φύλων (κόκκινο: θηλυκά, μπλε: αρσενικά) της κορδέλας *Cepola macrophthalmalms* στον Ευβοϊκό Κόλπο σε σχέση με το μήκος σώματος και την εποχή (α) Σεπτέμβριος 1986-1987, (β) Δεκέμβριος 1986-1987, (γ) Μάρτιος 1987-1988 και (δ) Ιούνιος 1987-1988 (τροποποιημένη από Stergiou et al. 1996).

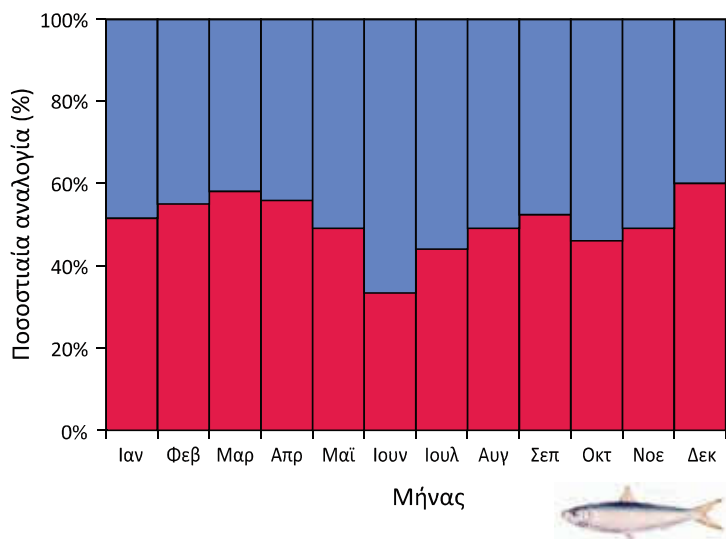
Αν και η αναλογία των φύλων σε φυσικούς πληθυσμούς ποικίλλει μεταξύ των ειδών και μεταξύ πληθυσμών του ίδιου είδους, στις περισσότερες περιπτώσεις θεωρείται ότι είναι ίση με τη μονάδα (Roff 1992). Δυσαναλογίες μεταξύ αρσενικών και θηλυκών παρατηρούνται στα ψάρια και συνήθως προκαλούνται από διαφορές των δύο φύλων στην αύξηση, τη θνησιμότητα ή το ενεργειακό κόστος της αναπαραγωγής (Wootton 1998). Για παράδειγμα, από την αναλογία των φύλων της κορδέλας *Cepola macrophthalmalms* στον Ευβοϊκό Κόλπο (Εικόνα 9.1), είναι φανερό ότι σε μήκη μεγαλύτερα από 500 mm κυριαρχούν τα αρσενικά άτομα, γεγονός που οφείλεται στην ταχύτερη αύξηση των αρσενικών ατόμων και τη υψηλότερη φυσική θνησιμότητα των θηλυκών ατόμων (Stergiou et al. 1996). Αντίθετα, η αναλογία των φύλων της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο έχει αντίθετο πρότυπο (Εικόνα 9.2) με τα θηλυκά να κυριαρχούν στα μεγαλύτερα μήκη ως αποτέλεσμα της υψηλότερης θνησιμότητας των αρσενικών ατόμων (Tsilikiras & Antonopoulou 2006). Τέλος, η αναλογία των φύλων διαφοροποιείται επίσης και από εποχή σε εποχή (Εικόνα 9.1).



Εικόνα 9.2. Αναλογία των φύλων (κόκκινο: θηλυκά, μπλε: αρσενικά) της φρίσσας *Sardinella aurita* σε σχέση με το μήκος σώματος στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsilikiras & Antonopoulou 2006).

Η αναλογία των φύλων επηρεάζεται σημαντικά από την αλιευτική δραστηριότητα καθώς τα πολύ επιλεκτικά αλιευτικά εργαλεία, που αλιεύουν συγκεκριμένες κλάσεις μήκους, μπορούν πρακτικά να συλλαμβάνουν τα άτομα του ενός φύλου μόνο (Jennings et al. 2001). Στα είδη που εμφανίζουν φυλετικό διμορφισμό (διαφορετικά χαρακτηριστικά μεταξύ αρσενικών και θηλυκών) ως προς την αύξηση, θνησιμότητα και διάρκεια ζωής, τα δύο φύλα επηρεάζονται με διαφορετικό τρόπο από την αλιεία (Fogarty & O'Brien 2009). Η επίδραση αυτή αφορά όλα τα είδη με φυλετικό διμορφισμό, αλλά μπορεί να είναι μεγαλύτερη στα διαδοχικά ερμαφρόδιτα ψάρια καθώς υπάρχει περίπτωση το ένα φύλο να αλιεύεται δυσανάλογα σε σχέση με το άλλο (Tsikliras & Stergiou 2014β, 2015).

Μερικά είδη της οικογένειας *Clupeidae* αποφεύγουν τον τεχνητό φωτισμό λίγο πριν και κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής τους δραστηριότητας. Τα ψάρια αποφεύγουν την συγκέντρωσή τους σε φωτεινές περιοχές κατά την διάρκεια της νύχτας, πριν ή κατά την διάρκεια της αναπαραγωγής τους. Η συμπεριφορά αυτή τους εξασφαλίζει την παραμονή τους σε περιοχές που είναι «αόρατα» από τους θηρευτές (της αλιείας συμπεριλαμβανομένης) για διάστημα μεγαλύτερο από 24 ώρες με αποτέλεσμα την προστασία του αναπαραγωγικού τους δυναμικού από την αλιευτική θνησιμότητα (Ben Yami 1976). Επιπλέον, αυτή η συμπεριφορά έχει ως αποτέλεσμα η αναλογία των φύλων την εποχή της αναπαραγωγής να ακολουθεί διαφορετικό πρότυπο. Έτσι, απουσία θηλυκών ατόμων από τις συλλήψεις των γρι-γρι έχει αναφερθεί για πολλά μικρά πελαγικά είδη ψαριών (Ben Yami 1976). Το φαινόμενο έχει πρόσφατα παρατηρηθεί και στις συλλήψεις της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο (Εικόνα 9.3), όπου φαίνεται ότι τα θηλυκά άτομα, όταν αναπαράγονται (Μάιος-Ιούνιος), είτε αποφεύγουν τη συγκέντρωση στο τεχνητό φως, είτε δημιουργούν ξεχωριστά κοπάδια, γεγονός που διευκολύνει την αποφυγή της αλίευσης και της θήρευσής τους και συνεπώς συμβάλλει στην προστασία του αναπαραγωγικού δυναμικού του αποθέματος (Tsikliras & Antonopoulou 2006).



Εικόνα 9.3. Αναλογία των φύλων (κόκκινο: θηλυκά, μπλε: αρσενικά) της φρίσσας *Sardinella aurita* σε σχέση με τον μήνα σύλληψης στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsikliras & Antonopoulou 2006).

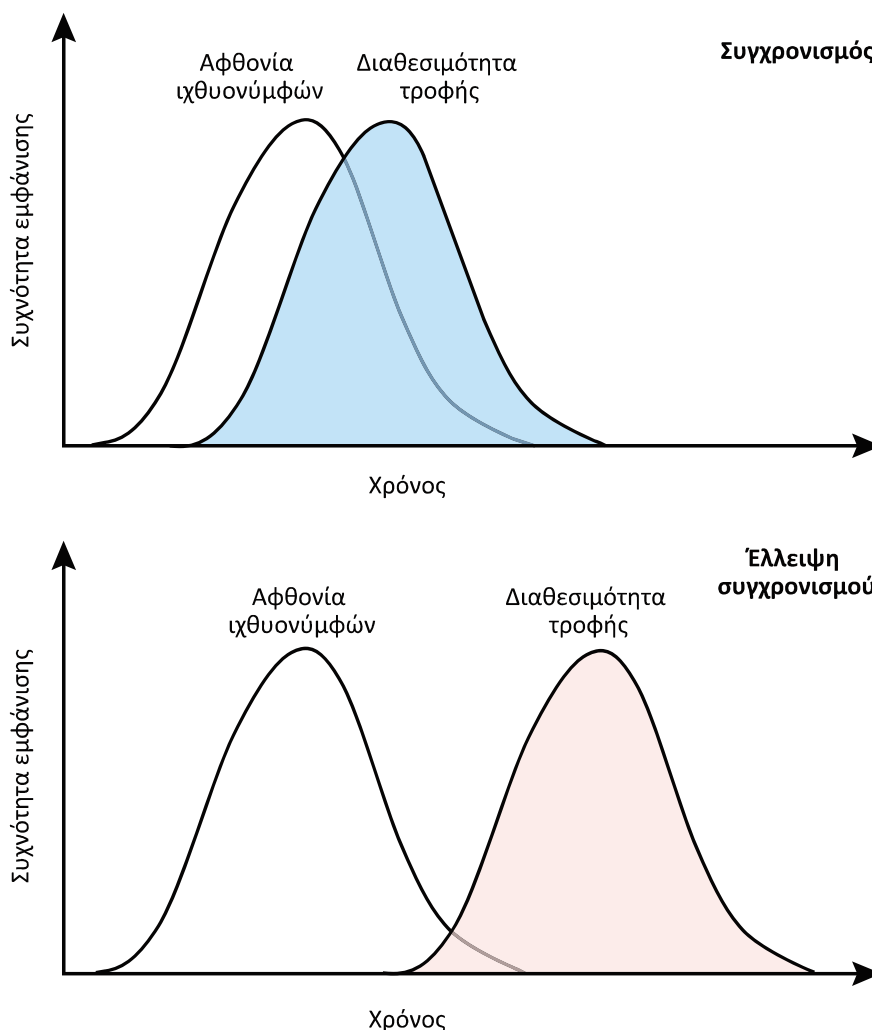
Επίσης, η επιλεκτική αφαίρεση των μεγαλόσωμων ατόμων ενός αποθέματος από την αλιεία (Tsikliras & Polymeros 2014) μπορεί να προκαλέσει δυσαναλογίες μεταξύ των δύο φύλων, είτε επειδή η αναλογία φύλων διαφέρει ανάλογα με το μέγεθος (Tsikliras & Antonopoulou 2006, Εικόνες 9.1 και 9.2), είτε επειδή κάποια θαλάσσια είδη παρουσιάζουν διαδοχικό **ερμαφροδιτισμό** (όπως είδη των οικογενειών *Sparidae*, *Serranidae* και *Labridae*). Επιλεκτική αλιεία ως προς το μέγεθος ή το φύλο μπορεί να προκαλέσει μείωση του μήκους αλλαγής φύλου και ανισορροπία στην αναλογία των φύλων, καθώς και σε περιορισμό σπέρματος (Pears et al. 2006).

Στα διαδοχικά ερμαφρόδιτα είδη, δηλαδή τα είδη που αρχικά ωριμάζουν ως ενός φύλου και μετά αλλάζουν στο άλλο φύλο, η αυξημένη αλιευτική θνησιμότητα επηρεάζει περισσότερο το φύλο που εκφράζεται αργότερα. Έτσι, στα **πρωτόγυνα** είδη (αυτά που από θηλυκά μετατρέπονται σε αρσενικά), όπως το φαγγρί *Pagrus pagrus*, η γώπα *Boops boops* ο ροφός *Epinephelus marginatus* το λυθρίνι *Pagellus erythrinus* και η κατσούλα *Xyrichthys novacula*, τα αρσενικά άτομα είναι μεγαλύτερα σε μέγεθος από τα θηλυκά άτομα, πιο ευάλωτα στην αλιεία και η αφαίρεσή τους μπορεί να οδηγήσει σε περιορισμένη γονιμοποίηση (Ρανλιον et al. 2009). Η επιλεκτική αφαίρεση των μεγαλύτερων σε μέγεθος αρσενικών ροφών στην Ιταλία οδήγησε σε αναλογία 3,7 θηλυκών για κάθε αρσενικό (Tsikliras et al. 2010α). Αντίθετα, στα **πρώτανδρα** είδη (αυτά που από

αρσενικά μετατρέπονται σε θηλυκά), όπως η σάλπα *Sarpa salpa*, η μουρμούρα *Lithognathus mormyrus* και η τσιπούρα *Sparus aurata*, τα θηλυκά είναι μεγαλύτερα και συνεπώς αλιεύονται σε υψηλότερους ρυθμούς από τα αρσενικά άτομα. Η δυσανάλογη αφαίρεση περισσότερων θηλυκών ατόμων μπορεί να οδηγήσει σε μειωμένη πληθυσμιακή γονιμότητα (Marshall et al. 1998). Τα **σύγχρονα ερμαφρόδιτα** είδη (αυτά που έχουν ταυτόχρονα λειτουργικούς όρχεις και ωοθήκες, αλλά δεν αυτογονιμοποιούνται), όπως το μυτάκι *Diplodus puntazzo*, αντιμετωπίζουν τα ίδια προβλήματα με τα γονοχωριστικά είδη.

9.2. Εποχή (έναρξη και διάρκεια) αναπαραγωγής

Η **εποχή αναπαραγωγής** (spawning period) κατέχει κυρίαρχο ρόλο στην αλιευτική διαχείριση σε περιοχές όπου η διαχειριστική πολιτική βασίζεται σε εποχικές απαγορεύσεις αλιευτικών εργαλείων, τα οποία με τη σειρά τους σχετίζονται με την αναπαραγωγική δραστηριότητα ενός ή περισσότερων αποθεμάτων (Tsikliras et al. 2010α). Πολλές μεσογειακές χώρες (Ισπανία: Millán 1999, Κροατία: Cetinić et al. 2002, Ελλάδα: Stergiou et al. 1997) έχουν υιοθετήσει την εποχική απαγόρευση συρόμενων αλιευτικών εργαλείων (κυρίως τρατών βυθού) ως το κυριότερο διαχειριστικό τους μέτρο. Σύμφωνα με το διαχειριστικό σχέδιο της μηχανότρατας που εκδόθηκε το 2014, η αλιεία με τράτα βυθού απαγορεύεται στις ελληνικές θάλασσες κάθε έτος από την 24^η Μαΐου μέχρι την 30^η Σεπτεμβρίου προστατεύοντας έτσι τα περισσότερα **παραβενθικά** (περιλαμβάνουν τα **βενθοπελαγικά** και **βενθικά** ή **βύθια** ψάρια) ψάρια που αναπαράγονται τους καλοκαιρινούς μήνες (Tsikliras et al. 2010α). Παρομοίως, με το διαχειριστικό σχέδιο του γρι-γρι, που επίσης εκδόθηκε το 2014, η αλιεία με γρι-γρι απαγορεύεται από τις 15 Δεκεμβρίου μέχρι το τέλος Φεβρουαρίου προστατεύοντας έτσι το αναπαραγωγικό δυναμικό της σαρδέλας *Sardina pilchardus* που αναπαράγεται το χειμώνα.



Εικόνα 9.4. Σχηματική απεικόνιση του συγχρονισμού της αναπαραγωγικής περιόδου με τη υψηλότερη διαθεσιμότητα τροφής στο οικοσύστημα που επιτρέπει καλύτερες συνθήκες για την επιβίωση των ιχθυονυμφών. Έλλειψη συγχρονισμού με τη διαθεσιμότητα τροφής μπορεί να οδηγήσει σε χαμηλή μελλοντική αφθονία και βιομάζα στο απόθεμα και συνεπώς χαμηλή αλιευτική παραγωγή. Η υπόθεση αυτή διατυπώθηκε από τον Cushing (1990).

Σε πολλά είδη η ακριβής έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου εξαρτάται από τη θαλάσσια θερμοκρασία (Gillet & Dubois 2007, Tsikliras 2007). Σε περίπτωση που συνεχιστεί η αύξηση της θαλάσσιας θερμοκρασίας στη Μεσόγειο (Tsikliras 2008) και επαληθευτούν τα δυσοίωνα κλιματικά σενάρια, μπορεί να μεταβληθεί η αναπαραγωγική στρατηγική διαφόρων ειδών που θα αναπαράγονται νωρίτερα μέσα στο έτος αφού η επιθυμητή θερμοκρασία για την αναπαραγωγή θα έχει επιτευχθεί νωρίτερα. Άρα, θα χρειαστεί να επαναπροσδιοριστούν τα μέτρα διαχείρισής τους που βασίζονται σε εποχικές απαγορεύσεις αλιευτικών εργαλείων (Tsikliras et al. 2010α).

Ως προς την εποχή αναπαραγωγής, τα περισσότερα μεσογειακά αποθέματα αναπαράγονται προς το τέλος της άνοιξης ή στην αρχή του καλοκαιριού (Πλαίσιο 9.1, Tsikliras et al. 2010α), κάτι που αποτελεί μάλλον παγκόσμιο πρότυπο, τουλάχιστον στην εύκρατη και υποτροπική ζώνη (Wootton 1984). Η εαρινή/καλοκαιρινή αναπαραγωγή εξασφαλίζει τη διατροφή των ιχθυονυμφών, αφού η παρουσία τους συγχρονίζεται με την αφθονία ζωοπλαγκτού στις παράκτιες περιοχές (Fernández de Puellas et al. 2003), ενώ τα θερμότερα νερά ενισχύουν την ιχθυονυμφική αύξηση (Sabatés et al. 2007).

Ο Cushing (1990) χρησιμοποίησε τον όρο «σύγχρονη-ασύγχρονη» υπόθεση (match-mismatch) για να εξηγήσει τη διαχρονική μεταβλητότητα στη νεοσυλλογή των αλιευτικών αποθεμάτων ψαριών (Εικόνα 9.4). Η «σύγχρονη-ασύγχρονη» υπόθεση θεωρεί ότι η έναρξη και η διάρκεια της αναπαραγωγής –άρα και η χρονική εμφάνιση των ιχθυονυμφών– είναι σχετικά σταθερή κάθε χρόνο. Όταν συγχρονίζεται με την κορύφωση της πρωτογενούς παραγωγής και της αφθονίας ζωοπλαγκτού που ακολουθεί αμέσως μετά (Εικόνα 9.4), μεγιστοποιείται η επιβίωση των απογόνων, ενώ όταν η εμφάνιση των ιχθυονυμφών δεν συγχρονίζεται με τη λεία τους, τότε η θνησιμότητα είναι υψηλότερη και η νεοσυλλογή, δηλαδή ο αριθμός των ατόμων που θα ενσωματωθούν στον ενήλικο πληθυσμό, μειώνεται (Cushing 1990). Κατά συνέπεια μειώνεται η μελλοντική αφθονία και η βιομάζα του αποθέματος και επηρεάζεται η αλιευτική παραγωγή. Προκειμένου να συγχρονιστεί η παρουσία των ιχθυονυμφών στο οικοσύστημα με την υψηλότερη διαθεσιμότητα τροφής που παρατηρείται στο τέλος της άνοιξης στις εύκρατες και υποτροπικές περιοχές, τα περισσότερα ψάρια των περιοχών αυτών έχουν επιλέξει το τέλος της άνοιξης για την κορύφωση της αναπαραγωγικής τους περιόδου (Tsikliras et al. 2010α).

Η ακριβής έναρξη και διάρκεια της αναπαραγωγικής περιόδου ενός είδους μπορεί να εντοπιστεί από τους δείκτες αναπαραγωγικής δραστηριότητας εφόσον αυτοί έχουν προσδιοριστεί σε μηνιαία βάση τόσο για τα αρσενικά, όσο και για τα θηλυκά άτομα ενός πληθυσμού.

Δείκτες αναπαραγωγικής δραστηριότητας

Ο αναπαραγωγικός κύκλος πολλών ψαριών της εύκρατης ζώνης εκφράζεται από σημαντικές αλλαγές στο μέγεθος των ωοθηκών και των όρχεων κατά τη διάρκεια του έτους (DeLahunty & De Vlamming 1980). Έτσι, οι ωοθήκες και οι όρχεις μεγαλώνουν σε μέγεθος όταν ένα είδος πρόκειται να αναπαραχθεί. Οι παρακάτω δείκτες περιγράφουν το μέγεθος των ωοθηκών και των όρχεων σε σχέση με το βάρος του ψαριού και χρησιμοποιούνται ως δείκτες αναπαραγωγικής δραστηριότητας με σκοπό τον εντοπισμό της αναπαραγωγικής περιόδου στη διάρκεια του έτους (Wootton 1990). Εξάιρεση αποτελούν οι ελασμοβράγχιοι στους οποίους ο προσδιορισμός των σταδίων γεννητικής ωριμότητας σχετίζεται με το μήκος των εξωτερικών οργάνων σύζευξης (γονοπόδια) που διαθέτουν (Crim & Glebe 1990). Από τους δείκτες αναπαραγωγικής δραστηριότητας, ο γοναδοσωματικός δείκτης είναι αυτός που έχει χρησιμοποιηθεί εκτενώς.

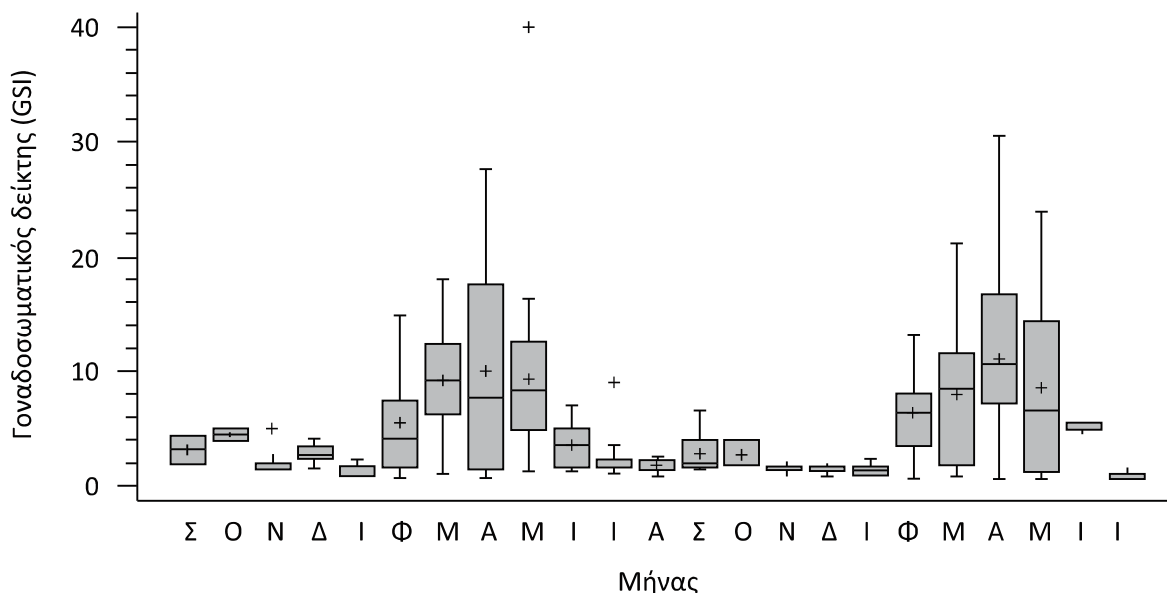
Γοναδοσωματικός δείκτης

Ο **γοναδοσωματικός δείκτης** (gonadosomatic index, GSI) προσδιορίζεται από τη σχέση μεταξύ του βάρους των ωοθηκών και των όρχεων και του σωματικού βάρους του οργανισμού (Jakobsen et al. 2009):

$$GSI = \frac{GW}{W} \times 100$$

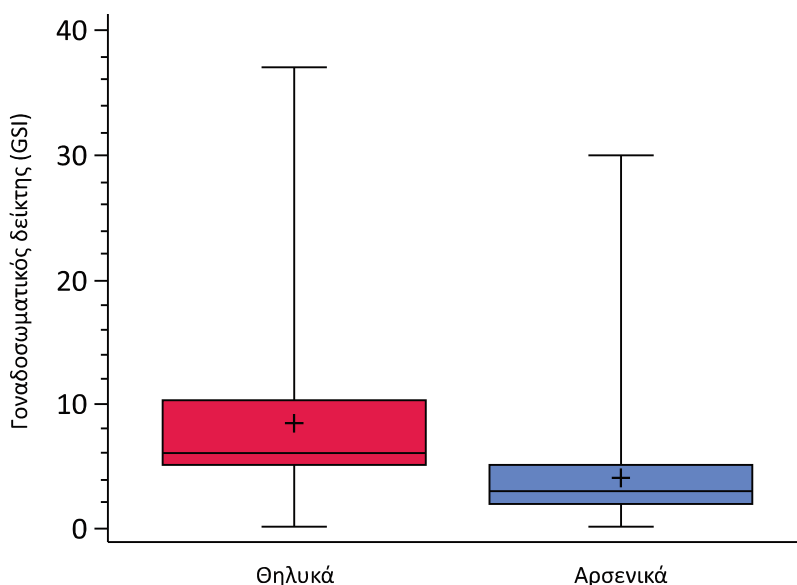
9.1

όπου GSI είναι ο γοναδοσωματικός δείκτης, GW είναι το βάρος των ωοθηκών ή των όρχεων σε g και W είναι το ολικό ή καθαρό σωματικό βάρος σε g. Η περίοδος αναπαραγωγής ενός είδους εντοπίζεται όταν ο γοναδοσωματικός δείκτης είναι αυξημένος, όπως φαίνεται για τους μήνες Φεβρουάριο μέχρι Μάιο για τον μαρμαρογωβιά *Pomatoschistus marmoratus* στην εκβολή του Ποταμού Στρυμόνα (Εικόνα 9.5). Από την εικόνα 9.5 φαίνεται ότι δεν είναι απαραίτητο όλα τα άτομα ενός πληθυσμού να αναπαράγονται ακριβώς τους ίδιους μήνες μέσα στην αναπαραγωγική περίοδο, ούτε φυσικά να έχουν τις ίδιες τιμές GSI (Koutrakis & Tsikliras 2009).



Εικόνα 9.5. Μηνιαία διακύμανση του γοναδοσωματικού (GSI) των θηλυκών ατόμων του μαρμαρογωβιού *Pomatoschistus marmoratus* στην εκβολή του Ποταμού Στρυμόνα (Σεπτέμβριος 1997-Ιούλιος 1999). Η μέση τιμή διακρίνεται με + (τροποποιημένη από Koutrakis & Tsikliras 2009).

Συνήθως ο γοναδοσωματικός δείκτης σχετίζεται με το μέγεθος του ατόμου και είναι μεγαλύτερος στα μεγαλύτερα άτομα ενός πληθυσμού (Shatunovskii & Ruban 2009). Αυτό σημαίνει ότι η επιλεκτική αφαίρεση των μεγαλύτερων ατόμων που συζητήθηκε παραπάνω (Κεφάλαιο 5) μπορεί να μειώσει το αναπαραγωγικό δυναμικό και εξαιτίας της επίδρασης στον γοναδοσωματικό δείκτη (Sadovy 2001). Γενικά, ο γοναδοσωματικός δείκτης είναι υψηλότερος στα θηλυκά από ό,τι στα αρσενικά άτομα ενός πληθυσμού (Wootton 1998, Εικόνα 9.6), χωρίς όμως να αποκλείονται και εξαιρέσεις σε αυτόν τον βασικό κανόνα (Tsikliras et al. 2010α).



Εικόνα 9.6. Γοναδοσωματικός δείκτης (GSI) των θηλυκών και αρσενικών ειδών ψαριών της Μεσογείου. Η μέση τιμή διακρίνεται με + (τροποποιημένη από Tsikliras et al. 2010α).

Οι εξαιρέσεις εντοπίζονται στα μικρά και μεσαία πελαγικά ψάρια, όπως ο γαύρος *Engraulis encrasicolus*, η σαρδέλα *Sardina pilchardus*, η φρίσσα *Sardinella aurita* και ο κολιός *Scomber colias* τα θηλυκά των οποίων διασκορπίζουν τα ωοκύτταρά τους στο περιβάλλον και απαιτούν μεγάλες ποσότητες σπέρματος και συνεπώς μεγαλύτερους όρχεις για να γονιμοποιηθούν επιτυχώς (Tsikliras et al. 2010α). Επίσης, τα αρσενικά άτομα ενός πληθυσμού μπορεί να έχουν υψηλότερο γοναδοσωματικό δείκτη από τα θηλυκά, δηλαδή μεγαλύτερο σχετικό βάρος όρχεων σε σχέση με τις ωοθήκες, όταν δύο ή περισσότερα αρσενικά ανταγωνίζονται για να γονιμοποιήσουν τα ίδια ωοκύτταρα, φαινόμενο που ονομάζεται **σπερματικός ανταγωνισμός** (sperm competition) και παρατηρείται σε πληθυσμούς με δυσαναλογία φύλων (Stockley et al. 1997).

Δείκτης ετήσιου αναπαραγωγικού καταμερισμού

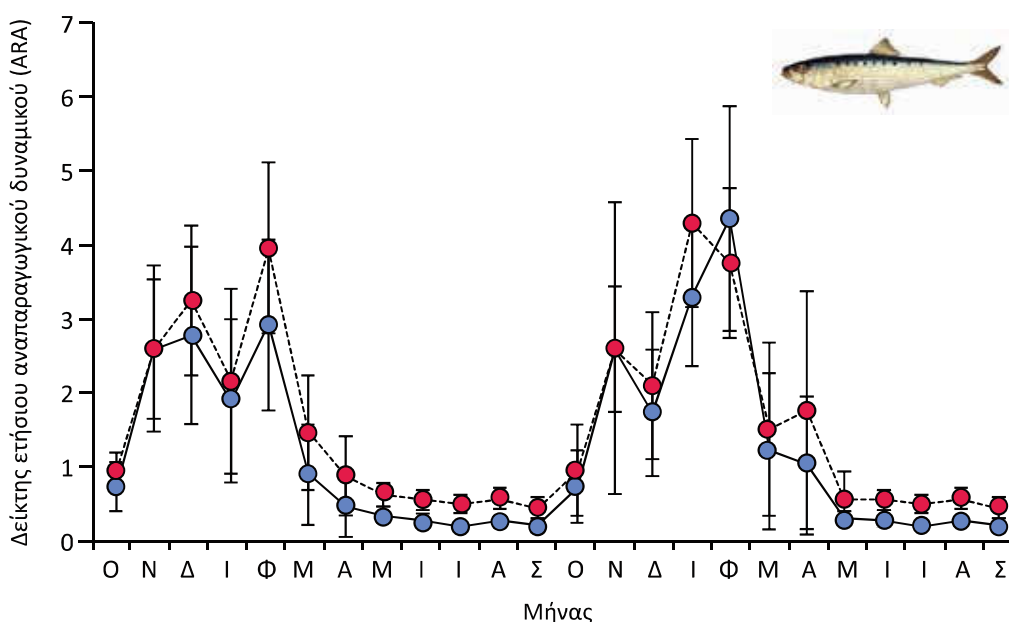
Ο δείκτης ετήσιου αναπαραγωγικού καταμερισμού (annual reproductive allocation, ARA) επίσης περιγράφει το σχετικό μέγεθος των ωοθηκών και των όρχεων και χρησιμοποιείται εναλλακτικά ως δείκτης αναπαραγωγικής δραστηριότητας (Meffe 1991):

$$ARA = \frac{GW}{GW + NW} \times 100$$

9.2

όπου ARA είναι ο **δείκτης ετήσιου αναπαραγωγικού καταμερισμού**, GW είναι το βάρος των ωοθηκών ή των όρχεων σε g και NW είναι το καθαρό σωματικό βάρος σε g. Η διαφορά με τον γοναδοσωματικό δείκτη είναι ότι ο δείκτης αυτός χρησιμοποιεί το άθροισμα του βάρους των ωοθηκών ή των όρχεων και του καθαρού βάρους, δηλαδή δεν λαμβάνει υπόψη τα υπόλοιπα όργανα και το λίπος, ενώ ο γοναδοσωματικός δείκτης χρησιμοποιεί το ολικό ή καθαρό βάρος χωρίς να διαφοροποιούνται οι ωοθήκες και οι όρχεις σε σχέση με τα υπόλοιπα όργανα.

Ο δείκτης ARA έχει χρησιμοποιηθεί σε συνδυασμό με τη θαλάσσια θερμοκρασία για να προσδιοριστεί η επίδραση της θερμοκρασίας στην ακριβή έναρξη της αναπαραγωγικής περιόδου της σαρδέλας *Sardina pilchardus* και της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο, οι οποίες βρέθηκε ότι ξεκινούν να αναπαράγονται όταν η θερμοκρασία πέσει κάτω από τους 16 °C (σαρδέλα) ή όταν ξεπεράσει τους 20 °C (φρίσσα) (Tsikliras 2007).



Εικόνα 9.7. Μηνιαία διακύμανση του δείκτη αναπαραγωγικού δυναμικού (ARA) των θηλυκών (μαύροι κύκλοι) και αρσενικών (κόκκινοι κύκλοι) ατόμων της σαρδέλας *Sardina pilchardus* στο βόρειο Αιγαίο (Οκτώβριος 2000-Σεπτέμβριος 2002) (τροποποιημένη από Tsikliras & Koutrakis 2013).

Ιδανικά, οι παραπάνω δείκτες προσδιορίζονται σε μηνιαία βάση για το σύνολο των ατόμων και εφαρμόζονται ξεχωριστά σε κάθε φύλο (Εικόνα 9.7), όπως φαίνεται για τη σαρδέλα *Sardina pilchardus* και ανά κλάση μεγέθους.

Αναπαραγωγή Μεσογειακών ψαριών

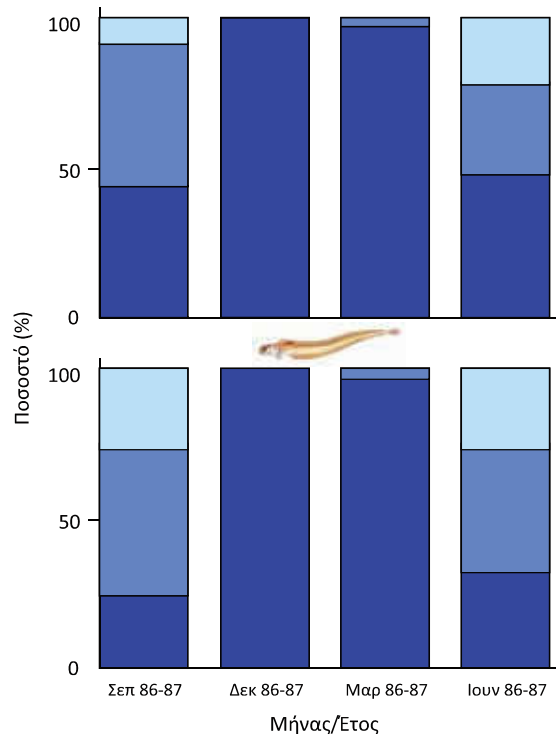
Τα περισσότερα Μεσογειακά αποθέματα ψαριών αναπαράγονται στο τέλος της άνοιξης και στην αρχή του καλοκαιριού (λυθρίνι *Pagellus erythrinus*, σκιάς *Sciaena umbra*, μουρμούρα *Lithognathus mormyrus*, γαύρος *Engraulis encrasicolus*, κορδέλα *Cepola macrophthalma*, φρίσσα *Sardinella aurita*, κουτσομούρα *Mullus barbatus*, μπαρμπούνη *Mullus surmuletus*), ενώ λίγα είδη αναπαράγονται στην αρχή της άνοιξης (γώπα *Boops boops*, πρασινογωβιός *Zosterisessor ophiocephalus*) και τους χειμερινούς μήνες (λαβράκι *Dicentrarchus labrax*, σαρδέλα *Sardina pilchardus*, λειψός *Helicolenus dactylopterus*, βελανίτσα *Chelon labrosus*) και ακόμη λιγότερα τους φθινοπωρινούς μήνες (μαυράκι *Liza ramada*, κακαρέλος *Diplodus vulgaris*), ενώ υπάρχουν και είδη που αναπαράγονται καθ'όλη τη διάρκεια του έτους όπως ο μπακαλιάρος *Merluccius merluccius* (Tsikliras et al. 2010α).

Η αναπαραγωγική περίοδος των περισσότερων μεσογειακών αποθεμάτων (70%) διαρκεί από δύο έως τέσσερις μήνες, ενώ τα υπόλοιπα (30%) παρουσιάζουν εκτεταμένη αναπαραγωγική περίοδο που ξεπερνά τους τέσσερις μήνες και μπορεί να διαρκέσει ολόκληρο το έτος. Πολλά συγγενικά μεταξύ τους είδη που ζουν στην ίδια περιοχή και έχουν παρόμοιες διατροφικές και περιβαλλοντικές απαιτήσεις έχουν επιλέξει να αναπαράγονται διαδοχικούς μήνες χωρίς αλληλοεπικάλυψη. Με τον τρόπο αυτόν αποφεύγεται ο ανταγωνισμός των απογόνων τους και εξασφαλίζεται υψηλότερη πιθανότητα επιβίωσής τους. Τέτοια παραδείγματα διαδοχικής και μη αλληλοεπικαλυπτόμενης αναπαραγωγικής περιόδου είναι τα είδη των οικογενειών *Mugilidae* και *Sparidae* στη Μεσόγειο (Tsikliras et al. 2010α) αλλά και η σαρδέλα *Sardina pilchardus* με τον γαύρο *Engraulis encrasicolus* (Tsikliras 2014β).

9.3. Στάδια γεννητικής ωρίμασης

Η μακροσκοπική παρατήρηση των σταδίων ωρίμασης στις ωθήκες και στους όρχεις μπορεί να δώσει πληροφορίες για την εποχή αναπαραγωγής και για τη γενικότερη αναπαραγωγική συμπεριφορά των ψαριών. Συνήθως για τον προσδιορισμό των σταδίων γεννητικής ωριμότητας στα ψάρια χρησιμοποιείται η κλίμακα των έξι σταδίων του Nikolskii (Nikolskii 1963). Με βάση την κλίμακα αυτή ώριμα θεωρούνται τα άτομα που βρίσκονται σε στάδιο IV ή μεγαλύτερο (Πίνακας 9.1).

Ένα παράδειγμα εφαρμογής της κλίμακας αυτής παρουσιάζεται στην εικόνα 9.8, όπου είναι φανερό ότι η κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον Ευβοϊκό Κόλπο αναπαράγεται την περίοδο Ιούνιο-Σεπτέμβριο, αφού την περίοδο αυτή το ποσοστό των ατόμων στο στάδιο VI είναι μεγαλύτερο.



Εικόνα 9.8. Στάδια γεννητικής ωρίμασης (στάδια I-III με σκούρο μπλε, IV-V με μπλε και VI ανοιχτό μπλε) της κορδέλας *Cepola macrophthalma* στον Ευβοϊκό Κόλπο για τα αρσενικά (πάνω) και θηλυκά άτομα (κάτω) σε τέσσερις εποχές την περίοδο 1986-1988 (τροποποιημένη από Stergiou et al. 1996).

Υπάρχουν, όμως, πολλές κλίμακες προσδιορισμού των σταδίων γεννητικής ωρίμασης που αναφέρονται στα γενικά χαρακτηριστικά των ωθηκών και των όρχεων και μπορούν να χρησιμοποιηθούν τροποποιημένες για πολλά είδη ψαριών. Ενδεικτικά αναφέρεται η κλίμακα των οκτώ σταδίων του Kesteven (Kesteven 1960), καθώς και αυτή των τεσσάρων σταδίων (1: ανώριμο, 2: ωρίμαση, 3: αναπαραγωγή, 4: ανάπαυση) που είναι πιο εύχρηστη και χρησιμοποιείται στις δειγματοληψίες MEDITS με πειραματική τράτα βυθού στη Μεσόγειο (Holden & Raitt 1974). Ωστόσο, είναι πάντα προτιμότερος ο προσδιορισμός των σταδίων ωρίμασης που γίνεται με κλίμακες που έχουν προσαρμοστεί ή κατασκευαστεί ειδικά για να περιγράψουν τα στάδια ωρίμασης συγκεκριμένων ειδών. Τέτοιες δημοσιευμένες κλίμακες υπάρχουν για αρκετά είδη της Μεσογείου, όπως η φρίσσα *Sardinella aurita* (Fontana 1969), και του Ατλαντικού, όπως ο πλευρονήκτης *Pleuronectes platessa* (Bromley 2000).

Πίνακας 9.1. Τα στάδια γεννητικής ωρίμασης σύμφωνα με την κλίμακα Nikolskii (Nikolskii 1963).

| Στάδιο | Περιγραφή |
|----------------|---|
| I. Ανώριμα | Νεαρά άτομα που δεν έχουν αναπαραχθεί ποτέ (παρθένα). Γονάδες πάρα πολύ μικρού μεγέθους. Όρχεις και ωθήκες διαφανείς και άχρωμοι. |
| II. Ανάπαυση | Τα προϊόντα αναπαραγωγής δεν έχουν αρχίσει ακόμη να αναπτύσσονται. Γονάδες πολύ μικρού μεγέθους. Τα ωκύτταρα δεν είναι ευδιάκριτα με γυμνό μάτι. |
| III. Ωρίμαση | Τα ωκύτταρα διακρίνονται με γυμνό μάτι. Πολύ γρήγορη και συνεχιζόμενη αύξηση των γονάδων σε βάρος. Οι όρχεις αποκτούν απαλό ροζ χρώμα. |
| IV. Ωριμότητα | Οι γονάδες έχουν αποκτήσει το μέγιστο βάρος τους, αλλά τα προϊόντα αναπαραγωγής δεν εκκρίνονται με την εφαρμογή ελαφριάς πίεσης στην κοιλιά. Όρχεις λευκοί, ωκύτταρα στρογγυλά. |
| V. Αναπαραγωγή | Σπέρμα και ωκύτταρα εκκρίνονται με την εφαρμογή πολύ ελαφριάς πίεσης στην κοιλιά. |
| VI. Εξάντληση | Όρχεις και ωθήκες άδαιοι, ίσως με μερικά υπολείμματα σπέρματος και ωκυττάρων αντίστοιχα. Η γενετική οπή είναι ερεθισμένη. |

9.4. Πρώτη γεννητική ωρίμαση

Η **γεννητική ωριμότητα** (sexual maturity) στα ψάρια εξαρτάται κυρίως από το μέγεθος του είδους και ως γενικός κανόνας ισχύει ότι τα μικρόσωμα είδη ζουν λιγότερο και ωριμάζουν νωρίτερα (Beverton & Holt 1957, Tsikliras & Stergiou 2014β). Η ωρίμαση των γονάδων ρυθμίζεται κυρίως από τις ορμονικές εκκρίσεις της υπόφυσης αλλά και από τις περιβαλλοντικές (φωτοπερίοδος, θερμοκρασία) και άλλες εξωγενείς συνθήκες (έλλειψη θηρευτών) που είναι κατάλληλες για την επιβίωση των αυγών, των ιχθυονυμφών και των νεαρών ατόμων (Stacey 1984). Το μέγεθος στο οποίο ένα είδος ωριμάζει γεννητικά ποικίλλει μεταξύ των ειδών, μεταξύ των πληθυσμών ενός είδους, αλλά μπορεί να ποικίλλει και μεταξύ των ατόμων ενός πληθυσμού. Τα αίτια αυτής της διαφοροποίησης είναι γενετικά και περιβαλλοντικά (Wootton 1990). Γενικά, το μέγεθος στο οποίο ένα είδος ωριμάζει γεννητικά επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες μεταξύ των οποίων η διαθεσιμότητα τροφής και οι περιβαλλοντικές συνθήκες (Sampson & Al-Jufaily 1999).

Το μήκος της **πρώτης γεννητικής ωρίμασης** (length at maturity, L_m) ορίζεται ως το μέσο μήκος στο οποίο τα άτομα ενός πληθυσμού ωριμάζουν γεννητικά για πρώτη φορά ή το μέγεθος εκείνο στο οποίο το 50% των ατόμων είναι γεννητικά ώριμα (Froese & Binohlan 2000), ενώ έχουν διατυπωθεί ή χρησιμοποιούνται και άλλοι ορισμοί (Tsikliras et al. 2013δ). Το L_m είναι σημαντικός διαχειριστικός παράγοντας που χρησιμοποιείται για τον υπολογισμό του ποσοστού των ατόμων ενός εκμεταλλεύσιμου πληθυσμού που ωριμάζουν και αναπαράγονται (Tsikliras et al. 2013δ). Η γνώση του L_m είναι απαραίτητη ιδιαίτερα σε περιπτώσεις που το **ελάχιστο επιτρεπόμενο μέγεθος αλίευσης** (minimum landing size, MLS) αποτελεί το κύριο διαχειριστικό εργαλείο (Tsikliras & Stergiou 2014β). Το L_m είναι καθοριστικό για διαχειριστικούς σκοπούς, καθώς ένας οργανισμός πρέπει να έχει αναπαραχθεί τουλάχιστον μια φορά πριν αλιευτεί, έτσι ώστε να διασφαλιστεί με τον ελάχιστο τρόπο η αντικατάσταση του ατόμου από τους απογόνους του (Beverton & Holt 1957). Αυτό σημαίνει ότι το μήκος σύλληψης θα πρέπει να είναι μεγαλύτερο από το L_m (Trippel 1995). Επίσης, το L_m , σε συνδυασμό με το εύρος μηκών ενός είδους που συλλαμβάνονται από ένα συγκεκριμένο αλιευτικό εργαλείο, μπορεί να καθορίσει το άνοιγμα ματιού του εργαλείου και έτσι την **επιλεκτικότητά** του (Stergiou et al. 2009β). Η υπερβολική αλίευση μικρών και ανώριμων ατόμων μπορεί να οδηγήσει σε αυξητική υπεραλίευση (Leonart 1999) που επηρεάζει τα μεγαλόσωμα είδη, που αυξάνουν αργά, ζουν πολλά χρόνια και ωριμάζουν αργά στη ζωή τους (Froese et al. 2008).

Όπως συμβαίνει και με την επιλεκτικότητα των αλιευτικών εργαλείων (Petraakis & Stergiou 1997), έτσι και το L_m μπορεί να χρησιμοποιηθεί για περιγραφικούς και αναλυτικούς σκοπούς, καθώς θεωρείται ότι όλα τα άτομα ωριμάζουν σε αυτό το μέγεθος (Jennings et al. 2001). Το μήκος αυτό αποτελεί σημαντική βιολογική παράμετρο τόσο για την αύξηση, όσο και για την αναπαραγωγή, γιατί μετά τη γεννητική ωρίμαση μέρος της ενέργειας που χρησιμοποιούταν για την αύξηση διοχετεύεται στην ωρίμαση των γονάδων και σε μερικές περιπτώσεις στην πραγματοποίηση αναπαραγωγικών μεταναστεύσεων (Ni & Sandeman 1984, Tsikliras et al. 2007β). Ωστόσο, ακόμη δεν έχει ξεκαθαριστεί αν η έναρξη της αναπαραγωγής σταματά την αύξηση ή αν

η παύση της αύξησης δίνει το ερέθισμα για την έναρξη της αναπαραγωγής (Pauly 2010). Ως πληθυσμιακό χαρακτηριστικό, το L_m μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως δείκτης για τη διάκριση μεταξύ διαφορετικών αποθεμάτων (Ni & Sandeman 1984).

Στη συλλογή δεδομένων για τον προσδιορισμό του L_m θα πρέπει να αποφεύγεται η χρήση επιλεκτικών εργαλείων, γιατί δεν παρέχει αντιπροσωπευτικά δείγματα γεγονός που οδηγεί σε εσφαλμένη εκτίμηση του L_m (Jennings et al. 2001). Το ίδιο ισχύει και στην περίπτωση της χρήσης δειγμάτων από εμπορικά είδη που εκφορτώνονται, καθώς στα δείγματα αυτά περιλαμβάνονται περισσότερα μεγάλα άτομα (άρα υπάρχουν και περισσότερα ώριμα), γεγονός που οδηγεί σε υπερεκτίμηση του L_m (Echeverria 1987b). Ο χρόνος της συλλογής των δειγμάτων είναι επίσης καθοριστικός, γιατί κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγής η διάκριση μεταξύ των ανώριμων ατόμων και αυτών που έχουν μόλις απελευθερώσει τα γεννητικά προϊόντα και αναπαύονται είναι δύσκολη (Hunter et al. 1992). Συνεπώς η δειγματοληψία θα πρέπει να γίνεται λίγο πριν την έναρξη της αναπαραγωγής ή, αν είναι δυνατόν, σε όλη την διάρκεια του έτους. Τέλος, η εκτίμηση του L_m μπορεί να διαφέρει ανάλογα με τη χρήση μακροσκοπικού ή ιστολογικού καθορισμού των σταδίων ωριμότητας (Zimmermann 1997).

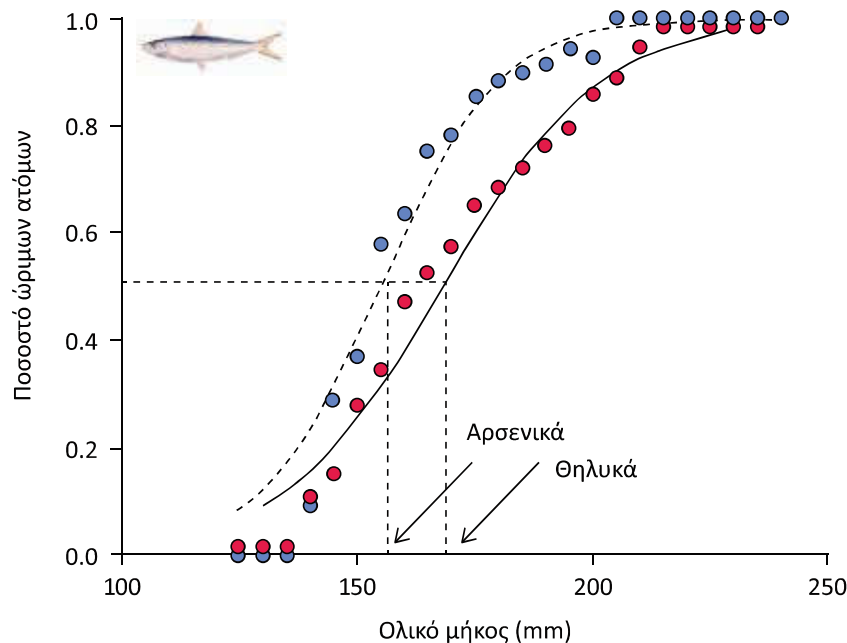
9.4.1. Υπολογισμός L_m από το ποσοστό των ώριμων ατόμων

Για τον προσδιορισμό του L_m έχουν χρησιμοποιηθεί διάφορες εξισώσεις (π.χ. Echeverria 1987b, Sampson & Al-Jufaily 1999, Roa et al. 1999). Επειδή τα άτομα ενός πληθυσμού διαφέρουν ως προς το ρυθμό με τον οποίο επιτυγχάνουν τη γεννητική τους ωριμότητα, η αναλογία των ώριμων ατόμων είναι συνήθως μια αυξητική σιγμοειδής συνάρτηση της ηλικίας και του μεγέθους τους. Έτσι, το L_m καθορίζεται από τη σιγμοειδή σχέση μεταξύ του ποσοστού των ώριμων ατόμων σε κάθε κλάση μήκους. Η σχέση αυτή περιγράφεται από την εξίσωση (Ni & Sandeman 1984):

$$P = \frac{e^{(\alpha+\beta L)}}{1+e^{(\alpha+\beta L)}}$$

9.3

όπου P είναι το ποσοστό των ώριμων ατόμων, L είναι η κλάση ολικού μήκους, α είναι η τομή και β η κλίση της καμπύλης μετά από λογαρίθμηση (Εικόνα 9.9).



Εικόνα 9.9. Καμπύλες γεννητικής ωρίμασης για τα αρσενικά (μπλε κύκλοι) και θηλυκά (κόκκινοι κύκλοι) άτομα φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Tsikliras & Antonopoulou 2006).

Το προβλεπόμενο μήκος στο οποίο το 50% των ατόμων είναι ώριμα (L_m) υπολογίζεται από την εξίσωση ως ο αρνητικός λόγος των δύο συντελεστών:

$$L_m = -\frac{\alpha}{\beta}$$

9.4

Το μήκος στο οποίο το 25% και το 75% των ατόμων του πληθυσμού είναι ώριμα υπολογίζεται σύμφωνα με τις εξισώσεις:

$$L_{m25} = \frac{(-\ln(3) - \alpha)}{\beta}$$

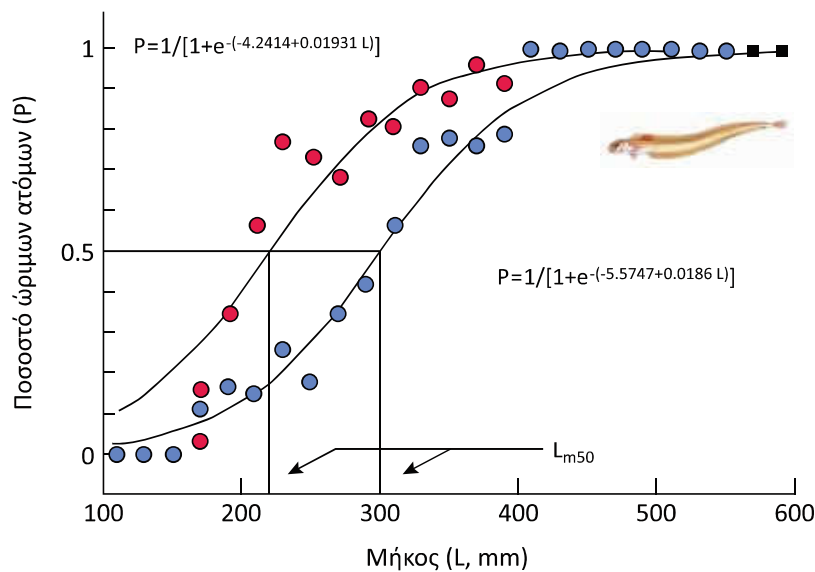
9.5

και

$$L_{m75} = \frac{(\ln(3) - \alpha)}{\beta}$$

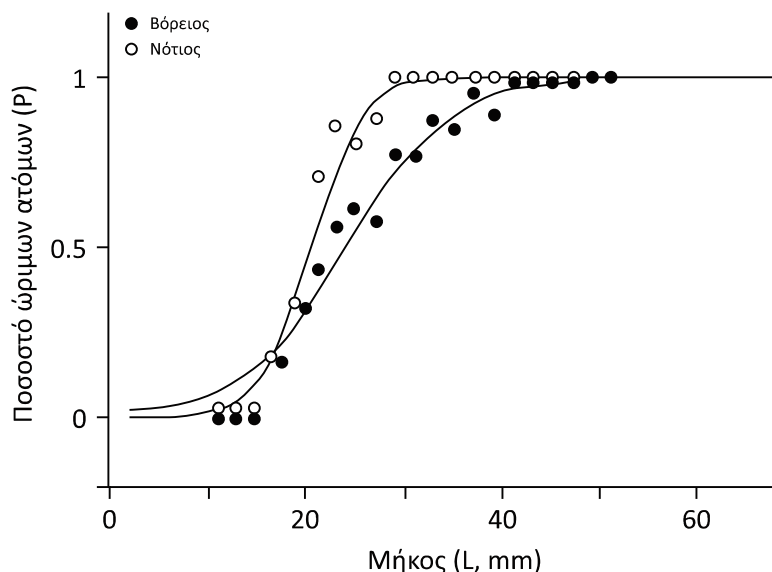
9.6

Το L_m διαφέρει ανάμεσα στα αρσενικά και θηλυκά άτομα (Εικόνες 9.9 και 9.10) και γεωγραφικά (Εικόνα 9.11) ανάμεσα στο ίδιο είδος. Για παράδειγμα, οι αρσενικές κορδέλες *Cepola macrophthalma* που ζουν πολύ περισσότερο και φθάνουν σε πολύ μεγαλύτερο μήκος από τα θηλυκά ωριμάζουν επίσης σε πολύ μεγαλύτερο μήκος, κατά περίπου 80 mm, από ό,τι τα θηλυκά άτομα (Εικόνα 9.10).



Εικόνα 9.10. Καμπύλες γεννητικής ωρίμασης για τα αρσενικά (μπλε) και θηλυκά (κόκκινο) άτομα κορδέλας *Cepola macrophthalma* στον βόρειο και νότιο Ευβοϊκό Κόλπο (τροποποιημένη από Stergiou et al. 1996).

Επίσης, η κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον νότιο Ευβοϊκό, ωριμάζει σε μικρότερο μήκος απ' ό,τι στον βόρειο Ευβοϊκό (Εικόνα 9.11), γεγονός που συμφωνεί με τη διαφοροποίηση της αύξησής της στις δύο περιοχές (κεφάλαιο 7), που σχετίζεται με το χαμηλότερο τροφοδυναμικό του νότιου Ευβοϊκού.



Εικόνα 9.11. Καμπύλες γεννητικής ωρίμασης για την κορδέλα *Cepola macrophthalma* στον βόρειο και νότιο Ευβοϊκό Κόλπο (τροποποιημένη από Stergiou 1999).

9.4.2. Υπολογισμός L_m από εμπειρικές εξισώσεις

Το μήκος πρώτης γεννητικής ωρίμασης (L_m) σχετίζεται άμεσα με το μέγιστο μήκος σώματος (L_{max}) και το ασυμπτωτικό μήκος σώματος (L_∞) ενός πληθυσμού. Έχει βρεθεί ότι οι λόγοι L_m/L_∞ (Beverton 1963) και L_m/L_{max} (Tsikliras & Stergiou 2014β) είναι σταθεροί μεταξύ των πληθυσμών ενός είδους και μεταξύ των ειδών μιας οικογένειας. Συνεπώς, αν είναι γνωστά το L_{max} ή το L_∞ ή έχουν μετρηθεί για έναν πληθυσμό ή για ένα είδος, τότε μπορούν να χρησιμοποιηθούν για την εκτίμηση του L_m μέσα από εμπειρικές εξισώσεις (Froese & Binohlan 2000, 2003) που βασίζονται σε μεγάλο αριθμό δεδομένων και αφορούν πολλά αποθέματα και είδη (Binohlan & Froese 2009, Tsikliras & Stergiou 2014β). Η κυριότερη πηγή δεδομένων οικολογίας και βιολογίας για τα ψάρια είναι η *FishBase* (www.fishbase.org).

Το L_m μπορεί λοιπόν να υπολογιστεί από τις **εμπειρικές εξισώσεις** που χρησιμοποιούν το μέγιστο μήκος σώματος (L_{max}) που έχει παρατηρηθεί σε έναν πληθυσμό ή ένα είδος. Για τον σκοπό αυτόν έχουν χρησιμοποιηθεί αποθέματα με παγκόσμια και μεσογειακή εξάπλωση. Για τα αποθέματα των **ακτινοπτερύγιων** ή **ελασμοβράγχιων** ψαριών με παγκόσμια εξάπλωση μπορούν να χρησιμοποιηθούν οι παρακάτω εξισώσεις (Binohlan & Froese 2009):

$$\text{Ακτινοπτερύγια: } \log(L_m) = -0,1189 + 0,9157 \times \log(L_{max}) \quad 9.7$$

$$\text{Ελασμοβράγχια: } \log(L_m) = -0,1246 + 0,99924 \times \log(L_{max}) \quad 9.8$$

Για τα αποθέματα των ακτινοπτερύγιων ή ελασμοβράγχιων ψαριών με μεσογειακή εξάπλωση μπορούν να χρησιμοποιηθούν οι παρακάτω εξισώσεις σε απλή και λογαριθμική μορφή (Tsikliras & Stergiou 2014β):

$$\text{Ακτινοπτερύγια: } L_m = 1,419 + 0,527 \times L_{max} \quad 9.9$$

$$\text{Ακτινοπτερύγια: } \log(L_m) = -0,123 + 0,920 \times \log(L_{max}) \quad 9.10$$

$$\text{Ελασμοβράγχια: } L_m = 5,541 + 0,633 \times L_{max} \quad 9.11$$

$$\text{Ελασμοβράγχια: } \log(L_m) = -0,008 + 0,922 \times \log(L_{max}) \quad 9.12$$

Έτσι, ένα ψάρι που φτάνει σε μέγιστο μήκος τα 24,5 cm (όπως η φρίσσα *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο) με βάση την εξίσωση για τους ακτινοπτερύγιους της Μεσογείου (εξίσωση 9.9) θα ωρίμαζε στα 14,33 cm. Το πραγματικό L_m της φρίσσας έχει υπολογιστεί περίπου στα 15,5 cm για τα αρσενικά και στα 16,8 για τα θηλυκά για την ίδια περιοχή από το ποσοστό ώριμων ατόμων (Tsikliras & Antonopoulou 2006).

Για τα Μεσογειακά αποθέματα ψαριών μπορούν να χρησιμοποιηθούν και οι εξισώσεις ανά φύλο, επίσης σε απλή και λογαριθμική μορφή (Tsikliras & Stergiou 2014β):

$$\text{Αρσενικά: } L_m = -0,273 + 0,614 \times L_{max} \quad 9.13$$

$$\text{Αρσενικά: } \log(L_m) = -0,183 + 0,973 \times \log(L_{max}) \quad 9.14$$

$$\text{Θηλυκά: } L_m = -1,980 + 0,662 \times L_{max} \quad 9.15$$

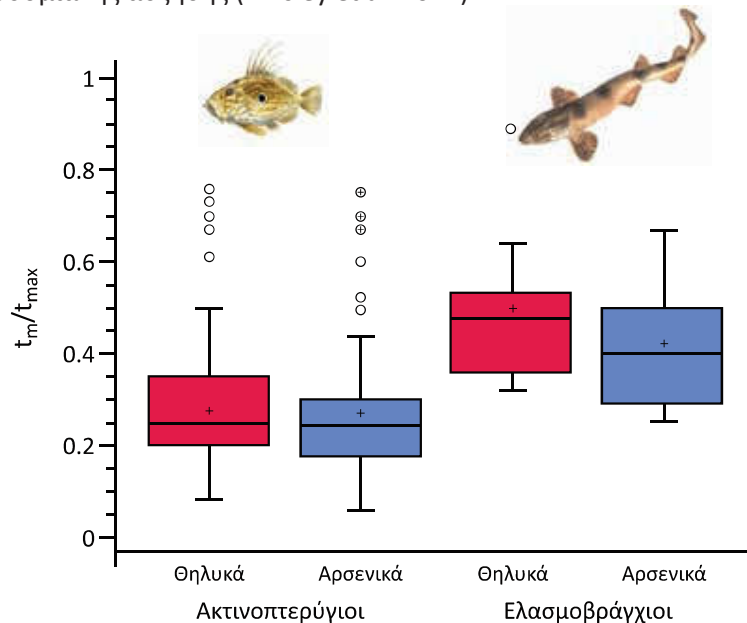
$$\text{Θηλυκά: } \log(L_m) = -0,243 + 1,012 \times \log(L_{max}) \quad 9.16$$

Έτσι, η φρίσσα *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο που φτάνει σε μέγιστο μήκος τα 24,5 cm με βάση τις παραπάνω εξισώσεις θα ωρίμαζε στα 14,23 cm (θηλυκά) και στα 14,77 cm (αρσενικά), που είναι πολύ κοντά στις τιμές που υπολογίστηκαν (15,5 cm για τα αρσενικά και στα 16,8 για τα θηλυκά) για την ίδια περιοχή από το ποσοστό ώριμων ατόμων (Tsikliras & Antonopoulou 2006).

9.5. Ηλικία πρώτης ωρίμασης

Η **ηλικία πρώτης γεννητικής ωρίμασης** (age at maturity, t_m) είναι ιδιαίτερα σημαντική στις στρατηγικές ζωής των ψαριών και έχει ευρέως χρησιμοποιηθεί σε μοντέλα και ομαδοποιήσεις ειδών (Winemiller & Rose

1992, Rochet 2000, King & McFarlane 2003), στον υπολογισμό της φυσικής θνησιμότητας (Hoenig 1983), και ως δείκτης καταπόνησης εξαιτίας της αλιείας (Trippel 1995). Έχει αναφερθεί ότι οι ταυτόχρονη μείωση του ρυθμού αύξησης και της t_m αποτελούν ενδείξεις εξελικτικής αντίδρασης του Ατλαντικού γάδου *Gadus morhua* που προέρχεται από την πληθυσμιακή μείωση εξαιτίας της αλιείας (Olsen et al. 2004). Η t_m είναι επίσης καθοριστική στις δημογραφικές αναλύσεις (Chen & Yuan 2006) καθώς αποτελεί το ελάχιστο όριο του χρόνου γενεάς, δηλαδή της μέσης ηλικίας του αναπαραγόμενου αποθέματος, που σχετίζεται ισχυρά με τον ενδογενή ρυθμό πληθυσμιακής αύξησης (Ainsley et al. 2011).



Εικόνα 9.12. Λόγος t_m/t_{max} των θηλυκών και αρσενικών ακτινοπτερύγιων και ελασμοβράγγιων ψαριών της Μεσογείου. Η μέση τιμή διακρίνεται με + (τροποποιημένη από Tsikliras & Stergiou 2015).

Σε σχέση με το **μήκος πρώτης γεννητικής ωρίμασης** (L_m) υπάρχει περιορισμένη διαθέσιμη δημοσιευμένη πληροφορία για την t_m (για ανασκόπηση: Tsikliras & Stergiou 2015). Η διαθέσιμη πληροφορία για τα μεσογειακά ψάρια επιβεβαιώνει το γενικό πρότυπο ότι τα ψάρια που ζουν περισσότερα χρόνια ωριμάζουν αργότερα σε μέγεθος σε σχέση με αυτά που ζουν λιγότερο και ότι τα θηλυκά ωριμάζουν αργότερα από τα αρσενικά (Tsikliras & Stergiou 2015). Σύμφωνα με την ίδια ανασκόπηση, αναφέρεται ότι τα είδη με αργή στρατηγική ζωής, όπως οι καρχαρίες και τα σαλάχια, ωριμάζουν αργότερα σε σχέση με τα ακτινοπτερύγια ψάρια (Εικόνα 9.12). Συνεπώς επιβεβαιώνεται η ευαισθησία των ειδών αυτών στην αλιευτική πίεση.

Όπως το L_m , έτσι και η ηλικία πρώτης γεννητικής ωρίμασης t_m μπορεί να υπολογιστεί με βάση το ποσοστό των ώριμων ατόμων ανά ηλικία με σιγμοειδή εξίσωση και από εμπειρικές εξισώσεις (Tsikliras & Stergiou 2015), αρκεί να είναι γνωστή η μέγιστη ηλικία (t_{max}). Οι διαθέσιμες εμπειρικές εξισώσεις για τα ακτινοπτερύγια και ελασμοβράγγια ψάρια με μεσογειακή εξάπλωση είναι (Tsikliras & Stergiou 2015):

$$\text{Ακτινοπτερύγια: } t_m = 1,10 + 0,11 \times t_{max} \quad 9.17$$

$$\text{Ακτινοπτερύγια: } \log(t_m) = -0,25 + 0,58 \times \log(t_{max}) \quad 9.18$$

$$\text{Ελασμοβράγγια: } t_m = 2,72 + 0,23 \times t_{max} \quad 9.19$$

$$\text{Ελασμοβράγγια: } \log(t_m) = 0,006 + 0,67 \times \log(t_{max}) \quad 9.20$$

9.6. Γονιμότητα

Η διαθέσιμη ενέργεια για την αναπαραγωγή ενός είδους μπορεί να επιμεριστεί με διάφορους τρόπους. Έτσι, υπάρχουν ψάρια που παράγουν πολλά μικρά ωοκύτταρα (**ωοτοκία**), άλλα που παράγουν λίγα και μεγάλα και άλλα που γεννούν μικρά άτομα (**ζωοτοκία**). Αν και έχουν παρατηρηθεί πολλές στρατηγικές καταμερισμού της ενέργειας για αναπαραγωγή (Nikolskii 1980), στα περισσότερα θαλάσσια τελεόστεα ψάρια

κυριαρχεί η παραγωγή πολλών μικρών ωοκυττάρων σε αντίθεση με τους ελασμοβράγχιους (καρχαρίες και σαλάχια) που παράγουν λίγα και μεγάλα ωοκύτταρα (Wootton 1998, Jennings et al. 2001). Επιπλέον, περισσότερα ωοκύτταρα παράγουν τα ψάρια εκείνα που έχουν επιπλέοντα **πελαγικά** αυγά και λιγότερα αυτά που παρέχουν κάποιου είδους γονική φροντίδα (Nikolskii 1963). Γενικά, στα ψάρια που έχουν γρήγορη αύξηση παρατηρείται μεγαλύτερη γονιμότητα όπως επίσης και στα είδη εκείνα που υπόκεινται σε συνθήκες υψηλής θνησιμότητας εξαιτίας έντονης θήρευσης ή υπεραλίευσης (Cushing 1981).

Ο σημαντικότερος παράγοντας που καθορίζει το μέγεθος κάθε γενιάς στα ωοτόκα ψάρια είναι ο αριθμός των ωοκυττάρων, ο οποίος εξαρτάται από τη γονιμότητα και τον αριθμό των γεννητικά ώριμων θηλυκών ατόμων ενός πληθυσμού (Nikolskii 1980). Η επιβίωση των γονιμοποιημένων αυγών και η θνησιμότητα των αρχικών σταδίων ζωής του ψαριού είναι επίσης καθοριστική για την ετήσια **νεοσυλλογή** και τη μετέπειτα αλιευτική παραγωγή (Bagenal & Braum 1978, Mertz & Myers 1996). Η γονιμότητα ποικίλλει μεταξύ των ατόμων ενός πληθυσμού, μεταξύ πληθυσμών και μεταξύ ειδών, είτε εξαιτίας προσαρμοστικών μεταβολών των ατόμων και των πληθυσμών στις περιβαλλοντικές συνθήκες, είτε εξαιτίας ενδογενών παραγόντων που βασίζονται στην κληρονομικότητα (Nikolskii 1980). Οι ίδιοι παράγοντες που επηρεάζουν τη γονιμότητα καθορίζουν και την ποιότητα των αυγών που παράγονται (Brooks et al. 1997). Σύμφωνα με τον Nikolskii (1980) δύο περίοδοι στη ζωή του ψαριού καθορίζουν την μετέπειτα **γονιμότητά** (fecundity) του. Η πρώτη είναι κατά τη διάρκεια του πρώτου χρόνου ζωής, όταν αποτίθεται το σπερματικό επιθήλιο και καθορίζεται το γενικό επίπεδο γονιμότητας του είδους που είναι χαρακτηριστικό για κάθε πληθυσμό, και η δεύτερη περίοδος είναι αυτή ακριβώς πριν την αναπαραγωγή, οπότε η διατροφή του ψαριού έχει σημαντική επίπτωση στον αριθμό των αυγών που θα παραχθούν και στην επιβράδυνση ή επιτάχυνση της ωρίμασής τους (Nikolskii 1980).

Η δυσκολία στη μέτρηση των γονιμοποιημένων αυγών (fertility) λόγω της εξωτερικής γονιμοποίησης των περισσότερων ψαριών έχει αναγκάσει τους επιστήμονες να υπολογίζουν τον αριθμό των ωοκυττάρων που παράγονται από τα θηλυκά άτομα ενός πληθυσμού (Pitcher & Hart 1982). Η **γονιμότητα** συχνά αναφέρεται με διαφορετικούς όρους στη βιβλιογραφία, με αποτέλεσμα να δημιουργείται σύγχυση και να είναι αναγκαίος ο ορισμός της. Είναι χρήσιμος ο διαχωρισμός μεταξύ της **γονιμότητας ανά απόθεση** (batch fecundity), της **γονιμότητας ανά αναπαραγωγική περίοδο** (breeding season fecundity) και της **γονιμότητας της διάρκειας ζωής** (lifetime fecundity) (Wootton 1998).

Ο ολικός αριθμός αυγών που περιέχει η ωοθήκη ενός θηλυκού ψαριού λίγο πριν την ωοτοκία αποτελεί την **απόλυτη, ατομική ή ολική γονιμότητα** (absolute ή total fecundity), ενώ ο αριθμός των αυγών ανά μονάδα βάρους ή μήκους του ψαριού αποτελεί τη **σχετική γονιμότητα** (relative fecundity) και χρησιμοποιείται ως δείκτης κατάστασης του θηλυκού και ως δείκτης ποιότητας των αυγών (Nikolskii 1963, Potts & Wootton 1984). Η σχετική γονιμότητα επιτρέπει συγκρίσεις μεταξύ ατόμων και πληθυσμών ενός είδους, καθώς είναι ανεξάρτητη από το μήκος και το βάρος του ψαριού. Για συγκριτικούς λόγους πολλές φορές χρησιμοποιείται η μέση απόλυτη γονιμότητα, δηλαδή ο μέσος όρος των αυγών από άτομα ίδιου μήκους, βάρους ή ηλικίας (Živkov & Petrova 1993).

9.6.1. Υπολογισμός γονιμότητας

Για τον υπολογισμό της γονιμότητας αφαιρούνται οι γονάδες των θηλυκών ατόμων και διατηρούνται σε διάλυμα φορμόλης 8% (Crim & Glebe 1990) ή σε υγρό Gilson (100 ml 60% αλκοόλη, 880 ml νερό, 15 ml 80% νιτρικό οξύ, 18 ml κρυσταλλικό οξικό οξύ, 20 g χλωριούχος ψευδάργυρος), το οποίο θεωρείται η καλύτερη μέθοδος συντήρησης ωοκυττάρων μεταξύ των μεθόδων που συνήθως αναφέρονται στη βιβλιογραφία (Bagenal & Braum 1978). Το υγρό Gilson σκληραίνει τα ωοκύτταρα και τα απελευθερώνει από τη μεμβράνη της γονάδας διαλύοντας το συνδετικό ιστό που τα περιβάλλει (Bagenal & Braum 1978). Η ελάχιστη διάρκεια παραμονής των ωοκυττάρων στο υγρό Gilson μπορεί να είναι 24 ώρες, ενώ η μέγιστη μέχρι τρεις μήνες (Bagenal & Braum 1978).

Για τον προσδιορισμό της απόλυτης γονιμότητας χρησιμοποιούνται δύο μέθοδοι (όγκου και βάρους) η κάθε μια από τις οποίες έχει αρκετές παραλλαγές (Nikolskii 1963, Bagenal & Braum 1978). Συνήθως, όμως, χρησιμοποιείται η ογκομετρική μέθοδος όπως περιγράφεται από τους Bagenal & Braum (1978) γιατί θεωρείται ως περισσότερο αξιόπιστη και λιγότερο χρονοβόρα μέθοδος.

Ογκομετρική μέθοδος

Σύμφωνα με την ογκομετρική μέθοδο (Nikolskii 1963, Bagenal & Braum 1978), μετά τη συντήρηση των ωοθηκών και αφού διαλυθεί ο συνδετικός ιστός της ωοθήκης, τα ωοκύτταρα τοποθετούνται σε γυάλινο δοχείο

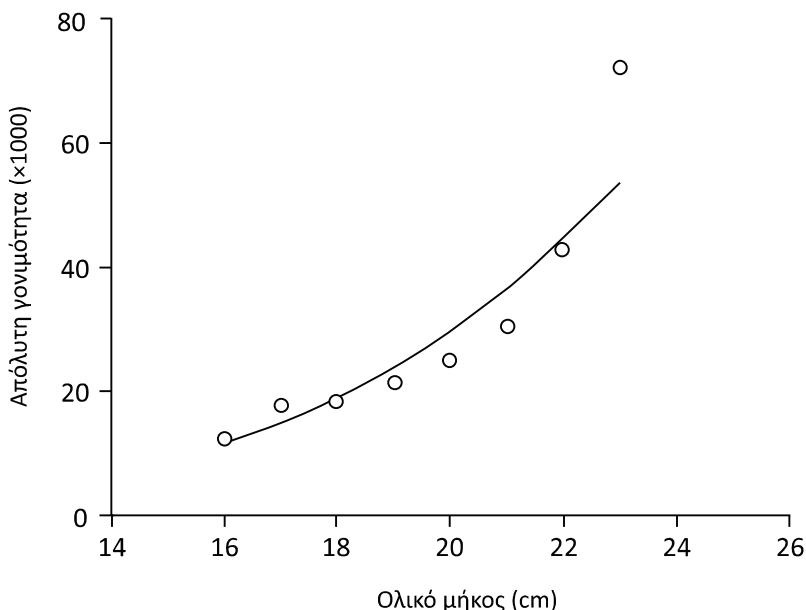
με 1 λίτρο νερό και αναδεύονται για να κατανεμηθούν ομοιόμορφα στην υδατινή στήλη. Αμέσως μετά το τέλος της ανάδευσης αφαιρούνται γρήγορα τέσσερα υποδείγματα των 10 ml το καθένα και μετρούνται τα ωκύτταρα στα δείγματα αυτά. Στη συνέχεια γίνεται αναγωγή του αριθμού των ωκυττάρων στο 1 λίτρο για κάθε υπόδειγμα. Ο μέσος όρος του αριθμού των ωκυττάρων που περιέχονται στα τέσσερα υποδείγματα αποτελεί τη γονιμότητα κάθε ατόμου. Για τη λήψη των υποδειγμάτων πρέπει να χρησιμοποιείται πλαστική πιπέτα με μεγάλο στόμιο για να διασφαλιστεί η είσοδος και των μεγαλύτερων ωκυττάρων στο δείγμα. Ο αριθμός των ωκυττάρων σε κάθε υπόδειγμα μετριέται σε στερεοσκόπιο, ενώ αν κριθεί αναγκαία η μέτρηση της διαμέτρου των ωκυττάρων, τότε μετριέται σε μικροσκόπιο η μέγιστη και η ελάχιστη διάμετρος κάθε ωκυττάρου και υπολογίζεται ο μέσος όρος.

Βαρομετρική μέθοδος

Η μέθοδος βάρους είναι παρόμοια με αυτήν του όγκου, με τη διαφορά ότι λαμβάνονται υποδείγματα βάρους της γονάδας στα οποία μετρούνται τα ωκύτταρα. Στη συνέχεια γίνεται αναγωγή στο συνολικό βάρος της γονάδας που έχει προηγουμένως ζυγιστεί (Nikolskii 1963, Bagenal & Braum 1978).

9.6.2. Σχέση γονιμότητας με σωματικό μήκος και βάρος

Ο αριθμός των ωκυττάρων (**απόλυτη γονιμότητα**) είναι εκθετική συνάρτηση του μεγέθους του οργανισμού και κατά συνέπεια της ηλικίας και του βάρους του (Nikolskii 1980, Quinn & Deriso 1999, Jennings et al. 2001). Μάλιστα η συσχέτιση της γονιμότητας με το βάρος είναι ισχυρότερη απ' ό,τι με το μήκος και την ηλικία (Nikolskii 1980). Καθώς οι κλάσεις μεγέθους σπάνια αντιπροσωπεύονται ισοτίμα στο δείγμα ως προς τον αριθμό των ατόμων, συνήθως χρησιμοποιείται η μέση απόλυτη γονιμότητα ανά κλάση μήκους (Εικόνα 9.13).



Εικόνα 9.13. Σχέση της μέσης απόλυτης γονιμότητας με το μήκος ενός υποθετικού ψαριού.

Η σχέση μεταξύ της απόλυτης γονιμότητας και του μήκους, βάρους ή της ηλικίας του οργανισμού είναι εκθετική της μορφής (Wootton 1998):

$$F = a \times L^b \quad 9.21$$

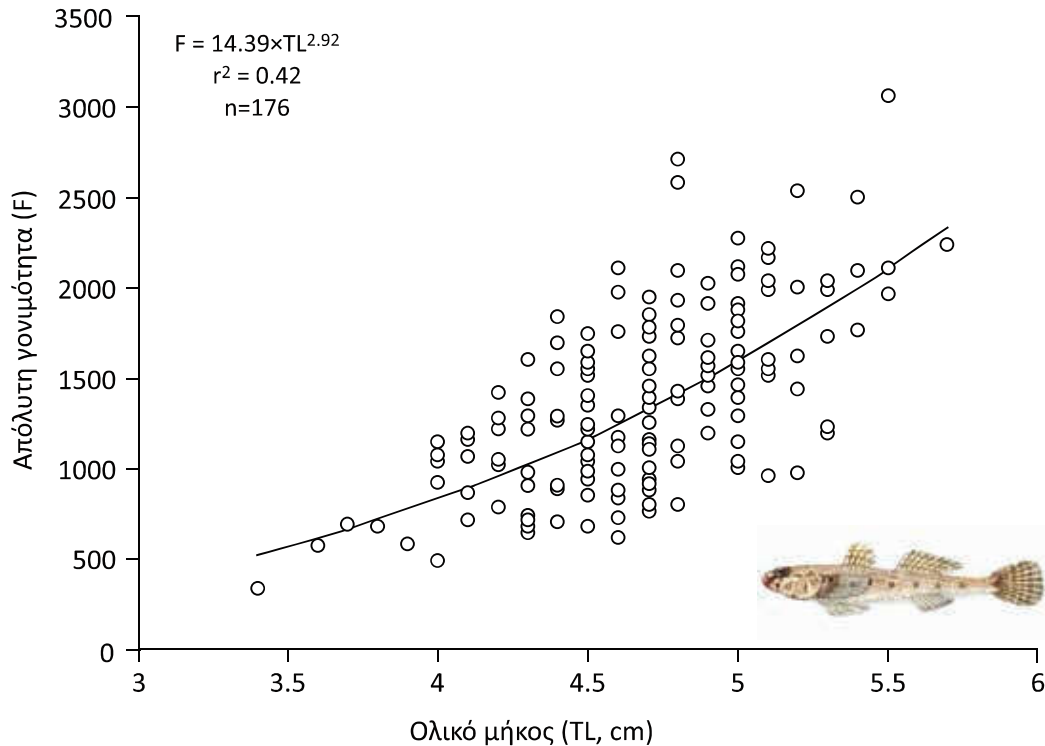
ή γραμμική που προκύπτει μετά από λογαριθμικό μετασχηματισμό της εκθετικής:

$$\ln F = \ln a + b \times \ln L \quad 9.22$$

όπου F είναι η απόλυτη γονιμότητα, L είναι το μήκος (μπορεί να χρησιμοποιηθεί και το βάρος ή η ηλικία) του οργανισμού και a και b είναι οι παράμετροι της εξίσωσης (Εικόνα 9.13).

Σε περιπτώσεις στις οποίες το εύρος των μηκών που χρησιμοποιείται είναι περιορισμένο, η καμπύλη της παραπάνω εξίσωσης μπορεί να εμφανίζεται ως γραμμικής μορφής, στην πραγματικότητα όμως είναι τμήμα

της εκθετικής (Bagenal & Braum 1978). Λόγω της εξάρτησης της γονιμότητας από τον όγκο της σωματικής κοιλότητας που καταλαμβάνεται από τις ώριμες γονάδες, η παράμετρος b (ο συντελεστής παλινδρόμησης στη γραμμική μορφή της εξίσωσης) θεωρητικά ισούται περίπου με 3 όταν η γονιμότητα σχετίζεται με το μήκος (Εικόνα 9.14).



Εικόνα 9.14. Σχέση της απόλυτης γονιμότητας με το μήκος του μαρμαρογωβιού *Pomatoschistus marmoratus* από την εκβολή του Ποταμού Στρυμόνα (τροποποιημένη από Koutrakis & Tsikliras 2009).

Η παράμετρος b συνήθως κυμαίνεται από 1 ως 5 (στις περισσότερες περιπτώσεις από 3,25 μέχρι 3,75), ενώ τείνει να είναι μεγαλύτερη στα θαλασσινά και μικρότερη στα ψάρια γλυκού νερού (Wootton 1998). Όταν η **γονιμότητα** σχετίζεται με το βάρος ή την ηλικία, η παράμετρος b ισούται περίπου με τη μονάδα.

Τα περισσότερα ψάρια διαφέρουν από τα υπόλοιπα σπονδυλωτά στο ότι η γονική φροντίδα είναι πολύ περιορισμένη ή ανύπαρκτη, με αποτέλεσμα τα αρχικά στάδια (αυγά, ιχθυονύμφες) ή τα νεαρά άτομα να υφίστανται μεγάλη θνησιμότητα μέχρι να μεγαλώσουν σε μέγεθος. Η υψηλή γονιμότητα των τελεόστεων ψαριών είχε οδηγήσει πολλούς επιστήμονες να πιστεύουν ότι τα ψάρια μπορούν να επανακάμπτουν, ακόμη και αν το γονικό απόθεμα είναι πολύ μειωμένο εξαιτίας της έντονης αλίευσης. Αυτή η θεωρία είναι πλέον γνωστή ως η «**πλάνη των εκατομμυρίων αυγών**» (million egg fallacy) και είχε οδηγήσει στην υποτίμηση της επίδρασης της αλιείας και συνεπώς στην κακοδιαχείριση των αποθεμάτων προκαλώντας ανυπολόγιστη ζημιά στα παγκόσμια αποθέματα (Pauly 2007), ειδικά σε αυτό του ατλαντικού γάδου *Gadus morhua* (Walters & Maguire 1996). Σχετικά πρόσφατα αποδείχθηκε ότι σε χαμηλά πληθυσμιακά μεγέθη, μόνο 3 με 5 άτομα των περισσότερων εμπορικών ειδών επιβιώνουν μέχρι τη νεαρή ηλικία ανά θηλυκό, παρά τα εκατομμύρια αυγών που μπορεί να αποθέσουν και να γονιμοποιηθούν από τα αρσενικά (Myers et al. 1999).

Σε πολλές περιπτώσεις η σχέση της απόλυτης γονιμότητας με το μήκος, το βάρος και την ηλικία μπορεί να εκφράζεται καλύτερα από τη γραμμική ή τη σιγμοειδή εξίσωση (Žinkov & Petrova 1993). Για να βρεθεί η συνάρτηση που απεικονίζει καλύτερα τη σχέση αυτή είναι απαραίτητος ο υπολογισμός της διασποράς (D) των εμπειρικών τιμών σε σχέση με τις θεωρητικές για όλες τις πιθανές συναρτήσεις. Η συνάρτηση με τη μικρότερη διασπορά απεικονίζει τη σχέση με τον καλύτερο τρόπο (Žinkov & Petrova 1993). Η διασπορά υπολογίζεται από τον τύπο:

$$D = \sum (F_x - F_i)^2$$

9.23

όπου F_x είναι οι θεωρητικές τιμές της γονιμότητας που προκύπτουν από την εφαρμογή κάθε μοντέλου και F_i οι πραγματικές τιμές της γονιμότητας που έχουν μετρηθεί.

Προτεινόμενη βιβλιογραφία κεφαλαίου

Υπάρχουν πολλά συγγράμματα και εγχειρίδια που αφορούν την αναπαραγωγή των ψαριών και την εκτίμηση των παραμέτρων που σχετίζονται με αυτήν, όπως τα ειδικά συγγράμματα των Bagenal & Braum (1978), Potts & Wootton (1984), Jakobsen et al. (2009), Cole (2010) και τα γενικότερα συγγράμματα στη βιολογία των ψαριών των Nikolskii (1963, 1980), Wootton (1990, 1998), Pitcher & Hart (1982), Roff 1992, Jennings et al. (2001), King (2007) και Bone & Moore (2008).

Ασκήσεις

1. Το ποσοστό των ώριμων ατόμων σε σχέση με το μήκος ενός είδους είναι 0,0,0,0, 0,1, 0,3, 0,4, 0,6, 0,8, 0,9, 0,95, 1, 1, 1 και 1 για τις κλάσεις μήκους 10-12, 12-14, 14-16, 16-18, 18-20, 20-22, 22-24, 24-26, 26-28, 28-30, 30-32, 32-34, 34-36, 36-38, 38-40. Να υπολογιστούν τα L_m , L_{m25} , L_{m75} .
2. Τρία Μεσογειακά αποθέματα τριών ειδών και ένα απόθεμα ενός είδους στον Ειρηνικό Ωκεανό έχουν μέγιστο μήκος 30, 80, 120 και 120 cm, αντίστοιχα. Να υπολογιστεί το L_m των αποθεμάτων αυτών.
3. Ο αριθμός των παραγόμενων ωοκυττάρων σε σχέση με το μήκος ενός είδους είναι:

| Μήκος (cm) | Αριθμός ωοκυττάρων |
|------------|--------------------|
| 12 | 5.000 |
| 18 | 12.000 |
| 24 | 22.000 |
| 30 | 35.000 |
| 35 | 60.000 |
| 40 | 100.000 |
| 50 | 150.000 |

- α. να υπολογιστεί η σχέση γονιμότητας-μήκους και να γίνει το γράφημα
 - β. πόση θα είναι η γονιμότητα ενός ατόμου του είδους αυτού με μήκος 55 cm;
4. Ένα ψάρι μήκους 60 cm έχει ωοθήκη ολικού βάρους 30 g, από την οποία αφαιρούμε 4 κομμάτια βάρους 1, 2, 1,5 και 1,5 g. Ο αριθμός των ωοκυττάρων σε κάθε κομμάτι της ωοθήκης είναι 300, 500, 500 και 600. Να υπολογιστεί η γονιμότητα του ατόμου αυτού.

10. Διατροφή

Σύνοψη

Στο κεφάλαιο αυτό θα εξεταστούν η διαίτα των ψαριών και οι μέθοδοι εκτίμησης διαφόρων παραμέτρων που σχετίζονται με αυτήν, το τροφικό επίπεδο και οι μέθοδοι εκτίμησής του, οι ενδοειδικές, διαειδικές και χωροχρονικές μεταβολές του τροφικού επιπέδου, η κατανομή των τροφικών επιπέδων στα θαλάσσια οικοσυστήματα και οι χρήσεις του τροφικού επιπέδου και των τροφοδυναμικών δεικτών στην αλιευτική βιολογία.

Εισαγωγή

Η σπουδαιότητα της διατροφής των ψαριών είχε μέχρι πρόσφατα οικολογική διάσταση (π.χ. συμπεριφορά, τροφικός ανταγωνισμός, σχέσεις θηρευτή-λείας, επιλογή λείας), ενώ τα τελευταία χρόνια έχει αποκτήσει ιδιαίτερο ενδιαφέρον για την αλιευτική βιολογία, τη δυναμική των πληθυσμών και τη διαχείριση των αποθεμάτων (Pauly et al. 1998α, 2002), καθώς έχουν αναπτυχθεί πολλοί δείκτες (Cury et al. 2005) και οικολογικά μοντέλα (Moutopoulos et al. 2014β, Libralato et al. 2014) που βασίζονται σε διατροφικές ή ενεργειακές μεταβολές ενός οικοσυστήματος και τις αλληλεπιδράσεις των ειδών που ζουν σε αυτό.

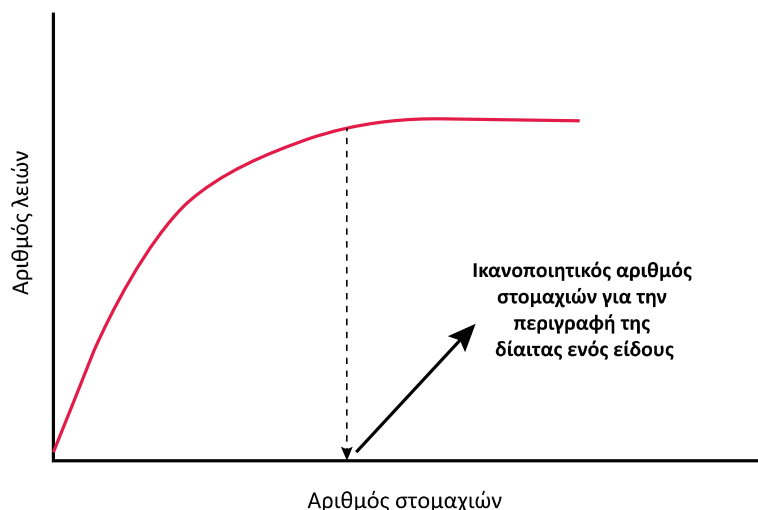
Οι διατροφικές συνήθειες ενός ψαριού επηρεάζουν σε μεγάλο βαθμό την εποχική αύξηση και την αναπαραγωγική στρατηγική του (Bagenal 1974, Fréon et al. 1997, Wootton 1998), ενώ η αναζήτηση τροφής και η αποφυγή θηρευτών συνδέονται με μεταναστεύσεις και αλλαγές στο ενδιαίτημα των ψαριών (Roy 1998, Samb & Pauly 2000). Μαζί με το χώρο, η τροφή αποτελεί τον κυριότερο λόγο ανταγωνιστικής συμπεριφοράς μεταξύ των ειδών (Wootton 1998). Συνεπώς, η γνώση των διατροφικών συνηθειών συμπατρικών ειδών είναι απαραίτητη και για διαχειριστικούς σκοπούς.

10.1. Σύνθεση διαίτας

Μια έρευνα με στόχο την απάντηση στο ερώτημα τί τρώει (ή και από ποιόν τρώγεται) ένα είδος περιλαμβάνει συνήθως τη συλλογή εποχικών ή μηνιαίων δειγμάτων. Τα δείγματα συλλέγονται κυρίως με δυναμικά εργαλεία (π.χ. τράτα βυθού), αφού οι οργανισμοί που πιάνονται με δίχτυα ή παραγάδια παραμένουν στο εργαλείο συνήθως για πολλές ώρες μετά τη σύλληψή τους, με αποτέλεσμα να έχει προχωρήσει η πέψη των λειών και να μην είναι δυνατή η αναγνώρισή τους (Τσικληρας 2004).

Το μέγεθος του δείγματος παίζει σημαντικό ρόλο στη διερεύνηση της διαίτας ενός είδους, γιατί τα μικρά δείγματα μπορεί να μην είναι αντιπροσωπευτικά των λειών που καταναλώνει ένα είδος. Συνήθως η σχέση ανάμεσα στον αριθμό των εξετασθέντων στομαχιών και τον αριθμό των διαφορετικών λειών που αναγνωρίζονται στα στομάχια αυτά είναι ασυμπτωτική, δηλαδή μετά από ένα συγκεκριμένο, για κάθε είδος, αριθμό στομαχιών (=ιδανικός αριθμός στομαχιών για το είδος) ο αριθμός των διαφορετικών λειών δεν αλλάζει ή αλλάζει πολύ λίγο (Εικόνα 10.1).

Μετά τη συλλογή των δειγμάτων και αφού μετρηθεί το μήκος κάθε ατόμου του δείγματος, αφαιρείται το πεπτικό σύστημα (στόμαχος και έντερο) και γίνεται η αναγνώριση των διαφόρων λειών που βρίσκονται σε αυτό. Ακολούθως γίνονται μια σειρά από μετρήσεις που περιλαμβάνουν το συνολικό βάρος του περιεχομένου του πεπτικού συστήματος, τον αριθμό και το βάρος κάθε διαφορετικής λείας και σε πολλές περιπτώσεις, το μήκος της λείας (Καραχλε 2008). Από τα στοιχεία που συλλέχθηκαν εκτιμούνται διάφορες παράμετροι που σχετίζονται με τη διατροφή και περιγράφονται παρακάτω (Bowen 1996).



Εικόνα 10.1. Σχέση ανάμεσα στον αριθμό των εξετασθέντων στομαχιών και τον αριθμό των διαφορετικών λειών που αναγνωρίζονται στα στομάχια αυτά.

10.1.1. Εκτίμηση βαθμού πληρότητας του στομάχου

Η εκτίμηση της πληρότητας του στομάχου μπορεί να γίνει με τη χρήση διαφόρων δεικτών όπως είναι η κλίμακα του Lebedev (1946), που κυμαίνεται από 0 (άδειο στομάχι) έως 5 (στομάχι πλήρως γεμάτο με τροφή), ή ο δείκτης πληρότητας (FI) του Hureau (1966):

$$FI = \frac{(\text{συνολικό βάρος στομάχου})}{(\text{ολικό βάρος σώματος})} \times 100$$

10.1

10.1.2. Ποσοστό άδειων στομάχων

Το ποσοστό των άδειων στομαχιών (V) υπολογίζεται ως εξής:

$$V = 100 \times \frac{(\text{αριθμός άδειων στομάχων})}{(\text{συνολικός αριθμός στομάχων που εξετάστηκαν})}$$

10.2

Ο βαθμός πληρότητας και το ποσοστό των άδειων στομάχων μας δίνουν πληροφορίες για την ένταση της διατροφής και πώς αυτή αλλάζει με το φύλο, το μήκος, την εποχή, τη χρονιά ή την περιοχή. Για παράδειγμα, η ανάλυση του στομαχικού περιεχομένου της μαύρης αγριόσαλπας (γερμανός) *Siganus luridus* στα νερά του Καστελόριζου έδειξε ότι ο βαθμός πληρότητας ήταν μικρότερος και το ποσοστό των άδειων στομάχων ήταν μεγαλύτερο το καλοκαίρι σε σχέση με τις υπόλοιπες εποχές γεγονός που δείχνει ότι η ένταση της διατροφής είναι μικρότερη την περίοδο της αναπαραγωγής του, η οποία εκτείνεται από τον Μάιο μέχρι τον Ιούλιο (Stergiou 1988). Επίσης, η ανάλυση του στομαχικού περιεχομένου του χριστόψαρου *Zeus faber* έδειξε ότι το ποσοστό των άδειων στομάχων ήταν μεγαλύτερο και ο βαθμός πληρότητας μικρότερος στα άτομα με μήκος >141 mm σε σχέση με τα άτομα με μήκος <141 mm (Stergiou & Fourtouni 1991).

10.1.3. Συμμετοχή λείας στη διαίτα

Πολύ σημαντικοί είναι και οι υπολογισμοί της κατά βάρος συμμετοχής (C_w) κάθε λείας στη διαίτα ενός είδους (Hyslop 1980, Bowen 1996):

$$C_w = \frac{100W_i}{\sum_{i=1}^n W_i}$$

10.3

της αριθμητικής συμμετοχής (C_n) κάθε λείας στη διαίτα ενός είδους (Hyslop 1980, Bowen 1996):

$$C_n = \frac{100N_i}{\sum_{i=1}^n N_i}$$

10.4

της συχνότητας παρατήρησης κάθε λείας (O) (Hyslop 1980, Bowen 1996):

$$O = \frac{100O_i}{\sum_{i=1}^n O_i}$$

10.5

καθώς και του δείκτη σχετικής σημασίας κάθε λείας (IRI) (Pinkas et al. 1971):

$$IRI = (C_n + C_w) + O$$

10.6

Γενικά, με εξαίρεση τις **ιχθυονύμφες** και τα πολύ μικρού μεγέθους είδη ψαριών, τα οποία συνήθως καταναλώνουν μικρές λείες σχεδόν ομοιόμορφες σε μέγεθος, η συχνότητα παρουσίας και η αριθμητική συμμετοχή δεν είναι αντιπροσωπευτικοί δείκτες της συνεισφοράς μιας λείας στη διαίτα ενός είδους.

Για παράδειγμα, από τον Πίνακα 10.1 είναι φανερό ότι στη διαίτα των ατόμων του χριστόψαρου *Zeus faber* με μήκος μικρότερο από 141 mm κυριαρχούν κατά βάρος η κορδέλα *Cepola macrophthalma* και ο γωβιός *Deltentosteus quadrimaculatus*, ενώ αριθμητικά κυριαρχούν τα μυσιδώδη (*Mysicadea*). Τα τελευταία, παρόλο που βρίσκονται στο 50% των στομαχιών των μικρών χριστόψαρων, αποτελούν μικρό ποσοστό κατά βάρος (Πίνακας 10.1), γεγονός που οφείλεται στο ότι τα μυσιδώδη είναι λείες πολύ μικρές σε μέγεθος και βάρος. Αυτό δηλώνει ότι ενεργειακά τα μυσιδώδη παίζουν μικρό ρόλο στη διατροφή των μικρών χριστόψαρων. Αντίθετα, τα χριστόψαρα με μήκος μεγαλύτερο από 141 mm, στη διαίτα των οποίων η συμμετοχή των μικρών σε μέγεθος λειών είναι πολύ χαμηλή, τρέφονται τόσο κατά βάρος όσο και αριθμητικά και σε συχνότητα σχεδόν αποκλειστικά με την κορδέλα *Cepola macrophthalma* (Πίνακας 10.1). Έτσι, η χρήση ενός μόνο δείκτη είναι συχνά παραπλανητική σχετικά με τη σημασία μιας λείας στη διαίτα, ειδικά όταν ο δείκτης αυτός δεν είναι ο C_w .

Πίνακας 10.1. Η διαίτα του χριστόψαρου *Zeus faber* στον Ευβοϊκό Κόλπο (C_w = κατά βάρος συμμετοχή, C_n = αριθμητική συμμετοχή, O = συχνότητα συνάντησης) (από Stergiou & Fourtouni 1991).

| Λεία ατόμων με μήκος <141 mm | Cw | O | n |
|--------------------------------------|-------|-------|-------|
| <i>Γαστερόποδα</i> | 0,09 | 2,50 | 0,39 |
| <i>Δίθυρα</i> | 0,52 | 2,50 | 0,79 |
| <i>Ευφασεώδη</i> | 0,31 | 7,50 | 2,76 |
| <i>Μυσιδώδη</i> | 8,72 | 50,00 | 82,28 |
| <i>Καρκινοειδή</i> | 0,89 | 7,50 | 5,91 |
| <i>Callionymus maculatus</i> | 10,22 | 10,00 | 1,57 |
| <i>Cepola macrophthalma</i> | 39,13 | 5,00 | 1,18 |
| <i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> | 32,97 | 20,00 | 3,94 |
| <i>Lepidotrigla cavillone</i> | 3,93 | 2,50 | 0,39 |
| <i>Gonostomatidae</i> | 3,23 | 5,00 | 0,79 |
| Λεία ατόμων με μήκος <141 mm | Cw | O | n |
| <i>Δίθυρα</i> | 0,01 | 1,15 | 0,88 |
| <i>Καρκινοειδή</i> | 0,02 | 1,15 | 4,42 |
| <i>Callionymus maculatus</i> | 0,29 | 4,60 | 4,42 |
| <i>Cepola macrophthalma</i> | 65,35 | 59,77 | 70,80 |
| <i>Spicara flexuosa</i> | 18,64 | 5,75 | 6,19 |
| <i>Trigla lyra</i> | 2,56 | 2,30 | 1,77 |
| <i>Serranus hepatus</i> | 1,27 | 4,60 | 4,42 |
| <i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> | 0,18 | 1,15 | 1,77 |
| <i>Lepidotrigla cavillone</i> | 0,03 | 1,15 | 0,88 |

| | | | |
|---------------------------------|------|------|------|
| <i>Trachurus sp.</i> | 7,48 | 1,15 | 0,88 |
| <i>Gaidropsarus sp.</i> | 0,60 | 2,30 | 1,77 |
| <i>Gadiculus argenteus</i> | 0,23 | 1,15 | 0,88 |
| <i>Micromesistius poutassou</i> | 3,34 | 1,15 | 0,88 |

10.1.4. Εύρος διαίτας

Το εύρος της διαίτας ενός είδους είναι σημαντική οικολογική παράμετρος με διαχειριστική διάσταση, γιατί τα **στενοφάγα** είδη, που συνήθως είναι και επιλεκτικά ως προς τη λεία τους (βλέπε παρακάτω), είναι γενικά πιο επιρρεπή στην κατάρρευση των αποθεμάτων τους αν εξαφανιστεί ή μειωθεί δραστικά η κύρια λεία τους (Hunter & Price 1992). Αυτό συμβαίνει γιατί τα στενοφάγα είδη έχουν περιορισμένο φάσμα εναλλακτικών λειών σε σχέση με τα **ευρυφάγα είδη**. Το εύρος της διαίτας μπορεί να υπολογιστεί με διάφορους δείκτες, ένας από τους οποίους είναι ο δείκτης εύρους του θώκου (Levins 1968):

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^j p_i^2}$$

10.7

όπου p_i είναι το ποσοστό της λείας i στη διαίτα του είδους και j είναι ο αριθμός των διαφορετικών λειών. Ο δείκτης αυτός μπορεί να κανονικοποιηθεί και να εκφραστεί σε κλίμακα από 0 έως 1 ως εξής:

$$B' = \frac{B-1}{N-1}$$

10.8

όπου N είναι ο διαφορετικός αριθμός λειών.

10.1.5. Αλληλεπικάλυψη διαίτας

Πολλές φορές απαιτείται η σύγκριση της διαίτας ενός είδους με αυτήν ενός ή περισσότερων άλλων ειδών ή η σύγκριση της διαίτας ενός είδους ανά εποχή, ή ανά φύλο ή ανά κλάση μήκους. Στην περίπτωση αυτή, αν η σύγκριση δεν γίνει με τη χρήση της πολυμεταβλητής ανάλυσης (Stergiou & Fourtouni 1991, Karachle & Stergiou 2011α,β), γίνεται με τη χρήση ενός δείκτη αλληλοεπικάλυψης. Ένας τέτοιος δείκτης είναι ο δείκτης ειδικής επικάλυψης (SO) του Petraitis (1979, 1985), για τον οποίον υπάρχει δυνατότητα στατιστικής δοκιμής του αποτελέσματος. Ο δείκτης αυτός είναι:

$$SO_{ih} = e^{E_{ih}}$$

10.9

και

$$E_{ih} = S \left(p_{ij} \times \ln p_{hj} \right) - S \left(p_{ij} \times \ln p_{ij} \right)$$

10.10

όπου p_{ij} and p_{hj} είναι οι αναλογίες (αριθμητικές ή κατά βάρος) της λείας j στη διαίτα των ειδών i και h αντίστοιχα.

Ο δείκτης αυτός κυμαίνεται από 0 έως 1. Για τον έλεγχο της μηδενικής υπόθεσης (= αν υπάρχει πλήρης επικάλυψη στη διαίτα των ειδών i και h) χρησιμοποιούμε την παράμετρο (Petraitis 1979):

$$U_{ih} = -2N_i \ln(SO_{i,h})$$

10.11

η τιμή της οποίας έχει κατανομή χ^2 με $n-1$ βαθμούς ελευθερίας. Αν η μηδενική υπόθεση απορριφθεί, τότε η εναλλακτική υπόθεση είναι ότι δεν υπάρχει ή υπάρχει μερική επικάλυψη.

Ένας άλλος δείκτης επικάλυψης, είναι ο δείκτης του Schoener (Schoener 1970):

$$C_{ih} = 1 - 0.5 \left(\sum |p_{ij} - p_{hj}| \right)$$

10.12

όπου p_{ij} and p_{hj} είναι οι αναλογίες (αριθμητικές ή κατά βάρος) της λείας j στη διαίτα των ειδών i και h αντίστοιχα. Ο δείκτης αυτός κυμαίνεται από 0 (πλήρως ανόμοιες διαίτες) έως 1 (πλήρως ίδιες διαίτες). Η τιμή του δείκτη αυτού επηρεάζεται από το ταξινομικό επίπεδο όπου αναγνωρίστηκαν οι λείες, με αποτέλεσμα

να μην είναι δυνατός ο στατιστικός έλεγχος του αποτελέσματος. Έτσι χρησιμοποιείται ο γενικός κανόνας του Langton (1982) σύμφωνα με τον οποίο οι τιμές του δείκτη από 0,00 έως 0,29 δηλώνουν χαμηλή ομοιότητα, τιμές από 0,30 έως 0,60 μεσαία ομοιότητα και τιμές >0,60 μεγάλη ομοιότητα.

10.1.6. Επιλογή λείας

Η επιλογή λείας από ένα θηρευτή είναι ιδιαίτερα πολύπλοκη διεργασία στην οποία συμμετέχουν πολλά ερεθίσματα, αντιδράσεις και περιορισμοί (Πίνακας 10.1). Τα σχετικά ερευνητικά ερωτήματα αφορούν κυρίως το γνωστικό αντικείμενο της θεωρητικής οικολογίας. Στην αλιευτική βιολογία, όμως, συχνά απαιτείται και είναι χρήσιμη μια εκτίμηση του αν ένα είδος επιλέγει τη λεία του ενεργά γιατί, όπως αναφέρθηκε παραπάνω, τα είδη που επιλέγουν τη λεία τους είναι συνήθως στενοφάγα είδη, που είναι πιο ευάλωτα στην εξαφάνιση της κύριας λείας τους. Θεωρητικά, όμως, αναμένουμε τα είδη αυτά να είναι ιδιαίτερα επιλεκτικά ως προς τις λείες τους. Ένας δείκτης επιλογής λείας (PS) είναι ο δείκτης του Shorygin όπως τροποποιήθηκε από τον Berg (1979):

$$PS = \ln \left(\frac{C_n \text{ της καταναλωθείσας λείας}}{C_n \text{ της λείας στο περιβάλλον}} \right)$$

10.13

όπου C_n είναι το αριθμητικό ποσοστό της λείας i . Ο δείκτης αυτός έχει τιμή 0 όταν η πρόσληψη μιας λείας είναι τυχαία, ενώ λαμβάνει θετικές τιμές όταν η πρόσληψη μιας λείας γίνει με ενεργή επιλογή και αρνητικές τιμές όταν υπάρχει ενεργή αποφυγή της λείας.

10.2. Κλασματικό τροφικό επίπεδο

Τα τροφικά επίπεδα εκφράζουν τις σχετικές θέσεις των οργανισμών μέσα στα τροφικά πλέγματα στα οποία είναι ενταγμένα. Αν και η έννοια του τροφικού επιπέδου χρησιμοποιείται εδώ και περίπου 70 χρόνια για να περιγράψει τη θέση ενός είδους στο τροφικό πλέγμα του οικοσυστήματος (Lindeman 1942, βλέπε ανασκόπηση στους Libralato et al. 2014), στην αλιευτική βιολογία και διαχείριση άρχισε να χρησιμοποιείται ευρέως σχετικά πρόσφατα με την εισαγωγή της έννοιας και της εκτίμησης του **κλασματικού τροφικού επιπέδου** (fractional trophic level, Troph) (Pauly et al. 1998α). Για να υπολογιστεί το Troph ενός οργανισμού πρέπει να ληφθεί υπόψη, εκτός από τις διατροφικές συνήθειες του ίδιου του οργανισμού, και το τροφικό επίπεδο των λειών του (Pauly et al. 2000):

$$TROPH = 1 + \sum_{j=1}^G DC_{ij} \times TROPH_j$$

10.14

όπου $TROPH_j$ είναι το κλασματικό τροφικό επίπεδο (=ένανς κλασματικός αριθμός) της λείας j , το DC_{ij} αντιπροσωπεύει το ποσοστό της λείας j στη διαίτα του είδους i και G είναι ο συνολικός αριθμός των λειών. Στην ουσία η εξίσωση αυτή παρέχει μια συγκεκριμένη αριθμητική τιμή στο TROPH.

Η **παμφαγία**, που ορίζεται ως η διατροφή ενός είδους σε περισσότερα από ένα τροφικά επίπεδα (Pimm & Lawton 1978), περιγράφεται από τον **δείκτη παμφαγίας** (OI). Ο δείκτης αυτός, που απορρέει από τη διακύμανση των τροφικών επιπέδων της λείας ενός θηρευτή, υπολογίζεται από τον τύπο (Pauly et al. 2000):

$$OI_i = \sum_{j=1}^n (TROPH_j - (TROPH_i - 1))^2 \times DC_{ij}$$

10.15

όπου $TROPH_j$ είναι το τροφικό επίπεδο του θηρευτή, $TROPH_i$ το τροφικό επίπεδο της λείας και DC_{ij} η ποσοστιαία αναλογία της λείας j στη διαίτα του θηρευτή i . Ο δείκτης παμφαγίας ισούται με 0, όταν όλες οι λείες ανήκουν στο ίδιο τροφικό επίπεδο, ενώ αυξάνει με την ποικιλότητα των τροφικών επιπέδων των λειών.

10.2.1. Μέθοδοι εκτίμησης τροφικού επιπέδου

Η εκτίμηση του τροφικού επιπέδου γίνεται με άμεσες και έμμεσες μεθόδους (Stergiou & Polunin 2000) που περιγράφονται παρακάτω.

Άμεση εκτίμηση από στοιχεία στομαχικού περιεχομένου

Η εκτίμηση των τροφικών επιπέδων μπορεί να γίνει από τα στοιχεία ανάλυσης του στομαχικού περιεχομένου (Πίνακας 10.1) χρησιμοποιώντας την κατά βάρος (ή όγκο ή θερμιδικό περιεχόμενο) συμμετοχή κάθε λείας στη δίαιτα ενός είδους. Η συχνότητα παρουσίας και η αριθμητική παρουσία δεν αποτελούν γενικά καλούς δείκτες της σχετικής συμμετοχής των διαφόρων τροφικών αντικειμένων στη δίαιτα ενός είδους και η χρήση τους στην εκτίμηση του τροφικού επιπέδου πρέπει να αποφεύγεται (Κεφάλαιο 10.1.3).

Η εκτίμηση του Troph με βάση τα παραπάνω στοιχεία στηρίζεται σε μια σειρά παραδοχών (Stergiou & Polunin 2000), όπως ότι έχουν προσδιοριστεί όλα τα κύρια τροφικά αντικείμενα της διαίτας, ότι έχουν ποσοτικοποιηθεί σωστά και ότι επετεύχθη ακριβής εκτίμηση των τροφικών επιπέδων όλων των λειών. Στην πραγματικότητα, υπάρχουν πολλά προβλήματα στην αναγνώριση πολλών οργανισμών (π.χ. ζελατινώδεις ζωοπλαγκτό και θρύμματα) στο στομαχικό περιεχόμενο, οι οποίοι μπορεί παρ' όλα αυτά να παίζουν σημαντικό ρόλο στη διατροφή. Επιπλέον ο βαθμός πέψης κάθε λείας διαφέρει, με αποτέλεσμα οι λείες που τελικά αναγνωρίζονται να είναι αυτές με τον αργότερο ρυθμό πέψης. Πολλά προβλήματα υπάρχουν και στην ποσοτικοποίηση της συμμετοχής των διαφόρων λειών, αφού στην ουσία τα στοιχεία του στομαχικού περιεχομένου δίνουν στιγμιαίες περιγραφές της διατροφής, ενώ τα σαρκοφάγα είδη έχουν τις περισσότερες φορές κενά στομάχια. Τέλος, σημαντική πηγή σφάλματος μπορεί να είναι το γεγονός ότι συχνά τα τροφικά επίπεδα των λειών δεν είναι πάντα γνωστά. Για παράδειγμα, πολλά «ιχθυοβόρα» ψάρια μπορεί να τρέφονται και με ασπόνδυλα, ενώ πολλά «φυτοφάγα» είδη και τα «κωπήποδα» μπορεί να είναι μερικώς σαρκοφάγα. Γενικά, τέτοια σφάλματα προκύπτουν λόγω της ομαδοποίησης των ειδών σε ευρείες ομάδες (Stergiou & Polunin 2000).

Οι εκτιμήσεις του TROPH μπορούν να γίνουν με το λογισμικό *TrophLab*, με το οποίο μπορεί να υπολογιστεί το τροφικό επίπεδο ενός είδους με ποσοτικά ή ποιοτικά δεδομένα της σύνθεσης της διαίτας του (Tsikliras et al. 2005β).

Άμεση εκτίμηση τροφικών επιπέδων από μοντέλα Ecopath

Τα οικοσυστημικά μοντέλα *Ecopath* προσομοιάζουν τη ροή ενέργειας ανάμεσα στις διάφορες λειτουργικές ομάδες θηρευτών και λειών (Pauly et al. 2000). Στο *Ecopath* γίνεται επίλυση ενός συστήματος γραμμικών εξισώσεων που αντιστοιχούν σε όλες τις λειτουργικές ομάδες του οικοσυστήματος. Έτσι το *Ecopath* μπορεί να χρησιμοποιηθεί και στην εκτίμηση των τροφικών επιπέδων, αλλά χρησιμοποιείται κυρίως για τη βελτίωση των εκτιμήσεων των τροφικών επιπέδων που προκύπτουν από άλλες μεθόδους (Stergiou & Polunin 2000).

Άμεση εκτίμηση τροφικού επιπέδου από ισότοπα

Τα ισότοπα χρησιμοποιούνται επίσης για την εκτίμηση του τροφικού επιπέδου των ψαριών. Η εκτίμηση του τροφικού επιπέδου γίνεται από την εξίσωση (Post et al. 2000, Stergiou & Polunin 2000):

$$TL_{fish} = TL_{ref} + \frac{\delta^{15}N_{fish} - \delta^{15}N_{ref}}{3,4} \quad 10.16$$

όπου TL_{fish} είναι το τροφικό επίπεδο του μελετούμενου είδους, TL_{ref} είναι το τροφικό επίπεδο του οργανισμού ή της βάσης του τροφικού πλέγματος και $\delta^{15}N$ είναι ο δείκτης της σχετικής αφθονίας των σταθερών ισωτόπων του αζώτου, που υπολογίζονται από την εξίσωση:

$$\delta^{15}N = \left(\frac{(^{14}N/^{15}N)_{fish}}{(^{14}N/^{15}N)_{standard}} - 1 \right) \times 10^3 \quad 10.17$$

όπου το «standard» αναφέρεται στον μάρτυρα που χρησιμοποιείται στη φασματομετρία μάζας (mass spectrometry), που είναι το ατμοσφαιρικό άζωτο (N_2) στην περίπτωση των ισωτόπων του αζώτου.

Οι εκτιμήσεις από ισότοπα υπόκεινται και αυτές σε διάφορες παραδοχές και περιορισμούς (Stergiou & Polunin 2000). Για παράδειγμα, για κάθε τροφικό επίπεδο η κλασμάτωση των ισωτόπων μπορεί να διαφέρει και να μην είναι ίση με 3,4, όπως στην εξίσωση 10.16, ο μάρτυρας για τον υπολογισμό του TL_{ref} μπορεί να μην είναι κατάλληλος και το τροφικό του επίπεδο να μην είναι γνωστό (Polunin et al. 2001). Επιπλέον, οι εκτιμήσεις από ισότοπα δεν είναι κατάλληλες για τον εντοπισμό βραχυπρόθεσμων αλλαγών στη δίαιτα των μεγαλόσωμων θηρευτών (Pinnegar & Polunin 2000).

Γενικά, όταν το τροφικό επίπεδο της λείας είναι γνωστό με ακρίβεια, τότε οι εκτιμήσεις του τροφικού επιπέδου από τα ισότοπα και την ανάλυση του στομαχικού περιεχομένου είναι παρόμοιες, όπως έδειξε

η ανάλυση στοιχείων για 75 είδη ψαριών στον Κόλπο της Καλιφόρνιας (Amezcueta et al. 2015). Το ίδιο έχει αποδειχθεί και σε άλλες περιοχές (Pinnegar & Polunin 2000) καθώς και από την εκτίμηση του τροφικού επιπέδου από ισότοπα και από το *Ecopath* (Vander Zanden et al. 1997, Kline & Pauly 1998). Διαφορές ανάμεσα στις δύο μεθόδους υπάρχουν και οι εκτιμήσεις από το στομαχικό περιεχόμενο είναι ανεπαρκείς όταν χρησιμοποιούνται γενικές τιμές για το τροφικό επίπεδο μιας λείας (π.χ. το *TrophLab* δίνει στα ψάρια-λείες πάντα μια γενική μέση τιμή 3,5 αντί για την πραγματική τιμή μιας συγκεκριμένης λείας). Τέλος, η σύγκριση των τροφικών επιπέδων 13 ειδών Μεσογειακών ψαριών που υπολογίστηκαν με ισότοπα και με το *Ecopath* έδειξε ότι είτε το *Ecopath* υπερεκτιμά τα μεγάλα τροφικά επίπεδα είτε ότι η μέθοδος των ισotόπων υποεκτιμά τα μικρά τροφικά επίπεδα (Pinnegar & Polunin 2000).

Έμμεση εκτίμηση τροφικού επιπέδου από εμπειρικές εξισώσεις

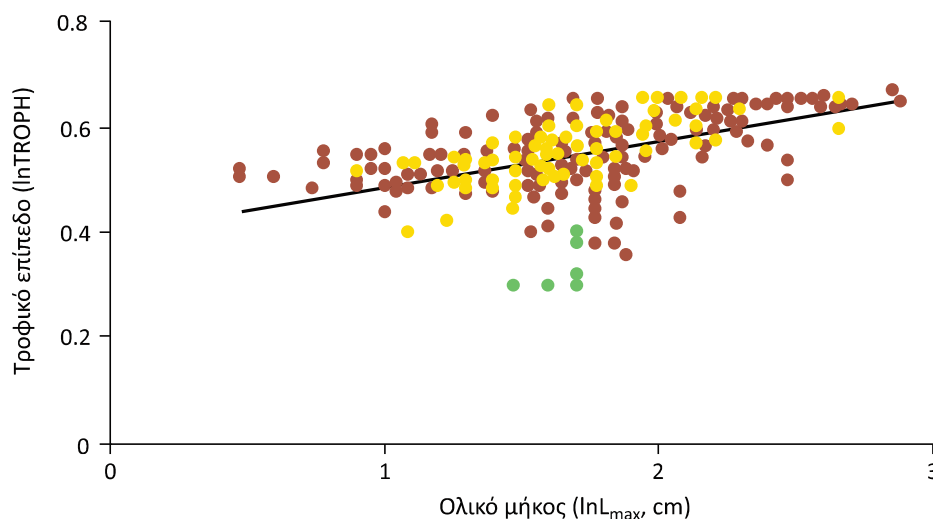
Η μελέτη της διατροφής των ειδών είναι αρκετά χρονοβόρα διαδικασία. Ταυτόχρονα, θα ήταν ιδανικό να υπήρχαν εκτιμήσεις του τροφικού επιπέδου για όσο το δυνατόν περισσότερα είδη ενός οικοσυστήματος, κάτι το οποίο δεν είναι πάντα εφικτό για πολλούς λόγους. Σε αυτές τις περιπτώσεις υπάρχει η δυνατότητα να εκτιμηθούν τα τροφικά επίπεδα διαφόρων ειδών (π.χ. σπάνια είδη χαμηλής αφθονίας, μη εμπορικά είδη) από εμπειρικές εξισώσεις που σχετίζουν το τροφικό επίπεδο με άλλες παραμέτρους, εύκολα μετρήσιμες για πολλά και διαφορετικά είδη. Η πιο εύκολα μετρήσιμη βιολογική παράμετρος είναι το μέγιστο μήκος σώματος (L_{max}) που υπάρχει διαθέσιμο για όλα τα είδη ψαριών (*Fishbase*).

Γενικά το τροφικό επίπεδο στα ψάρια αυξάνει με το μέγεθος (Stergiou & Karpouzi 2002, 2005), ισχύει δηλαδή η ρήση «το μεγάλο ψάρι τρώει το μικρό». Για παράδειγμα, οι Stergiou & Karpouzi (2002), χρησιμοποιώντας το τροφικό επίπεδο (TROPH) και το μέγιστο μήκος σώματος (L_{max}) για 442 αποθέματα Μεσογειακών ψαριών, υπολόγισαν τις παρακάτω σχέσεις:

$$\text{Log(TROPH)} = 0,429 + 0,074\text{Log}(L_{max}) \quad 10.18$$

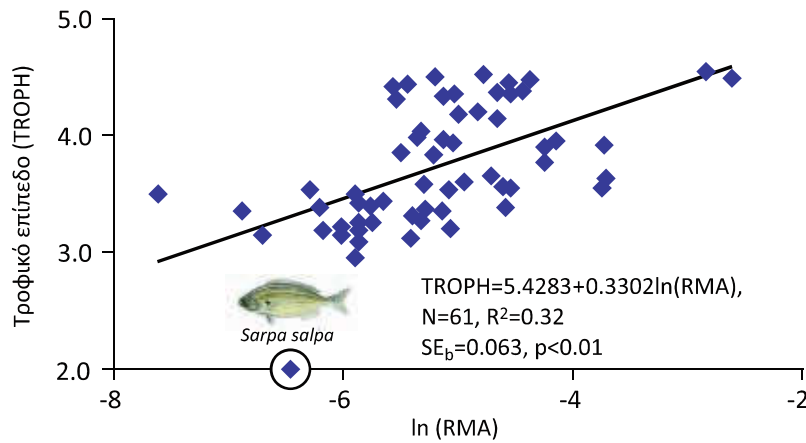
$$\text{Log(μέσου TROPH ανά είδος)} = 0,437 + 0,073\text{Log}(L_{max}) \quad 10.19$$

Στην ανάλυση αυτή δεν ελήφθησαν υπόψη τα αμιγώς φυτοφάγα είδη μαύρη αγριόσαλα (γερμανός) *Siganus luridus*, άσπρη αγριόσαλα *Siganus rivulatus* και σάλπα *Sarpa salpa* (Εικόνα 10.2). Μια άλλη παράμετρος που αναμένει κάποιος να σχετίζεται με το τροφικό επίπεδο είναι το άνοιγμα στόματος, αφού θεωρητικά, όσο μεγαλύτερο είναι το άνοιγμα στόματος τόσο μεγαλύτερες λείες θα καταναλώνει ένα ψάρι, ενώ όσο μεγαλύτερη είναι μια λεία τόσο υψηλότερο είναι το τροφικό της επίπεδο (Karpouzi & Stergiou 2003, Karachle & Stergiou 2011β).



Εικόνα 10.2. Σχέση ανάμεσα στο τροφικό επίπεδο (TROPH) και το μέγιστο μήκος σώματος (L_{max}) για 442 αποθέματα Μεσογειακών ψαριών (Stergiou & Karpouzi 2002, 2005). Με πράσινο τα αμιγώς χορτοφάγα είδη μαύρη αγριόσαλα (γερμανός) *Siganus luridus*, άσπρη αγριόσαλα *Siganus rivulatus* και σάλπα *Sarpa salpa*.

Πράγματι οι Karachle & Stergiou (2011β) βρήκαν ότι η σχέση ανάμεσα στη σχετική επιφάνεια στόματος (RMA) και το TROPH για 61 είδη ψαριών στο βόρειο Αιγαίο είναι γραμμική (Εικόνα 10.3):



Εικόνα 10.3. Σχέση ανάμεσα στη σχετική επιφάνεια στόματος (RMA) και το τροφικό επίπεδο ($TROPH$) για 61 είδη ψαριών στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Karachle & Stergiou 2011β).

$$TROPH = 5,428 + 0,330 \ln(RMA)$$

10.20

Ομοίως, οι Karrouzi & Stergiou (2003) βρήκαν ότι η σχέση ανάμεσα στο τροφικό επίπεδο και τη μέγιστη επιφάνεια στόματος (MA_{max}) για 18 είδη στις Κυκλάδες είναι ασυμπτωτική:

$$TROPH = 4,513 (1 - e^{-0,35MA_{max} + 37, 144})$$

10.21

Το μέγεθος του εντέρου επίσης σχετίζεται με τη δίαιτα και είναι γνωστό ότι γενικά το μήκος του εντέρου είναι μεγαλύτερο στα φυτοφάγα και παμφάγα είδη, γιατί τρέφονται με λείες που είναι σχετικά δύσκολες στην πέψη, απ' ότι στα σαρκοφάγα είδη (Ward-Campbell et al. 2005, Karachle & Stergiou 2010α,β). Έτσι, αναμένουμε θεωρητικά να υπάρχει μια σχέση ανάμεσα στο σχετικό μήκος του εντέρου (RGL) και το τροφικό επίπεδο. Πράγματι η συλλογή των διαθέσιμων στοιχείων για 229 αποθέματα από τους Karachle & Stergiou (2010β) έδειξε ότι:

$$\ln(TROPH) = 0,485 - 0,1444 \ln(RGL)$$

10.22

Όπως αναφέρθηκε στην εισαγωγή, η *FishBase* είναι η πιο σημαντική πηγή στοιχείων για διάφορες βιολογικές παραμέτρους των ψαριών, ανάμεσα στις οποίες είναι και το τροφικό επίπεδο. Όμως, οι εκτιμήσεις του τροφικού επιπέδου που παρέχονται από την *FishBase* είναι γενικές και επειδή, όπως αναφέρθηκε παραπάνω, το τροφικό επίπεδο διαφέρει χωροχρονικά, είναι πιθανόν οι εκτιμήσεις αυτές να μην ανταποκρίνονται απόλυτα σε αυτές των ψαριών μιας συγκεκριμένης περιοχής.

Οι Karachle & Stergiou (2006) υπολόγισαν τα τροφικά επίπεδα 76 ειδών ψαριών στον Θερμαϊκό Κόλπο ($TROPH_{\Thetaερμ}$) και τα σύγκριναν με τα γενικά τροφικά επίπεδα της *FishBase* ($TROPH_{FB}$). Από τη σύγκριση αυτή προέκυψε η παρακάτω στατιστικά σημαντική σχέση:

$$TROPH_{\Thetaερμ} = 1,2392 + 0,6459 TROPH_{FB}$$

10.23

Από την εξίσωση 10.23 είναι φανερό ότι υπάρχει πολύ ισχυρή συσχέτιση μεταξύ του πραγματικού τροφικού επιπέδου των ψαριών του Θερμαϊκού Κόλπου και των εκτιμήσεων της *FishBase*, δηλαδή η τελευταία δίνει ικανοποιητικές εκτιμήσεις του τροφικού επιπέδου για τα είδη μιας περιοχής. Επιπλέον, η εξίσωση 10.23 μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τη «διόρθωση» των εκτιμήσεων της *FishBase*. Για παράδειγμα, αν ένα είδος ψαριού του Θερμαϊκού που δεν ανήκει στα 75 είδη που μελέτησαν οι Karachle & Stergiou (2006) έχει τροφικό επίπεδο 4 στη *FishBase* τότε από την εξίσωση 10.23 προκύπτει ότι το τροφικό του επίπεδο στο Θερμαϊκό θα κυμαίνεται μεταξύ 3,73 και 3,91 (το τυπικό σφάλμα της κλίσης της εξίσωσης είναι $\pm 0,09$).

10.2.2. Ενδοειδική διαφοροποίηση τροφικού επιπέδου

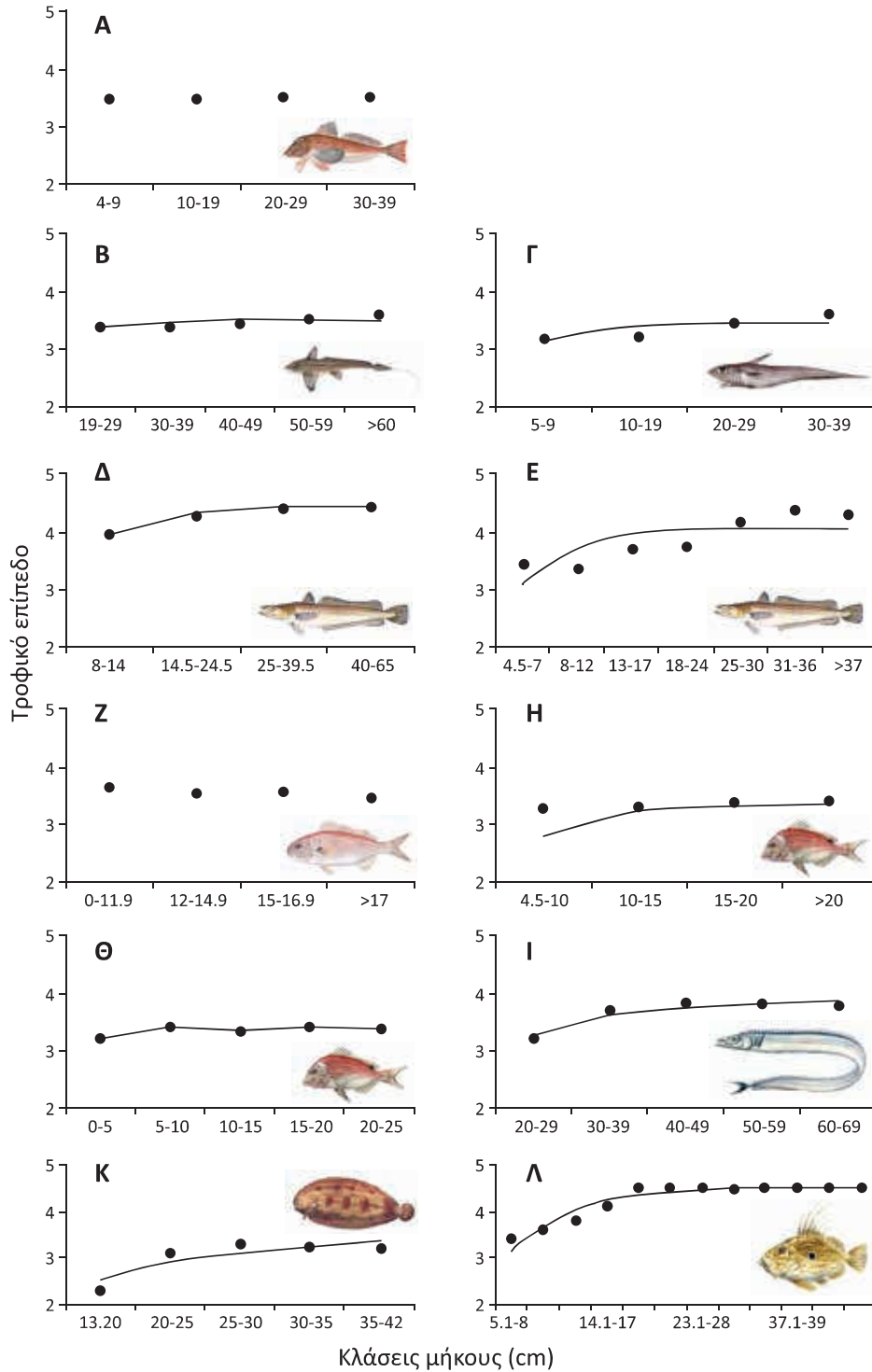
Το τροφικό επίπεδο ενός είδους δεν είναι σταθερό. Γενικά, με εξαίρεση τα αμιγώς φυτοφάγα είδη και πολλά μικρόσωμα, ζωοπλακτοφάγα είδη ψαριών που καταναλώνουν σχεδόν αποκλειστικά λείες μικρού μεγέθους, το τροφικό επίπεδο αυξάνει όσο ένα ψάρι μεγαλώνει σε μέγεθος, κάτι που όπως είδαμε ισχύει και διαειδικά (Εικόνα 10.2).

Θεωρητικά, η σχέση του τροφικού επιπέδου με τη μέση τιμή των διαφόρων κλάσεων μήκους ενός οργανισμού είναι συνήθως ασυμπτωτική (Cortés 1999, Stergiou & Karpouzi 2002) και υπολογίζεται με βάση την εξίσωση (Εικόνα 10.4):

$$TROPH_{L_i} = TROPH_{L_{\infty}} (1 - e^{-KL_i})$$

10.24

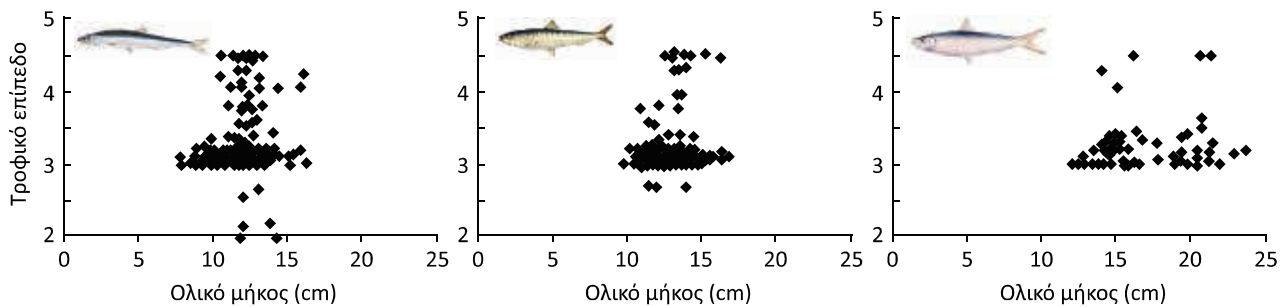
όπου $Troph_{L_i}$ είναι το τροφικό επίπεδο σε μήκος L_i , $Troph_{L_{\infty}}$ είναι το ασυμπτωτικό τροφικό επίπεδο και K ο ρυθμός με τον οποίο προσεγγίζεται το $Troph_{L_{\infty}}$.



Εικόνα 10.4. Σχέση ανάμεσα στο τροφικό επίπεδο ($TROPH$) και στο μήκος σώματος (μέσο κλάση μήκους σε cm) για διάφορα είδη ψαριών σε διαφορετικές περιοχές της Μεσογείου: (Α) λυροκαπόνι *Trigla lyra*, (Β) χίμαιρα *Chimaera monstrosa*, (Γ) ανοιχτόρυγχος γρεναδιέρος *Coelorinchus caelorhincus*, (Δ) μπακαλιάρος *Merluccius merluccius*, (Ε) μπακαλιάρος *Merluccius merluccius*, (Ζ) μουσμούλι *Pagellus acarne*, (Η) λυθρίνι *Pagellus erythrinus*, (Θ) λυθρίνι *Pagellus erythrinus*, (Ι) σπαθόψαρο *Lepidorus caudatus*, (Κ) γλώσσα *Solea solea* και (Λ) χρυστόψαρο *Zeus faber* (τροποποιημένη από Stergiou & Karpouzi 2002).

Από την εικόνα 10.4 είναι φανερό ότι το τροφικό επίπεδο μπορεί να αλλάζει από περίπου 0,2 έως 1,5 μονάδες στη διάρκεια της ζωής ενός είδους. Πολλές φορές βέβαια η σχέση αυτή μπορεί να είναι γραμμική ή άλλης μορφής. Το τροφικό επίπεδο διαφέρει και ανάμεσα στα άτομα που πιάστηκαν σε μία ή περισσότερες δειγματοληψίες. Το ατομικό τροφικό επίπεδο του γαύρου *Engraulis encrasicolus*, της σαρδέλας *Sardina pilchardus* και της φρίσσας *Sardinella aurita* στο βόρειο Αιγαίο κυμαίνεται από περίπου 2,5 έως 4,5, παρόλο που για τα περισσότερα άτομα είναι περίπου 3 (Εικόνα 10.5).

Η διαφοροποίηση αυτή σχετίζεται αφενός με το ότι όλα τα άτομα δεν έχουν το ίδιο μήκος όπως αναφέρθηκε παραπάνω, και αφετέρου η σχετική αναλογία των διαφόρων λειών που καταναλώθηκε από κάθε άτομο δεν είναι πάντα η ίδια, αλλά αλλάζει ανάλογα με την ώρα, το βάθος, την περιοχή και την εποχή της δειγματοληψίας.



Εικόνα 10.5. Ατομικό τροφικό επίπεδο του γαύρου *Engraulis encrasicolus* (πάνω), της σαρδέλας *Sardina pilchardus* (μέση) και της φρίσσας *Sardinella aurita* (κάτω) στο βόρειο Αιγαίο (τροποποιημένη από Karachle & Stergiou 2014).

Το τροφικό επίπεδο διαφέρει σημαντικά και από εποχή σε εποχή (Karachle & Stergiou 2008). Το τροφικό επίπεδο διαφέρει επίσης ανάλογα με το φύλο, αλλά έρευνα με βάση τα στοιχεία για 76 είδη από το βόρειο Αιγαίο (Karachle & Stergiou 2008) έδειξε ότι οι διαφορές αυτές είναι πολύ μικρές σε σχέση με τις εποχικές διαφορές. Έτσι, η μέση διαφορά μεταξύ του ελάχιστου και μέγιστου εποχικού τροφικού επιπέδου ήταν 0,45 και για το 28,8% των ειδών η διαφορά αυτή ήταν μεγαλύτερη από το σταθερό σφάλμα του τροφικού επιπέδου των ειδών που εξετάστηκαν. Αντίθετα, στην περίπτωση του φύλου, η μέση διαφορά μεταξύ του τροφικού επιπέδου των αρσενικών και θηλυκών ατόμων ανά είδος ήταν μόλις 0,18 και μόνο για το 6,6% των ειδών η διαφορά αυτή ήταν μεγαλύτερη από το σταθερό σφάλμα του τροφικού επιπέδου του είδους. Έτσι, οι έρευνες στην ανάλυση του στομαχικού περιεχομένου θα πρέπει να εστιάζονται κυρίως στην εποχική διαφοροποίηση και όχι τόσο στη φυλετική διαφοροποίηση της διαίτας.

Τέλος, το τροφικό επίπεδο διαφέρει επίσης και από έτος σε έτος και από περιοχή σε περιοχή (Stergiou & Karrouzi 2002, 2005). Για παράδειγμα το τροφικό επίπεδο της κουτσομούρας *Mullus barbatus* στη Μεσόγειο κυμαίνεται από 2,79 έως 3,57, περισσότερο δηλαδή από όσο κυμαίνεται αυτό του μπαρμπουνιού *Mullus surmuletus* (από 3,16 έως 3,58), ανάλογα με την περιοχή (Πίνακας 10.2).

Πίνακας 10.2. Το τροφικό επίπεδο (TROPH) της κουτσομούρας *Mullus barbatus* και του μπαρμπουνιού *Mullus surmuletus* σε διάφορες περιοχές της Μεσογείου (από Stergiou & Karrouzi 2002, 2005). SE= σταθερό σφάλμα.

| ΕΙΔΟΣ | TROPH | SE | ΕΙΔΟΣ | TROPH | SE |
|---------------------|-------|------|------------------|-------|------|
| Θρακικό πέλαγος | 2,79 | 0,36 | Σικελία | 3,29 | 0,43 |
| Κρήτη | 3,48 | 0,53 | Κόλπος Παλέρμο | 3,44 | 0,49 |
| Ιόνιο Πέλαγος | 3,20 | 0,38 | Κρήτη | 3,38 | 0,49 |
| Θερμαϊκός Κόλπος | 3,42 | 0,51 | Σικελία | 3,20 | 0,42 |
| Κορινθιακός Κόλπος | 3,14 | 0,33 | Κόλπος Μασσαλίας | 3,30 | 0,53 |
| Αμβρακικός Κόλπος | 3,30 | 0,47 | Κρήτη | 3,53 | 0,56 |
| Σαρωνικός Κόλπος | 3,31 | 0,42 | Βόρειο Αιγαίο | 3,53 | 0,56 |
| Κόλπος Castellamare | 3,10 | 0,38 | Βόρεια Κρήτη | 3,58 | 0,58 |
| ΝΑ Μεσόγειος | 3,57 | 0,57 | Σικελία | 3,16 | 0,36 |

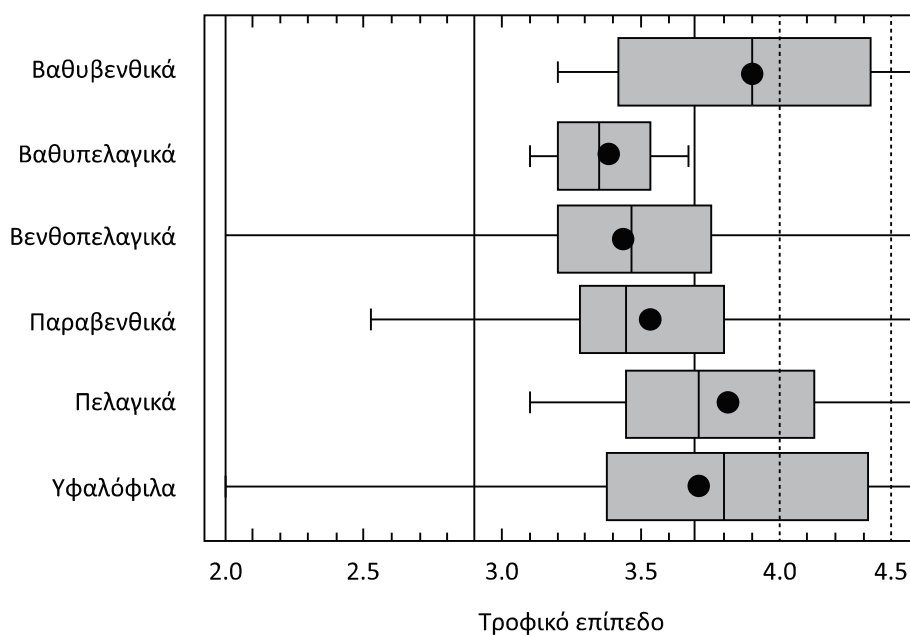
| | | | | | |
|-------------------|------|------|---------|------|------|
| Αδριατική Θάλασσα | 3,30 | 0,43 | Κορσική | 3,51 | 0,54 |
| Μέγιστο | 3,57 | | | 3,58 | |
| Ελάχιστο | 2,79 | | | 3,16 | |
| Μέσο | 3,27 | | | 3,38 | |

10.2.3. Εύρος τροφικών επιπέδων στα θαλάσσια οικοσυστήματα

Το κλασματικό τροφικό επίπεδο στα θαλάσσια οικοσυστήματα κυμαίνεται από 1 έως 5,5. Το *φυτοπλαγκτό* έχει εξ ορισμού τροφικό επίπεδο 1, επειδή φωτοσυνθέτει. Τα τροφικά επίπεδα των ζωοπλαγκτικών ομάδων γενικά κυμαίνονται από 2 έως 3,5. Τα κωπήποδα έχουν χαμηλότερο τροφικό επίπεδο απ' ό,τι το μακρο-ζωοπλαγκτό, τα *ευφαισεώδη*, τα *δεκάποδα* και το επιβένθος, ενώ το ζελατινώδες πλαγκτό τρέφεται κυρίως με μικροζωοπλαγκτό (Polunin et al. 2001).

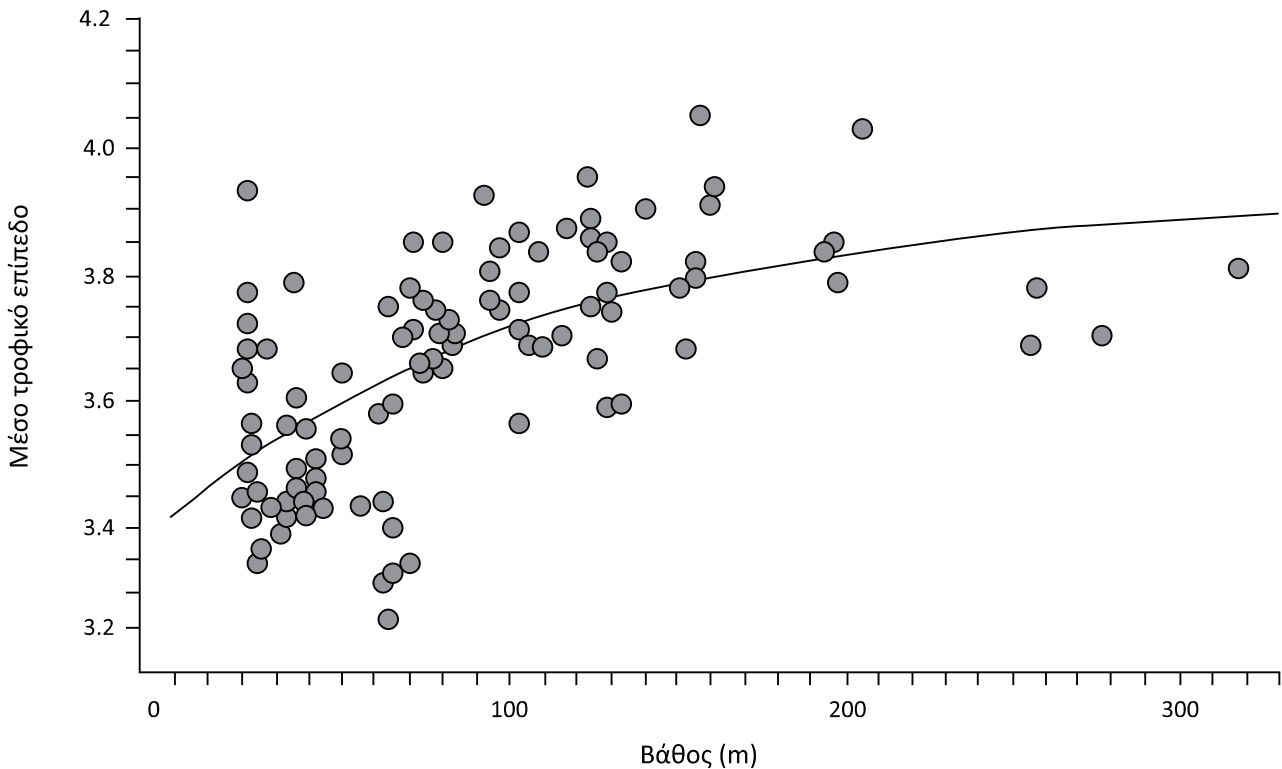
Τα ψάρια έχουν τροφικό επίπεδο που κυμαίνεται από 2 για αυτά που τρέφονται με *φυτοπλαγκτό* ή/και *φύκη* (π.χ. σάλπα *Sarpa salpa*) ή θρύμματα (π.χ. κέφαλος *Mugil cephalus*) έως 4,5, για πολύ μεγάλα σε μέγεθος ψαροφάγα είδη, όπως ο ερυθρός τόννος *Thunnus thynnus*, ο μεγάλος λευκός καρχαρίας *Carcharodon carcharias* και ο ξιφίας *Xiphias gladius*. Τα ενδιαμέσα στάδια περιλαμβάνουν ζωοπλαγκτοφάγους οργανισμούς με τροφικό επίπεδο περίπου 3 (μελανούρι *Oblada melanura*), παμφάγους με προτίμηση σε λεία ζωικής προέλευσης με τροφικό επίπεδο περίπου 3,5 (βλάχος *Polyprion americanus*) και αμιγώς ψαροφάγους με τροφικό επίπεδο υψηλότερο από 4 (συναγρίδα *Dentex dentex*) (Stergiou & Karrouzi 2002). Παρόμοιο είναι και το εύρος των τροφικών επιπέδων των ψαριών των εσωτερικών νερών. Για παράδειγμα, η ανασκόπηση στοιχείων διατροφής για 80 αποθέματα ψαριών της Βαλκανικής Χερσονήσου που αντιστοιχούσαν σε 45 είδη και η εκτίμηση των τροφικών τους επιπέδων έδειξε ότι τα τροφικά επίπεδα κυμάνθηκαν από 2 για την τσερούκλα *Scardinius acarnanicus*, η οποία καταναλώνει αποκλειστικά υδρόβια φυτά και φυτοπλαγκτό, έως 4,5 για το ποταμολάβρακο *Sander lucioperca*, το οποίο θηρεύει αποκλειστικά ψάρια (Μπόμπορη et al. 2010).

Το τροφικό επίπεδο των ψαριών διαφέρει ανάλογα με το ενδιαίτημα και είναι μεγαλύτερο για τα **βαθυβενθοπελαγικά ψάρια**, τα πελαγικά ψάρια και τα **υφαλόφιλα** είδη (Εικόνα 10.6). Το τροφικό επίπεδο αυξάνει επίσης με το βάθος (Εικόνα 10.7), αφού γενικά στα μεγάλα βάθη τα περισσότερα ψάρια είναι σαρκοφάγα. Τέλος, το τροφικό επίπεδο είναι μεγαλύτερο για τα εμπορικά είδη, γεγονός που δηλώνει ότι τα μη εμπορικά είδη είναι γενικά μικρότερα σε μέγεθος (Lamprakis et al. 2008).



Εικόνα 10.6. Θηκογράμματα του τροφικού επιπέδου των Μεσογειακών ψαριών με το ενδιαίτημα. Το παραλληλόγραμμο καλύπτει το 50% των τιμών, οι οριζόντιες γραμμές δείχνουν το εύρος των τιμών, η κατακόρυφη γραμμή μέσα στο κουτί δείχνει το διάμεσο τροφικό επίπεδο και η μαύρη βούλα το μέσο τροφικό επίπεδο. Το ενδιαίτημα λαμβάνεται σύμφωνα με την *FishBase*. Οι κάθετες γραμμές δείχνουν τις λειτουργικές ομάδες που παρουσιάζονται παρακάτω, στην εικόνα 10.10 (τροποποιημένη από Stergiou & Karrouzi 2002).

Όμως, εκτός από τα ψάρια στα θαλάσσια οικοσυστήματα υπάρχουν και άλλοι μη πλαγκτικοί ζωικοί οργανισμοί, όπως τα κεφαλόποδα, τα θαλάσσια θηλαστικά, οι χελώνες και τα θαλασσοπούλια. Όσον αφορά τα κεφαλόποδα, στη Μεσόγειο αυτά έχουν τροφικό επίπεδο που κυμαίνεται από 2,4 για τη σουπιιά *Sepia officinalis* (Vinagre et al. 2012) έως 4,1 για το καλαμάρι *Loligo vulgaris* (Carlier et al. 2007) και το θράψαλο *Illex coindetii* με τα περισσότερα είδη να έχουν τροφικά επίπεδα >3,1 (μέσο και διάμεσο τροφικό επίπεδο 3,70 και 3,61 αντίστοιχα: *SeaLife Base*).















Εικόνα 10.7. Σχέση ανάμεσα στο μέσο τροφικό επίπεδο των συλλήψεων και το βάθος στο Θρακικό πέλαγος (τροποποιημένη από Lamprakis et al. 2008).

Τα θαλάσσια θηλαστικά στη Μεσόγειο έχουν τροφικό επίπεδο που κυμαίνεται από 3,2 για την πτεροφάλινα *Balaenoptera physalus* που τρέφεται με ζωοπλαγκτό (κριλ) έως 5,5 για την όρκα *Orcinus orca*, έναν εξειδικευμένο θηρευτή άλλων θαλάσσιων θηλαστικών όπως οι φώκιες (Εικόνα 10.8, Kaschner et al. 2004). Τα περισσότερα όμως θαλάσσια θηλαστικά έχουν τροφικό επίπεδο που κυμαίνεται μεταξύ 4,3 και 4,7, όπως το κοινό δελφίνι *Delphinus delphis*, ο ζιφιός *Ziphius cavirostris*, η φώκαινα *Phocoena phocoena*, το ρινοδέλφιο *Tursiops truncatus* και το ζωνοδέλφιο *Stenella coeruleoalba* (Εικόνα 10.8). Ένα άλλο θηλαστικό επίσης κορυφαίος θηρευτής είναι η πολική αρκούδα *Ursus maritimus* που τρέφεται σχεδόν αποκλειστικά με θαλάσσια θηλαστικά αλλά και η καφέ αρκούδα *Ursus arctos* που τρέφεται με σολομούς του γένους *Oncorhynchus*, πέστροφες του γένους *Salmo* και άλλα ψάρια.

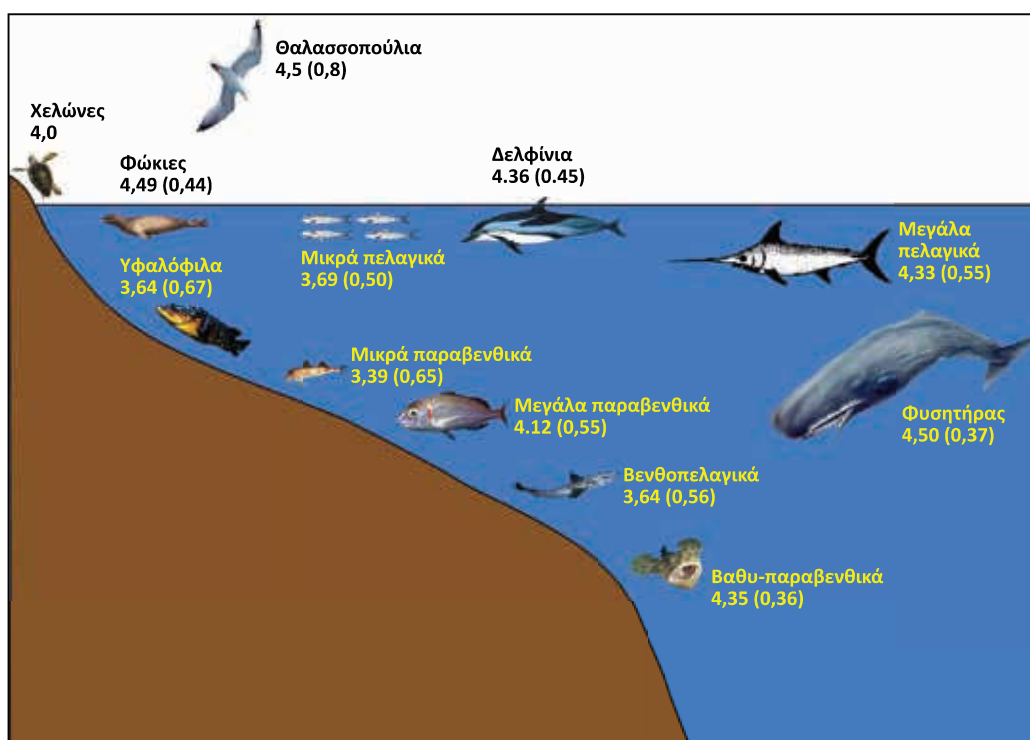
Οι θαλάσσιες χελώνες έχουν γενικά τροφικά επίπεδα που κυμαίνονται από περίπου 2, για τις φυτοφάγες χελώνες, όπως η πρασινοχελώνα *Chelonia mydas*, που τρέφεται κυρίως με φυτά, έως 4-5, όπως η καρέτα *Caretta caretta*, που είναι σαρκοφάγο είδος και τρέφεται κυρίως με μαλάκια και καρκινοειδή, ενώ η δερμοχελώνα *Dermochelys coriacea*, που τρέφεται με ζελατινώδεις οργανισμούς, βρίσκεται σε ενδιάμεσα τροφικά επίπεδα (Godley et al. 1998, Stergiou & Karpouzi 2002).

Τέλος, όσον αφορά τα θαλασσοπούλια, η Karpouzi (2005) εκτίμησε το τροφικό επίπεδο 351 ειδών από όλο τον κόσμο και βρήκε ότι τα τροφικά τους επίπεδα κυμαίνονται από 2,7 έως 4,9, ενώ τα διαφορετικά είδη χωρίζονται σε δύο κύριες λειτουργικές ομάδες: (α) αυτά με τροφικά επίπεδα από 2,7 έως 3,7 (μέσο τροφικό επίπεδο 3,44) που τρέφονται με *κωπήποδα* και άλλα καρκινοειδή και (β) αυτά με τροφικά επίπεδα από 3,7 έως 4,9 (μέσο τροφικό επίπεδο 4,21) που τρέφονται κυρίως με ψάρια και καλαμάρια.

Μια συνοπτική εικόνα της κατανομής των τροφικών επιπέδων στις ελληνικές θάλασσες (αλλά που γενικά ισχύει και για τη Μεσόγειο) παρουσιάζεται στην εικόνα 10.9.

| | Είδος | TROPH | Εύρος | SE |
|--|-------------------------------|-------|-----------|------|
|  | <i>Balaenoptera physalus</i> | 3.23 | 3.20-3.20 | 0.03 |
|  | <i>Stenella coeruleoalba</i> | 4.36 | 3.50-4.60 | 0.07 |
|  | <i>Monachus monachus</i> | 4.40 | 4.29-4.50 | 0.06 |
|  | <i>Ziphius cavirostris</i> | 4.46 | 4.38-4.50 | 0.04 |
|  | <i>Grampus griseus</i> | 4.46 | 4.39-4.50 | 0.03 |
|  | <i>Globicephala melas</i> | 4.50 | - | - |
|  | <i>Hyperoodon ampullatus</i> | 4.50 | - | - |
|  | <i>Physeter macrocephalus</i> | 4.50 | - | - |
|  | <i>Delphinus delphis</i> | 4.53 | 4.50-4.60 | 0.03 |
|  | <i>Phocoena phocoena</i> | 4.62 | 4.43-4.80 | 0.19 |
|  | <i>Tursiops truncatus</i> | 4.71 | 4.43-4.92 | 0.10 |
|  | <i>Orcinus orca</i> | 5.50 | - | - |

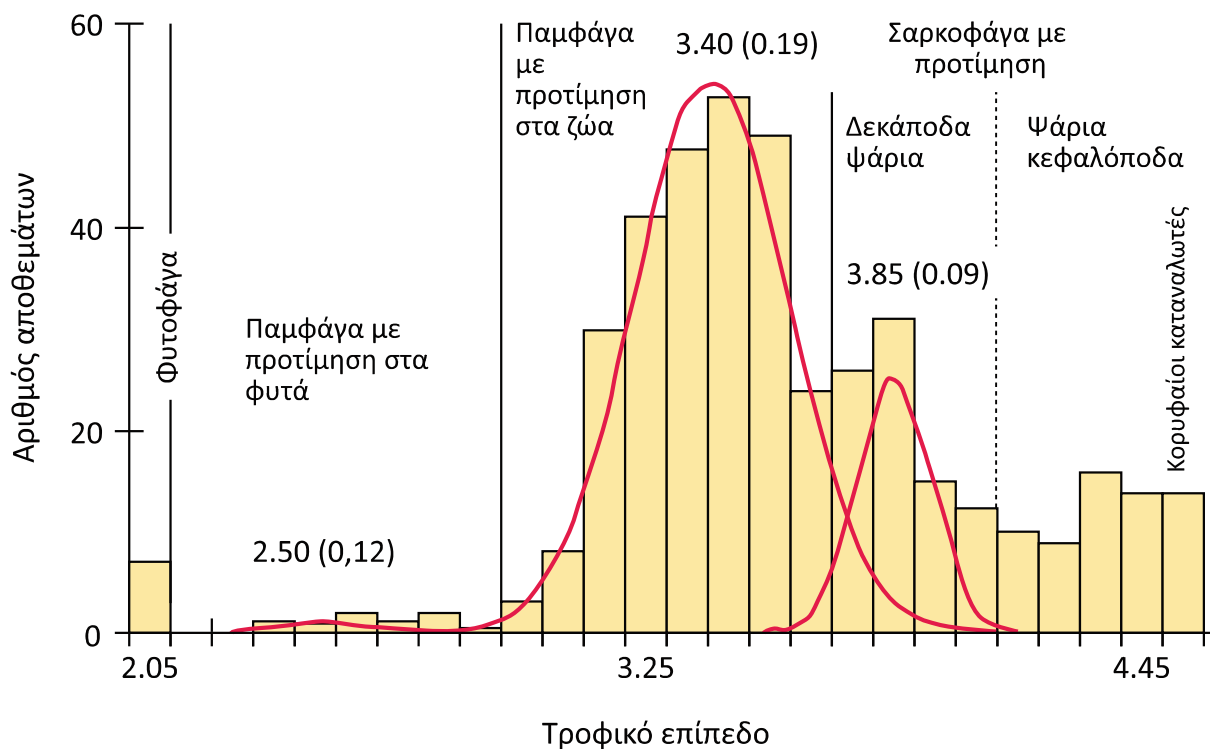
Εικόνα 10.8. Τα θαλάσσια θηλαστικά της Μεσογείου και το τροφικό επίπεδό τους (TROPH) (τροποποιημένη από Kaschner et al. 2004). SE=σταθερό σφάλμα.



Εικόνα 10.9. Διάφορες ομάδες θαλάσσιων ζώων και τα μέσα τροφικά τους επίπεδα (σε παρένθεση το σταθερό σφάλμα) (τροποποιημένο από Stergiou & Karrouzi 2005).

10.2.4. Τροφικές λειτουργικές ομάδες

Η εκτίμηση των τροφικών επιπέδων για όσο το δυνατό περισσότερα είδη σε ένα οικοσύστημα δίνει τη δυνατότητα να οριστούν λειτουργικές ομάδες ειδών, οι οποίες θα ληφθούν υπόψη για την αλιευτική διαχείριση στο πλαίσιο του οικοσυστήματος. Έτσι, οι Stergiou & Karrouzi (2002, 2005) στα άρθρα ανασκόπησης σχετικά με τη διαίτα και τα τροφικά επίπεδα των Μεσογειακών ψαριών αναγνώρισαν τέσσερις βασικές λειτουργικές ομάδες, κάθε μια από τις οποίες έχει διαφορετικό εύρος και μέσο τροφικό επίπεδο: (α) τα φυτοφάγα είδη, (β) τα παμφάγα είδη με προτίμηση στα φυτά, (γ) τα παμφάγα είδη με προτίμηση στα ζώα και (δ) τα σαρκοφάγα είδη που χωρίζονται σε δύο υποομάδες σε αυτά με προτίμηση τα δεκάποδα και τα ψάρια και σε αυτά με προτίμηση τα ψάρια και τα κεφαλόποδα (Εικόνα 10.10). Τα είδη με τροφικό επίπεδο μεγαλύτερο από 4,2-4,3 είναι οι κορυφαίοι καταναλωτές (Εικόνα 10.10).

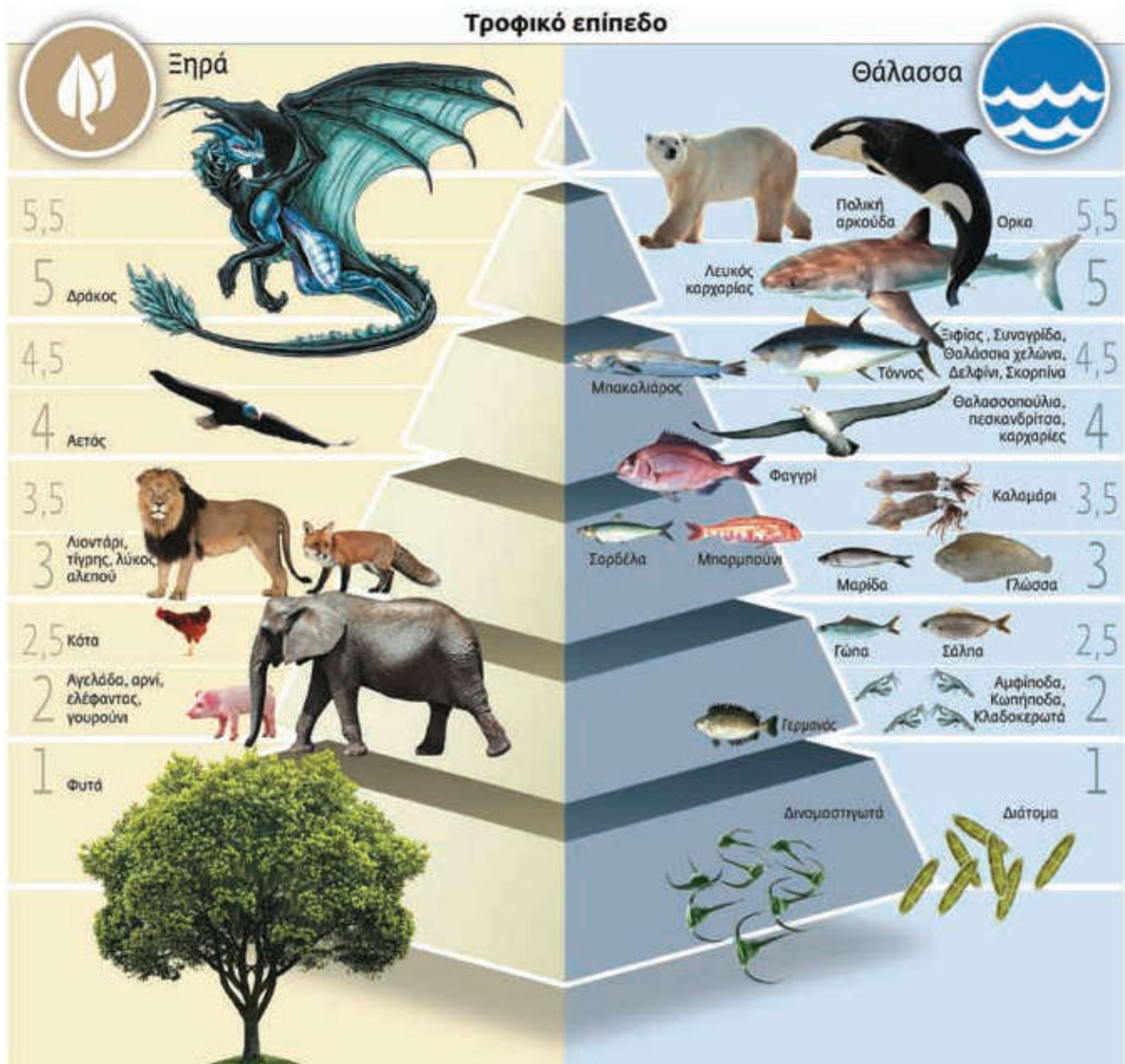


Εικόνα 10.10. Οι βασικές λειτουργικές ομάδες των Μεσογειακών ψαριών (τροποποιημένη από Stergiou & Karrouzi 2002, 2005).

10.2.5. Άνθρωπος, τροφικά επίπεδα, κατανάλωση και διαχείριση

Ο άνθρωπος τρέφεται με χερσαία ζώα που έχουν τροφικό επίπεδο από 2 (π.χ. αρνιά, κατσίκια, αγελάδες, γουρούνια) έως 2,5 (πουλερικά) (Εικόνα 10.11). Το μέσο ψάρι που καταναλώνει ο άνθρωπος έχει τροφικό επίπεδο 3,5, ενώ τα μεγάλα ψάρια που έχουν και την προτίμηση του καταναλωτή, όπως ο ξιφίας *Xiphias gladius* και ο τόννος *Thunnus thynnus*, έχουν τροφικό επίπεδο 4,5. Το αντίστοιχο του ξιφία και τόννου σε χερσαία ζώα θα ήταν ένας δράκος που αν υπήρχε θα έτρωγε λιοντάρια *Panthera leo* και τίγρεις *Panthera tigris* (Εικόνα 10.11)!

Για να κατανοήσουμε τι σημαίνει αυτό, πρέπει να λάβουμε υπόψη ότι μόνο το 10% της ενέργειας των φυτών, τα οποία βρίσκονται στη βάση της τροφικής πυραμίδας, μεταφέρεται στο αμέσως παραπάνω επίπεδο, στα ζώα που τρώνε τα φυτά, και από εκεί πάλι μόνο το 10% πηγαίνει στο αμέσως επόμενο και ούτω καθεξής. Αν λοιπόν φάμε 1.000 τόνους λιοντάρι *Panthera leo* – ή κάτι που βρίσκεται στο τροφικό επίπεδο 3 – θα είναι σαν να έχουμε φάει 10.000 τόνους αρνί, που βρίσκεται στο 2, και 100.000 τόνους φυτά. Αν μεταφέρουμε αυτή τη σχέση στα ψάρια, τρώγοντας 1.000 τόνους ξιφία *Xiphias gladius* ή τόννο *Thunnus thynnus* είναι σαν να τρώμε 10.000 τόνους φαγγρί *Pagrus pagrus*, 100.000 τόνους αθερίνα *Atherina boyeri* και 1 εκατομμύριο τόνους λαχανικά και φρούτα αντίστοιχα! Αυτό σημαίνει ότι καταναλώνοντας τα ψάρια στις ποσότητες που συνηθίζουμε να τα καταναλώνουμε (περίπου 100.000.000 τόνοι ψαριών αφαιρούνται κάθε έτος από την αλιεία: Κεφάλαιο 2) επιφέρουμε μεγάλη ανισορροπία στο θαλάσσιο οικοσύστημα.



Εικόνα 10.11. Σύγκριση τροφικών επιπέδων στα χερσαία και θαλάσσια οικοσυστήματα (τροποποιημένη από ΒΗΜΑ SCIENCE, με βάση την ιδέα του Κ.Ι. Στεργίου).

Στην παραπάνω αντίληψη υπάρχει, όπως συμβαίνει σε πολλές περιπτώσεις στην οικολογία, και μια δι-αφορετική προσέγγιση. Σύμφωνα με αυτήν η σταθμεύουσα συγκομιδή των ειδών (δηλαδή οι βιομάζες των ειδών που υπάρχουν μία δεδομένη στιγμή) είναι αντίστροφη πυραμίδα λόγω της υψηλής παραγωγικότητας στην θάλασσα. Δηλαδή η παραγωγικότητα του φυτοπλαγκτού και ζωοπλαγκτού στη μονάδα του χρόνου είναι μεγάλη και δεν αποτυπώνεται στην ποσότητα της βιομάζας που καταμετρούμε μία χρονική στιγμή. Στην πραγματικότητα η παραγωγικότητα στη θάλασσα είναι σε θέση να συντηρήσει πολύ μεγαλύτερο αριθμό θη-ρευτών, με πολύ υψηλότερα τροφικά επίπεδα, από ό,τι θα αναμενόταν από την σταθμεύουσα συγκομιδή, με βάση τα πρότυπα που παρατηρούνται στην ξηρά. Αυτός είναι και ο λόγος που διαχρονικά και παγκοσμίως τα μοναδικά κοινά σαρκοφάγα που συμπεριλάμβανε ο άνθρωπος στη διατροφή του ήταν τα ψάρια και τα θαλασσινά. Αυτό ταυτόχρονα απαιτεί μια διαφορετική και πιο προσεκτική διαχείριση των θαλάσσιων δια-τροφικών πόρων.

10.3. Χρήσεις τροφικού επιπέδου

Η εκτίμηση του τροφικού επιπέδου είναι ιδιαίτερα χρήσιμη, γιατί το τροφικό επίπεδο αντανακλά την πολυ-πλοκότητα, συμπεραλαμβανομένης της βιοποικιλότητας, σχετίζεται με το μέγεθος των οργανισμών, και έτσι έμμεσα με τη γονιμότητα και το εύρος της νεοσυλλογής, και αντανακλά διάφορους άλλους τύπους καταπό-

νησης (Stergiou & Polunin 2000). Στην ουσία η χρήση του κλασματικού τροφικού επιπέδου αποκάλυψε την κρυμμένη επίδραση της αλιείας στα θαλάσσια οικοσυστήματα: τη συρρίκνωση των θαλάσσιων τροφικών πλεγμάτων (Pauly et al. 1998α). Πρόκειται για τη βαθμιαία μείωση του μεγέθους των θαλάσσιων οργανισμών στην αλιευτική παραγωγή και το οικοσύστημα, εξαιτίας της επιλεκτικής αφαίρεσης από την αλιεία των μεγαλόσωμων ατόμων, κάτι που ισχύει τόσο διαειδικά, όσο και ενδοειδικά (περιγράφεται στο Κεφάλαιο 5). Έτσι, και με ξεκίνημα την αλιευτική ταπείνωση, άρχισε η ευρεία χρήση του κλασματικού τροφικού επιπέδου στην αλιευτική βιολογία με σκοπό την εξέταση μεγάλης κλίμακας οικολογικών υποθέσεων (Stergiou & Tsikliras 2011). Με βάση το κλασματικό τροφικό επίπεδο αναπτύχθηκαν διάφοροι δείκτες, γνωστοί ως τροφοδυναμικοί, που σχετίζονται με τη διαχείριση των αποθεμάτων (Τσικληρας & Στεργίου 2016).

10.3.1. Τροφοδυναμικοί δείκτες

Οι **τροφοδυναμικοί δείκτες** (trophodynamic indicators) χρησιμοποιούνται στην αλιευτική έρευνα με σκοπό τη μέτρηση των αλληλεπιδράσεων μεταξύ των διαφορετικών οργανισμών ενός οικοσυστήματος και των δομικών αλλαγών που πραγματοποιούνται στο οικοσύστημα ως αποτέλεσμα της εκμετάλλευσης από τον άνθρωπο (Cury et al. 2005).

Από τους 45 δείκτες που έχουν χρησιμοποιηθεί και ικανοποιούν τα παραπάνω κριτήρια, οι 6 είναι ιδιαίτερα εύχρηστοι και αποτυπώνουν ξεκάθαρα πρότυπα και τάσεις στο επίπεδο του οικοσυστήματος (Rice & Rochet 2005). Μερικοί από αυτούς είναι:

- η πρωτογενής παραγωγή που απαιτείται για να υποστηρίξει την αλιεία (Pauly & Christensen 1995),
- η αναλογία βιομάζας παραβενθικών-πελαγικών ειδών (Tsikliras & Stergiou 2007),
- η αναλογία παραγωγής ή κατανάλωσης και θνησιμότητα εξαιτίας της θήρευσης (Bax 1991, Jarre et al. 1991),
- η διακύμανση του τροφικού επιπέδου των αλιευμάτων (Pauly et al. 1998α),
- ο δείκτης αλιευτικής ισορροπίας (Pauly et al. 2000) και
- η μικτή τροφική επίδραση (Ulanowicz & Puccia 1990).

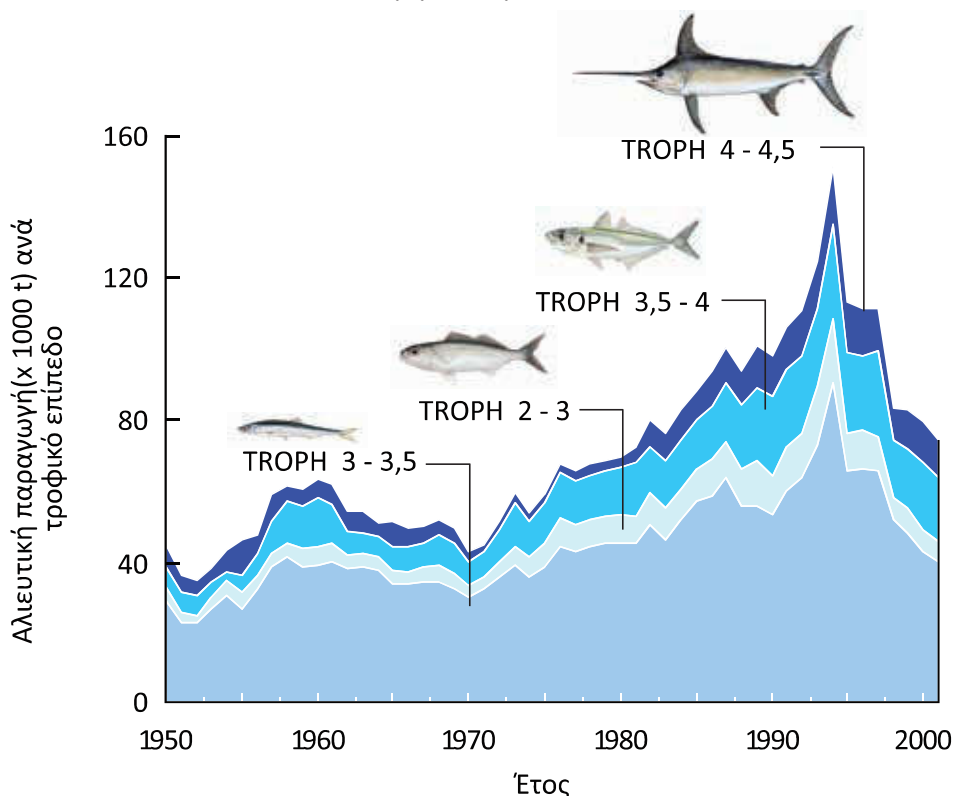
Στους παραπάνω δείκτες έχει πρόσφατα προστεθεί και ο **θαλάσσιος τροφικός δείκτης** (marine trophic index, MTI) που αποτελεί παραλλαγή του μέσου τροφικού επιπέδου και εφαρμόζεται με σκοπό να εκτιμηθεί η επίδραση της αλιείας στους οργανισμούς υψηλού τροφικού επιπέδου (Pauly & Watson 2005, Stergiou 2005). Τέλος, το τροφικό επίπεδο έχει χρησιμοποιηθεί για τον εντοπισμό των οικολογικά φιλικών αλιευτικών εργαλείων (Stergiou et al. 2007γ).

Όλοι οι παραπάνω δείκτες έχουν πλεονεκτήματα και μειονεκτήματα και το αποτέλεσμά τους εξαρτάται από τα διαθέσιμα δεδομένα που θα χρησιμοποιηθούν για την εκτίμησή τους. Για περιοχές με περιορισμένη διαθεσιμότητα επιστημονικών δεδομένων (όπως πολλές χώρες της Μεσογείου μεταξύ των οποίων και η Ελλάδα) έχουν χρησιμοποιηθεί με επιτυχία η αναλογία βιομάζας βενθοπελαγικών προς τα πελαγικά είδη (Tsikliras & Stergiou 2007), η διακύμανση του μέσου τροφικού επιπέδου των αλιευμάτων (Stergiou & Koulouris 2000, Stergiou 2005), ο δείκτης αλιευτικής ισορροπίας (Pilling et al. 2008) καθώς και ο θαλάσσιος τροφικός δείκτης (Stergiou & Tsikliras 2008). Παρακάτω αναλύεται ο θαλάσσιος τροφικός δείκτης και οι τροφικές υπογραφές των αλιευτικών εργαλείων, που είναι από τις σημαντικότερες χρήσεις του τροφικού επιπέδου.

Θαλάσσιος τροφικός δείκτης

Ο **θαλάσσιος τροφικός δείκτης** (marine trophic index, MTI) έχει καθιερωθεί πολύ πρόσφατα από τους Pauly & Watson (2005) και χρησιμοποιείται για τη μέτρηση της βιοποικιλότητας και την επίδραση της αλιείας στο οικοσύστημα (Κεφάλαιο 5). Υπολογίζεται όπως το μέσο τροφικό επίπεδο των αλιευμάτων, αλλά εξαιρεί τους οργανισμούς που βρίσκονται χαμηλά στο τροφικό πλέγμα (αυτούς με τροφικό επίπεδο μικρότερο από 3,5). Οι οργανισμοί αυτοί (π.χ. σαρδέλα *Sardina pilchardus*, γάυρος *Engraulis encrasicolus*) εξαιρούνται γιατί επηρεάζονται περισσότερο από τις κλιματικές και περιβαλλοντικές αλλαγές (π.χ. El Niño) παρά από την αλιεία εξαιτίας των οικολογικών χαρακτηριστικών τους (μικρό μέγεθος, μεγάλες πληθυσμιακές συγκεντρώσεις, μικρή διάρκεια ζωής, γρήγορη γεννητική ωρίμαση). Για παράδειγμα στην εικόνα 10.12 είναι φανερό ότι, ενώ το μέσο τροφικό επίπεδο της συνολικής αλιευτικής παραγωγής από τις ελληνικές θάλασσες δεν μειώνεται με το χρόνο την περίοδο 1950-2005, όταν ληφθούν υπόψη μόνο τα μεγάλα τροφικού επιπέδου είδη, τότε αυτό μειώνεται στατιστικά την περίοδο αυτή και η μείωση είναι εντονότερη στην περίπτωση της αλιευτικής παραγωγής των ειδών με τροφικό επίπεδο > 3,75 (Εικόνα 10.12).

Η μείωση του θαλάσσιου τροφικού δείκτη είναι ενδεικτική της επιλεκτικής αφαίρεσης των μεγαλόσωμων ειδών από την αλιεία, ενώ η αύξησή του δείχνει μια αύξηση στην εκμετάλλευση των χαμηλών τροφικών επιπέδων ειδών, τη γεωγραφική ή βαθυμετρική διεύρυνση της αλιευτικής δραστηριότητας ή ακόμη και εκμετάλλευση νέων ειδών (Tsikliras et al. 2013β,γ, 2015β).



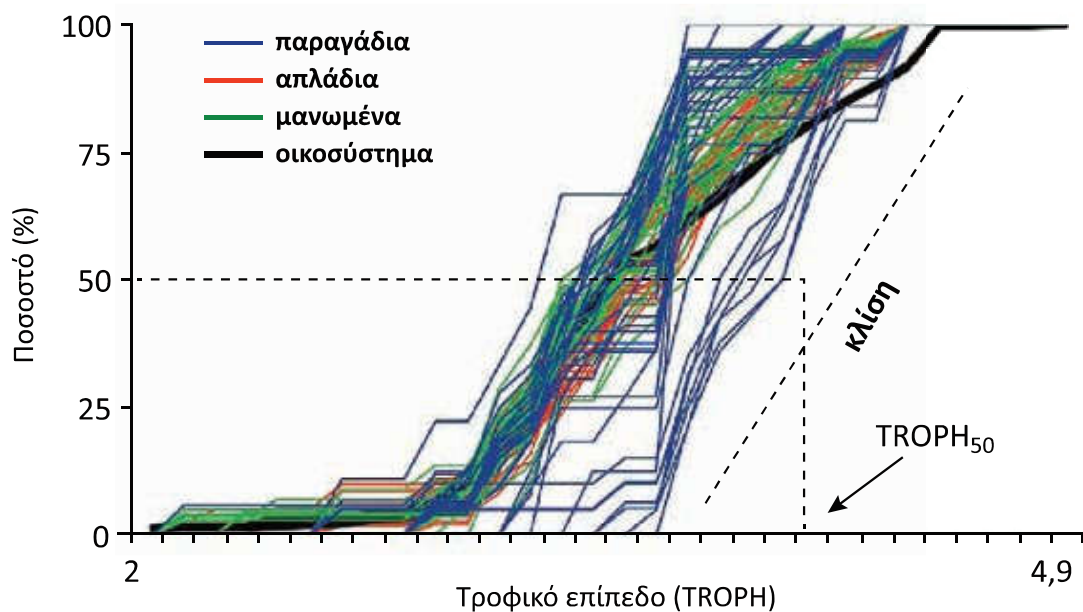
Εικόνα 10.12. Η αλιευτική παραγωγή ανά τροφικό επίπεδο για τις ελληνικές θάλασσες για το διάστημα 1950-2000 (από Stergiou 2005).

10.3.2. Τροφικές υπογραφές αλιευτικών εργαλείων

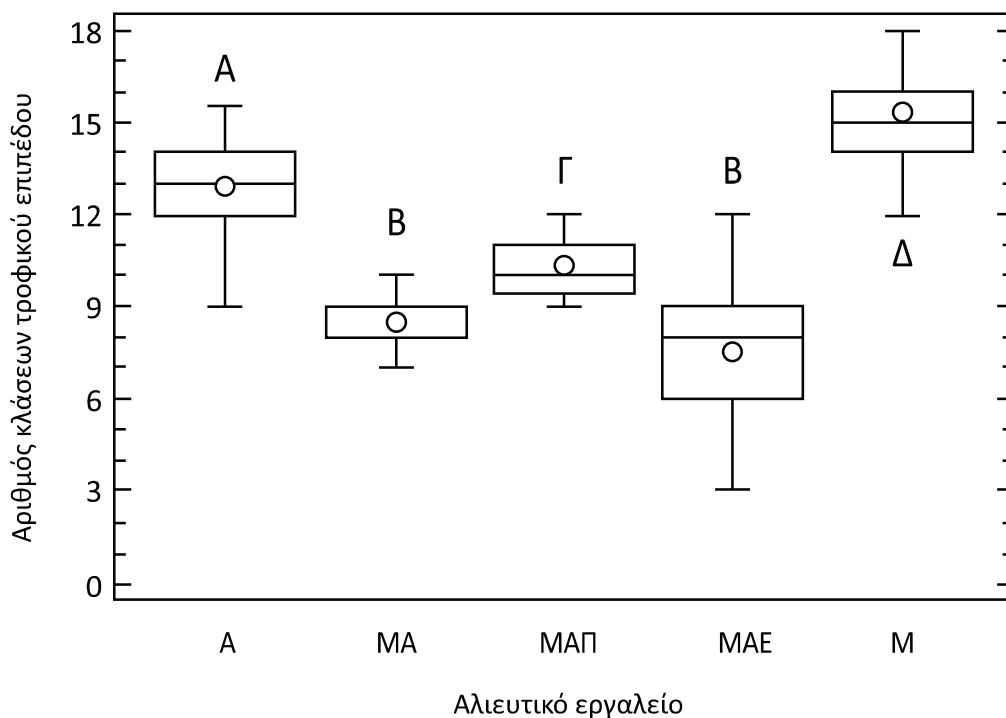
Κάθε αλιευτικό εργαλείο ανάλογα με τα χαρακτηριστικά του (μέγεθος ματιού δίχτυων, μέγεθος αγκιστριού) συλλαμβάνει συγκεκριμένα είδη και άτομα συγκεκριμένου εύρους μεγεθών. Έτσι, είναι πολύ εύκολο να υπολογίσουμε την αθροιστική κατανομή των τροφικών επιπέδων των συλλήψεων (Εικόνα 10.13), δηλαδή την τροφική υπογραφή και το μέσο τροφικό επίπεδο των αλιευτικών συλλήψεων κάθε εργαλείου (Stergiou et al. 2007δ).

Έτσι, οι Stergiou et al. (2007δ) εκτίμησαν τις τροφικές υπογραφές διαφόρων εργαλείων της παράκτιας αλιείας στα νερά της νότιας Ευρώπης. Τα εργαλεία που χρησιμοποιήθηκαν ήταν: (1) απλά δίκτυα 8 μεγεθών ματιών, από 44 έως 80 mm, (2) μανωμένα δίχτυα 9 διαφορετικών ματιών από 40 έως 140 mm και (3) παραγάδια με 8 διαφορετικά μεγέθη αγκιστριών, από το Νο 15 (το μικρότερο) έως το 5 (το μεγαλύτερο).

Οι Stergiou et al. (2007δ) υπολόγισαν τον αριθμό των αλιευόμενων ειδών ανά τροφικό επίπεδο (TROPH) και τις τροφικές «υπογραφές» (αθροιστικές κατανομές τροφικών επιπέδων) και εκτίμησαν το TROPH στο 25%, 50% και 75% της αθροιστικής συχνότητας ($TROPH_{25}$, $TROPH_{50}$, $TROPH_{75}$), καθώς και τις τιμές των κλίσεων των υπογραφών (με τη λογιστική εξίσωση). Τέλος, εκτίμησαν το μέσο σταθμισμένο TROPH των αλιευόμενων ειδών ($TROPH_w$). Τα αποτελέσματα έδειξαν ότι το TROPH των συλλήψεων με παραγάδια ποικίλει σε μεγαλύτερο βαθμό από ότι αυτών που πιάστηκαν με απλά και μανωμένα δίχτυα. Τα παραγάδια με τα μεγάλα αγκίστρια (No 10, 9, 7 και 5) είχαν: (α) ιδιαίτερα μεγάλη επιλεκτικότητα σε TROPH και οι τροφικές υπογραφές τους είχαν πολύ απότομες κλίσεις, (β) υψηλότερο μέσο $TROPH_{50}$ και $TROPH_w$ μεγαλύτερο από 4, και (γ) τροφικές υπογραφές που ήταν στα δεξιά των τροφικών υπογραφών των υπόλοιπων εργαλείων. Οι τροφικές υπογραφές των μικρών αγκιστριών (No 15, 13, 12 και 11) διέφεραν στην Πορτογαλία και την Ελλάδα: ο μέσος αριθμός κλάσεων TL ήταν μικρότερος και το μέσο TL_{50} και το TLW ήταν μεγαλύτερα στην Ελλάδα. Τα μανωμένα και τα απλά δίχτυα ήταν λιγότερο επιλεκτικά σε TROPH σε σύγκριση με τα παραγάδια (Εικόνα 10.14).

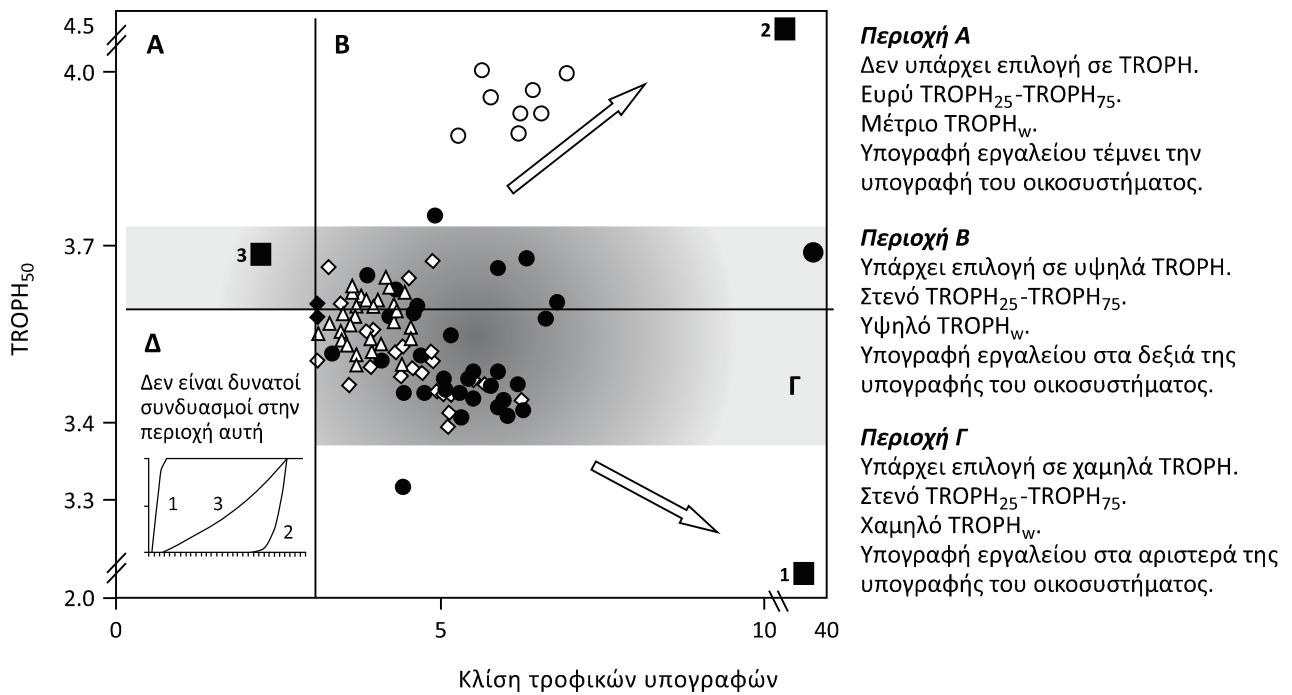


Εικόνα 10.13. Αθροιστική συχνότητα κατανομής τροφικών επιπέδων για 102 διαφορετικούς συνδυασμούς μεγεθών παραγαδιών, απλάδιών και μανωμένων δικτύων ανά εποχή και περιοχή (τροποποιημένη από Stergiou et al. 2007δ).



Εικόνα 10.14. Θηκόγραμμα του αριθμού των κλάσεων τροφικού επιπέδου των συλλήψεων με απλάδια δίκτυα (A), μανωμένα δίκτυα (M), παραγάδια μεγάλων αγκιστριών στην Πορτογαλία (ΜΑΠ) και στην Ελλάδα (ΜΑΕ) και παραγάδια μικρών αγκιστριών (MA). Για τα εργαλεία με το ίδιο γράμμα (A έως Δ) ο μέσος όρος του αριθμού των κλάσεων δεν διαφέρει (τροποποιημένη από Stergiou et al. 2007δ).

Τα δίκτυα αλίευαν περισσότερες κλάσεις TL και η μέση τιμή των κλίσεων των τροφικών υπογραφών τους ήταν μικρότερη από αυτή των παραγαδιών. Παράλληλα, ο μέσος αριθμός των κλάσεων TL, το μέσο TL50 και το TLW στα απλάδια ήταν σημαντικά μικρότερα από ό,τι στα μανωμένα δίκτυα. Το γράφημα ανάμεσα στα στατιστικά χαρακτηριστικά των τροφικών υπογραφών, δηλαδή της κλίσης και του TL50, μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τον χαρακτηρισμό οικολογικά φιλικών αλιευτικών εργαλείων (Εικόνα 10.15).



Εικόνα 10.15. Η σχέση μεταξύ του TROPH στο 50% της αθροιστικής συχνότητας (TL_{50}) και της κλίσης των τροφικών υπογραφών τριών υποθετικών εργαλείων (διακρίνονται από τα 3 μεγάλα μαύρα τετράγωνα), που φαίνεται ως ένθετο στην περιοχή Δ, και για τις 102 περιπτώσεις που αναλύθηκαν (μαύροι ρόμβοι: τα οικοσυστήματα, μαύροι κύκλοι: παραγάδια με μικρά αγκίστρια, λευκοί κύκλοι: παραγάδια με μικρά αγκίστρια-Πορτογαλία, λευκά τρίγωνα: μανωμένα δίχτυα, λευκοί ρόμβοι: απλάδια). Διακρίνονται επίσης τα κυριότερα χαρακτηριστικά των εργαλείων για συνδυασμούς TL_{50} -κλίσης που έχουν τοποθετηθεί σε διαφορετικές περιοχές του γραφήματος (Α, Β, Γ).